

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

JOAN BRUNO SILVA

GRADIENTES AMBIENTAIS E DIVERSIDADE PARTICIONADA: Abordagem multi-
escala da vegetação vascular e avascular na caatinga

Recife
2018

JOAN BRUNO SILVA

GRADIENTES AMBIENTAIS E DIVERSIDADE PARTICIONADA: Abordagem multi-
escala da vegetação vascular e avascular na caatinga

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

Área de concentração: Ecologia Vegetal

Orientadora: Profa. Dra. Nivea Dias dos Santos

Coorientadora: Profa. Dra. Adaíses Simone Maciel-Silva

Recife

2018

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP) de acordo com ISBD

Silva, Joan Bruno

Gradientes ambientais e diversidade particionada: abordagem multiescala da vegetação vascular e avascular na caatinga/ Joan Bruno Silva- 2018.

126 folhas: il., fig., tab.

Orientadora: Nívea Dias dos Santos

Coorientador: Adaíses Simone Maciel-Silva

Tese (doutorado) – Universidade Federal de Pernambuco. Centro de Biociências. Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal. Recife, 2018.

Inclui referências e anexos

1. Briófito 2. Plantas da caatinga 3. Catimbau (Buíque) I. Santos, Nívea Dias dos (orient.) II. Maciel-Silva, Adaíses Simone (coorient.) III. Título

588

CDD (22.ed.)

UFPE/CB-2018-330

Elaborado por Elaine C. Barroso CRB4/1728

JOAN BRUNO SILVA

GRADIENTES AMBIENTAIS E DIVERSIDADE PARTICIONADA: Abordagem multi-
escala da vegetação vascular e avascular na caatinga

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

Aprovada em: 21/02/2018.

BANCA EXAMINADORA

Profa. Dra. Nivea Dias dos Santos (Orientadora)/UFPE

Profa. Dra. Kátia Cavalcanti Pôrto (Examinadora)/UFPE

Prof. Dr. Augusto César Pessôa Santiago (Examinador)/UFPE

Profa. Dra. Lisi Dámaris Pereira Alvarenga/(Examinadora)

Profa. Dra. Julia Caram Sfair (Examinadora)/CBU

Profa. Dra. Jarcilene Almeida-Cortez (Suplente)/UFPE

Profa. Dra. Mércia Patrícia Pereira Silva (Suplente)/UFPE

AGRADECIMENTOS

O caminho para obtenção do grau de Doutor é difícil. Caminhar por aqui é se ausentar em vários momentos da vida da sua família, dos seus amigos, dos seus amores. É acordar durante as madrugadas fervilhando de ideias e perder o sono por horas à frente. É ganhar olheiras causadas pelas horas de sono que a pressão por rápido e bom trabalho que nos é imposta. Durante essa caminhada, também encontrei a alegria de encontrar meu objeto de estudo em campo. O prazer em encontrar resultados que trazem novas interpretações e notar a soma que tudo isso concentra na minha carreira acadêmica.

Para mim, foram as pessoas que eu tenho na minha vida que me deram a força precisa para continuar; que me estenderam a mão e me impulsionaram e sorriram a me ver dar mais alguns passos à frente. Assim, a caminhada foi bem mais leve. Cada um e cada uma ajudaram como puderam e cada ato eu recebi com a mesma alegria e gratidão.

Minha mama, Márcia Maria, que sempre esteve disposta a tudo para me fazer chegar até aqui. Ouviu-me nos momentos de desespero, acalmou-me, sorriu. Mesmo quando o cansaço dela foi, muitas vezes, maior que o meu! Obrigado, meu amor.

Eu não posso falar em mama sem trazer aqui a Dra. Shirley Rangel. Essa mulher nunca me largou desde que me tomou como filho acadêmico na graduação: foi a ela que eu recorri sempre que precisei desabar minhas frustrações com a vida acadêmica; foi a ela que recorri e esperei sábios conselhos; foi a ela a quem recorri apenas para ver e me acalmar. Minha querida mama científica serei sempre grato.

Nem só de pesquisa vive o cientista. E assim, eu precisei muito dos meus amigos e amigas, Samkya Fernandes, Bruna Carvalho, Daniella Aguiar, Ebert Viana, Maria Luísa, Débora Eloy, Julliana Larise, Lívia Poliana, Elisabeth Tölke, Anyssa Oliveira, Thaís Fernandes, Larisse Dantas, Cinthya Raquel, Davilla Ruama, Iara Gilmony, Renato Jales, Laissa Moraes, Stephannie Evyllen, Estefanny Araújo (Alvin), Mayanne Albuquerque, Bruna Cavalcante, Elizandra Albuquerque. Foram vocês que, muitas vezes sem nem se darem conta estavam me fazendo descansar a cada conversa boba, a cada gargalhada, a cada conversa séria que vinha acompanhar com uma gargalhada. Pessoal, eu não esqueço vocês.

Eu encontrei apoio logístico e infraestrutura através do PELD Catimbau, da Universidade Federal de Pernambuco e da Universidade Estadual da Paraíba. Isso é algo imprescindível para a realização das pesquisas. Assim, para além disso, eu encontrei ajuda através do Eduardo Magno, Renato Jales, Rubenice Correia, Elisandra Tavares, Wanessa Lima, Anderson Regis, Me. Arthur Domingos, Me. Thales Coutinho, Me. Márcia Furtado, Dra. Julia C. Sfair (Geninha), Dr. Bruno Figueiredo, Dr. Hiram Falcão, Dra. Rebeca Rivas, Dra. Maria Rocha. Essas pessoas ajudaram-me com força em campo, discussões acadêmicas, na identificação de espécies, nas regas do experimento que pareciam infinitas, fornecendo abrigo em suas casas, cozinhando almoços e jantares enquanto me hospedavam. Pessoal, muito obrigado por tudo.

Eu também encontrei apoio na Dra. Kátia Pôrto que sempre me proporcionou a infraestrutura do Laboratório Biologia de Briófitas (UEFPE); no Dr. Alberto Melo que, gentilmente, permitiu o uso do Laboratório de Ecofisiologia (UEPB) e toda a sua infraestrutura; no Dr. Carlos Henrique com suas ideias prestadas quando da montagem do experimento piloto. No Dr. André Pessanha e o pessoal dos Laboratórios de Genética, Ecologia Vegetal e Laboratório Aquático (UEPB) por ceder infraestrutura sempre que preciso para o desenvolvimento desta Tese. Nos Técnicos de Laboratório da Botânica (UEPB), Me. Macelly Medeiros e Dr. Robson Albuquerque, por estarem sempre prontos a ajudar no que fosse possível.

Agradeço ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal que me forneceu apoio base teórica sob a forma de disciplinas e durante as avaliações/sugestões fornecidas ao longo do curso de doutoramento pelos professores e pós-doutorandos.

Aqui, eu finalizo meus agradecimentos reportando-me as minhas orientadoras, Dra. Nivea Dias e Dra. Adaíses Maciel-Silva. Essas duas são cientistas espetaculares: antenadas nas novidades científicas e com mentes com um funcionamento magnífico! Eu aprendi muito com as duas durante todo o processo e caminhada. Vocês foram muito importantes para o meu aprimoramento. Muito obrigado pelos puxões de orelhas, eles nem sempre vieram em boa hora, mas acreditem que eu soube aproveitá-los no melhor momento para mim. Obrigado por todos os elogios. Nossa! Recebê-los de vocês, realmente, me impulsionou fortemente! Eu quis ir mais, quis fazer mais, eu quis evoluir! Obrigado por me aceitarem.

Obrigado, pessoal!

A ciência foi construída não pela prudência dos que marcham, mas pela ousadia dos que sonham – sonhar não se ensina.

Rubem Alves, 1994

RESUMO

Investigações sobre gradientes ambientais e sua correlação com o padrão de distribuição das espécies elucidam as relações ecológicas que atuam na estruturação das assembleias. Nós estudamos a diversidade e a distribuição de plantas ao longo de gradientes ambientais que incluem os padrões de distribuição das briófitas ao longo do gradiente de altitude do Parque Nacional Vale do Catimbau; o impacto de caprinos sobre a vegetação de ilhas de solo de afloramentos rochosos em dimensão espaço-temporal; além da performance de populações de uma espécie pioneira de briófitas, *Campylopus pilifer*, sob extremos climáticos. Nossos resultados revelam uma flora de briófitas singular com espécies de distribuição rara no país e distinta daquela de qualquer formação rochosa ou ambiente de Caatinga, na qual a maior riqueza é registrada em altitudes mais baixas provavelmente porque as condições tornam-se mais severas à medida em que a altitude aumenta. A flora vascular e avascular de afloramentos rochosos é diferente entre si, mas a riqueza de espécies não é influenciada por distúrbios associados à presença de caprinos. Por outro lado, as análises de partição da diversidade espaço-temporal mostram que a diversidade é mais expressiva em nível regional. Nós não identificamos *turnover* temporal, em vez disso, as populações permanecem homogêneas ao longo das estações seca e chuvosa; já as populações *C. pilifer* apresentam resiliência adequada aos extremos de seca provocados pelo El Niño recobrando seu *fitness* na estação chuvosa após o fenômeno. Assim, nós concluímos que o PARNA Catimbau possui grande potencial para conservação de briófitas com zonas de altitude prioritárias para conservação manejo. Essas ações podem ser direcionadas para as ilhas de solo uma vez que apresentam alta diversidade de espécies, o que pode estar associado à resiliência das populações de musgos pioneiros nesses ambientes.

Palavras-chave: Diversidade beta. Gradiente altitudinal. Inselbergue. Perturbação. Semiárido.

ABSTRACT

Studies on environmental gradients and their correlation with the pattern of species distribution contribute to the understanding of species-environment ecological relationships. Thus, we evaluated the diversity and distribution of plants along environmental gradients that include the patterns of distribution of bryophytes along the altitude gradient of the Catimbau Valley National Park, inserted in the Caatinga; the impact of goats on the vegetation of soil islands of rocky outcrops on a space-time scale; and finally, the performance of populations of a pioneering bryophyte species, *Campylopus pilifer*, under dry extremes. We found species of bryophytes with a rare distribution in the country and this influenced floristic dissimilarity between Catimbau NP and the other environments compared, i.e., rock formation or Caatinga environment. There was higher richness in lower altitudes probably because on the top the environmental conditions are more severe. However, the rocky outcrops' flora is different for each environment, but the richness of species is not influenced by the goats' disturbance. On the other hand, analysis of spatio-temporal diversity partitioning shows that diversity is higher at the regional level and the populations remain homogeneous over time and in space. In the case of the *C. pilifer* populations, they present adequate resilience to the extremes of drought caused by *El Niño* recovering their fitness in the rainy season after the phenomenon. Therefore, the PARNA Catimbau has great potential for conservation of bryophytes with priority altitude zones for management actions. These actions can be directed to the islands of soil since they present high diversity of species where bryophytes exhibit great resilience.

Palavras-chave: Beta-diversity. Disturbance. Elevational gradiente. Inselberg. Semiarid.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO.....	10
2	FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA.....	14
2.1	GRADIENTE ALTITUDINAL.....	14
2.2	DISTRIBUIÇÃO ESPAÇO-TEMPORAL DAS COMUNIDADES VEGETAIS EM AFLORAMENTOS ROCHOSOS NA CAATINGA.....	17
2.3	INTERAÇÃO PLANTA-AMBIENTE.....	19
3	METODOLOGIA.....	22
3.1	ÁREA DE ESTUDO.....	22
3.2	COLETA E TRATAMENTO DAS ESPÉCIES VEGETAIS.....	22
3.3	ANÁLISES DOS DADOS.....	23
4	RESULTADOS.....	26
4.1	A SMALL ELEVATIONAL GRADIENT SHOWS NEGATIVE BOTTOM- TO-TOP BRYOPHYTE RICHNESS IN A SEASONALLY DRY FOREST IN BRAZIL.....	30
4.2	DIVERSIDADE EM ESCALA ESPAÇO-TEMPORAL DA VEGETAÇÃO EM AFLORAMENTOS ROCHOSOS DA CAATINGA.....	68
4.3	RESPOSTA FISIOLÓGICA DO MUSGO <i>Campylopus Pilifer</i> BRID. (LEUCOBRYACEAE, BRYOPHYTE) DURANTE EVENTOS DE EXTREMOS CLIMÁTICOS NA CAATINGA.....	100
5	CONCLUSÃO.....	116
	REFERÊNCIAS.....	118
	APÊNDICE A – ARTIGO PUBLICADO NA REVISTA OECOLOGIA AUSTRALIS.....	123
	APÊNDICE B – ARTIGO PUBLICADO NA REVISTA JOURNAL OF BRYOLOGY.....	124
	APÊNDICE C – ARTIGO PUBLICADO NA REVISTA JOURNAL OF BRYOLOGY.....	125
	ANEXO A – INSTRUÇÕES AOS AUTORES PARA PUBLICAÇÃO.....	126

1 INTRODUÇÃO

O atual cenário global aponta dramáticas mudanças climáticas e a consequente perda da biodiversidade (Urban, 2015). A Caatinga, classificada como floresta seca Brasileira (Pennington et al., 2006), especialmente, é uma das áreas mais susceptíveis às mudanças climáticas do país e, nos últimos anos, está sob intensa desertificação (Viera et al., 2015). Nesse sentido, ações conservacionistas devem focar em um contexto amplo abrangendo toda uma comunidade biológica (Ricklefs, 2004). Essa perspectiva exige o conhecimento sobre os padrões de diversidade espacial (Collins et al., 2002) e temporal (Reiss et al., 2009) ao longo de gradientes ambientais. A razão é que a distribuição de espécies vegetais depende de processos atuantes tanto em macro- como em microescalas (Collins et al., 2002; Freckleton, 2004) como as interações das espécies com filtros fisiológicos (ambientais), *e.g.* disponibilidade hídrica (Howkins, et al. 2003). Além disso, entender os processos que atuam na manutenção da biodiversidade exige o conhecimento sobre os componentes da diversidade, *i.e.*, alfa (α), beta (β) e gama (γ) (Socolar et al., 2016), que por sua vez direcionam a escala com maior biodiversidade, permitindo a instauração de planos de manejo para sua conservação (Ribeiro et al., 2008).

A diversidade taxonômica pode ser particionada em três principais componentes: alfa, beta e gama, que são distinguidos entre diferentes características de variação dependentes da escala (Whittaker, 1960). A diversidade alfa informa a diversidade dentro de um local específico, enquanto a diversidade beta quantifica a variabilidade de espécies entre as unidades amostradas para uma dada área em um determinado tempo e, finalmente, a diversidade gama quantifica o total da diversidade para um grupo de localidades, *i.e.*, diversidade regional. Embora os pesquisadores tenham conferido atenção particular à partição da diversidade para a dimensão espacial (*e.g.* Lande, 1996; Crist et al., 2003), pouca atenção tem sido prestada à dimensão temporal, que pode fornecer informações preciosas sobre a distribuição e realocamento das espécies, *i.e.* *turnover*, em vista das suas relações com o ambiente (ver Tylianakis et al., 2005).

O *turnover* de espécies está intimamente ligado a gradientes ambientais (Guerin et al., 2013). Em paisagens com *turnover* de espécies ao longo de gradientes espaciais ou ambientais, áreas protegidas devem capturar a variação de espécies (Tuomisto et al.,

2003) de modo que o *turnover* pode indicar a possibilidade de haver múltiplas reservas espaciais disjuntas (Tscharntke et al., 2002). No Parque Nacional (PARNA) Vale do Catimbau existem gradientes ambientais relacionados à altitude, impacto de perturbação por caprinos (Silva, 2015) e pluviosidade (Rito et al., 2017) que afetam a distribuição de espécies de plantas. Assim, é possível a delimitação de áreas no Catimbau para conservação em nível local.

Particularmente, a paisagem do PARNA Catimbau inclui diversos afloramentos rochosos. Esses recintos, climaticamente destoantes do seu entorno, são refúgios para vegetação. Os afloramentos rochosos aparecem únicos ou agrupados na paisagem, ofertando diversos tipos de habitats para plantas (Frahm 1996; Porembski et al. 1998). Sua topografia permite o surgimento de diversos microambientes distanciados a uma grandeza de centímetros (Frahm 1996) dentre os quais as ilhas de solo são os mais ricos em espécies vegetais. Ilhas de solo são definidas como manchas de solo isoladas por uma matriz rochosa (Conceição et al., 2007). Entretanto, no PARNA Catimbau a pecuária à base de caprinos, provavelmente, influencia a estrutura e composição das comunidades vegetais em ilhas de solo. Cabras selvagens são generalistas versáteis e sobrevivem na ausência de água (Shackleton & Shank, 1984). Apesar dos caprinos impedirem outros herbívoros generalistas (Kellner et al., 2011) e atuarem na otimização da captação de nutrientes para as ilhas através das fezes (Gould & Swingland, 1980), esses animais causam severos impactos negativos nesses ambientes (Coblentz, 1978). Dentre esses impactos, destaca-se o pisoteio (Augustine & McNaughton, 1998), que pode atuar na eliminação de espécies nas ilhas (Scowcroft & Sakai, 1983; Spatz & Mueller-Dombois, 1973; Keitt et al., 2005).

O PARNA Catimbau tem uma área de aproximadamente 62.000 ha com uma altitude que varia entre 600 e 1.000m. Diferentes estudos desenvolvidos ao longo de gradientes altitudinais curtos mostram variação em comunidades vegetais, tanto para plantas vasculares em florestas secas (Silva et al., 2014), quanto para avasculares em florestas úmidas (Santos et al., 2017). Cabe destacar que o PARNA Catimbau exhibe, além de um gradiente altitudinal, um gradiente pluviométrico horizontal que varia dos 610 aos 1110 mm (Rito et al., 2017). Isso transformou o Catimbau em mosaico vegetacional ao longo de sua extensão.

Com base nesse conjunto de informações, o principal objetivo desta Tese é avaliar a composição e diversidade de comunidades vegetais no Parque Nacional Vale do Catimbau, incluindo suas formações rochosas, sob a perspectiva dos gradientes ambientais existentes (altitudinal, distúrbio por caprinos e disponibilidade hídrica). Tendo isso em vista, é pretensão deste estudo subsidiar conhecimento para o direcionamento de ações conservacionistas que incluam as briófitas. Sob o cenário de intensas e rápidas mudanças climáticas para a Caatinga, a inclusão das briófitas amplia o alcance do estudo, uma vez que as briófitas são reconhecidamente bioindicadoras, servindo para futuras comparações e monitoramentos dos efeitos do clima sobre a distribuição de espécies e comunidades vegetais.

O gradiente altitudinal foi avaliado com base em três cinturões de altitude (A1 = 650 – 765m; A2 = 765 – 865m; A3 = 865 – 1000m) utilizando como modelo focal as briófitas. Para compreender os padrões de diversidade α (em ilhas de solo), β (entre ilhas e entre afloramentos rochosos) e γ (no contexto da paisagem) em áreas com distintos impactos por caprinos foram realizados estudos com as comunidades de plantas vasculares e avasculares de afloramentos rochosos presentes no Parque Nacional Vale do Catimbau. Para analisar a influência das mudanças climáticas sobre a vegetação das ilhas de solo, foram estudadas as respostas de populações do musgo *Campylopus pilifer* Brid., espécie pioneira típica desse ecossistema. Esta tese apresenta três hipóteses principais: H₁ – O curto gradiente altitudinal na Caatinga deve mostrar um padrão invertido de riqueza de briófitas base-topo porque as condições ambientais em florestas secas são mais severas no topo, que recebe maior quantidade de radiação solar que as porções mais baixas; H₂ – Em um contexto espacial, ao longo de um gradiente de distúrbio, os impactos negativos e positivos dos caprinos devem ser nulos, enquanto a área (m²) deve ser o fator mais influente nos afloramentos sem caprinos e, em contexto temporal (ao longo de um gradiente de stress hídrico), esperamos encontrar uma baixa diversidade beta entre as estações seca e chuvosa, por haver predominância de espécies resistentes à seca; H₃ – As populações de *C. pilifer* devem apresentar maior investimento em biomassa (massa seca) e proporção de pigmentos fotossintéticos na estação chuvosa em detrimento do período de seca durante o El Niño.

Desta via, essa Tese está estruturada em três capítulos principais: **O primeiro capítulo** trata especificamente do padrão de distribuição das espécies de briófitas

seguindo o gradiente de altitude presente no PARNA Catimbau. O desenvolvimento desse capítulo contribuiu com a ampliação da distribuição geográfica de duas espécies de briófitas no Brasil: *Fabronia ciliaris* var. *wrightii* (Sull.) W.R.Buck e *Bryum chryseum* Mitt. publicadas sob a forma de notas briológicas (New National and Regional Bryophytes Records, 46 e 49, respectivamente – Apêndice A). O **segundo capítulo** estuda, em escala mais ampla, o padrão de distribuição das espécies vegetais (vasculares e avasculares) em afloramentos rochosos no PARNA Catimbau da perspectiva da partição da diversidade. No **terceiro capítulo**, desenvolvido em laboratório, nós analisamos a variação de biomassa e proporção de clorofilas como respostas fisiológicas ao evento de seca prolongada, El Niño, em relação à normalização do índice de pluviosidade para a região.

2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

2.1 GRADIENTE ALTITUDINAL

Quais fatores influenciam a distribuição da brioflora ao longo de um curto gradiente altitudinal na Caatinga?

Investigações sobre o padrão de distribuição das espécies ao longo de gradientes altitudinais são importantes ferramentas na elucidação das relações ecológicas dos fatores ambientais sobre a estruturação das assembleias de espécies (Körner, 2007). Isso se deve porque as condições ambientais mudam ao longo do gradiente (Körner, 2007; Kessler, 2009), de forma que cada cinturão altitudinal está relacionado com atributos ou estratégias adaptativas das espécies. Nesse sentido, curtos gradientes altitudinais são bons descritores para o entendimento sobre a composição e distribuição das espécies em altitudes nos Trópicos (Austrheim et al., 2005; Körner, 2007; Silva FKG et al., 2014; Santos et al., 2017). Os cinturões altitudinais podem ser usados como *proxies* para variáveis ambientais, tais como temperatura e umidade. Entretanto, ainda que as variáveis ambientais estejam relacionadas à altitude, avaliar seu verdadeiro significado ecológico sobre a dinâmica das comunidades vegetais na natureza é difícil. Por exemplo, para um gradiente altitudinal relacionado à temperatura, a real temperatura a ser considerada deve ser aquela ocorrendo durante a estação de crescimento das plantas (Körner, 2007). Nesse sentido, desvendar as principais influências sobre a composição das comunidades de briófitas é o primeiro passo para entender o mecanismo que regula sua distribuição (Anderson et al., 2011), e protege sua diversidade e *habitats* de ocorrência (Smith & Stark, 2014).

Os estudos avaliando a relação entre o gradiente de altitude e a composição e estrutura de assembleias têm sido desenvolvidos extensivamente nos Trópicos, provavelmente porque gradientes altitudinais aqui compreendem uma extensa variação climática (Rahbka 1995). Os estudos – para plantas vasculares – abordam desde a relação gradiente altitudinal-capacidades fotossintéticas (Körner & Diemer, 1987; Raich et al., 1997; Körner et al., 1991) até sua influência sobre a reprodução das espécies (Fabro & Körner, 2004; Weng et al., 2007). Apesar disso, as regiões temperadas também vêm sendo contempladas com estudos dessa magnitude (e.g. Lee & La Roi, 1978; Gignac et al., 1991; Grytnes, 2003), incluindo aqueles focando no Atributos de

História de Vida (AHV) (e.g. Klimes, 2003). Para briófitas, existem vários estudos focando em como o gradiente de altitude relaciona-se à estrutura, composição e comportamento reprodutivo das espécies de comunidades em florestas tropicais úmidas (e.g. Gradstein & Allen, 1992; Anderson et al., 1995; Frahm, 2002; Kleinebecker et al., 2007; Maciel-Silva & Válio, 2011; Maciel-Silva et al., 2012; Santos et al., 2014, 2017), e baseados na teoria de metapopulações, usando gradientes verticais em árvores (de Oliveira & ter Steege, 2015).

O efeito do gradiente de altitude sobre a estruturação e padrões de distribuição das assembleias pode ser acessado a partir da análise do conjunto de AHV das espécies (Brown, 1995; Westoby et al., 1997). Isso sugere que a assembleia de plantas pode modificar a abundância das espécies que coexistem ao longo do gradiente (Pescador et al., 2015). Podemos trazer aqui o estudo usando briófitas como modelo de Santos e colaboradores (2017) que encontraram um padrão de parábola invertida para a razão dioicas/ monoicas ao longo do gradiente de altitude na Floresta Atlântica do sudeste do Brasil (0 à 1.170 m de altitude). Os autores acreditam que isso se deve ao fato de que as condições extremas do gradiente filtram espécies monoicas e as populações das espécies dioicas podem ser mantidas através de reprodução assexuada, estratégia adotada por táxons tropicais (Maciel-Silva, 2016). Outro exemplo interessante trata-se do estudo de Austrheim et al. (2005). Os autores encontram uma relação positiva entre AHV (e.g. sistema sexual, formas de vida, tamanho de esporos) e ambientes xéricos em regiões alpinas usando um curto gradiente de elevação (1.050 to 1.250 m a.s.l.).

Florestas Tropicais Sazonalmente Secas são um dos mais extensivos biomas do globo (Sorensen et al., 2009). Esse bioma detém alguns dos mais ameaçados ecossistemas (Durant et al., 2012), incluindo sete dos 25 *hotspot* mundais (Myers et al., 2000). Nessa tangente, florestas tropicais sazonalmente secas são mundialmente vulneráveis e frequentemente pouco estudadas (Werneck et al., 2011). Por exemplo, a Caatinga, que engloba cerca de 10% do território brasileiro (IBGE, 2004), é classificada como floresta tropical sazonalmente seca (Bullock et al., 1995). Essa fitofisionomia está sob constante processo de desertificação (Santana, 2007; Vieira et al., 2015) devido principalmente ao pastejo e uso da terra para agricultura (Leal et al., 2005). Como um agravante para este processo, menos de 1% da região é legalmente protegida (Leal et al., 2005). Assim, há uma necessidade premente de estudos envolvendo riqueza de espécies

vegetais. Particularmente, composição e riqueza de espécies podem ser usados para identificar áreas de endemismo (Silva FKG et al., 2014), uma vez que ambos os padrões são medidas simples de diversidade (Chao et al., 2005).

Na Caatinga, Silva FKG et al. (2014) estudaram cinturões altitudinais usando plantas vasculares como modelo ao longo de um gradiente curto (400 a 600 m de altitude). Os autores encontraram uma correlação positiva entre a riqueza de espécies e o gradiente altitudinal, um padrão comum para florestas úmidas. Entretanto, em se tratando de briófitas, nenhum estudo foi conduzido até o momento para esse ecossistema importante e ameaçado no Brasil.

As briófitas são consideradas sensíveis às condições ambientais locais sendo excelentes bioindicadoras ecológicas (Delgadillo & Cárdenas, 1990; Glime, 2015) e de gradientes de altitude (Frahm & Gradstein, 1991; Santos et al., 2014; 2017). Na Caatinga, os poucos estudos com briófitas são principalmente de cunho florístico (e.g. Pôrto et al., 1994; Valente et al., 2006; Silva TO et al., 2014). Em relação a isso, dois estudos recentes explicaram a composição da assembleia de briófitas ao longo de um gradiente horizontal de pluviosidade em nível regional (Silva JB et al., 2014; Germano et al., 2016), os quais encontram a distância geográfica e a filtragem ambiental, respectivamente, como fatores estruturadores das assembleias. Isso implica que a limitação de dispersão e o determinismo ambiental podem ser aliados para explicar a estruturação das assembleias de briófitas. Esses estudos mostraram que as briófitas são excelentes modelos para avaliação de gradientes ambientais na Caatinga, já que briófitas em ambientes xéricos apresentam atributos e estratégias adaptativas que as capacitam desenvolver seu *fitness* (Silva et al., 2017). A disponibilidade de água é um fator determinante para manutenção do corpo vegetativo e reprodução sexuada das espécies de briófitas (Delgadillo & Cárdenas, 1990; Proctor, 2008) e, uma vez que o gradiente de pluviosidade pode se configurar em qualquer direção, não havendo um padrão definido (Körner, 2007), e na Caatinga a radiação solar deve ser mais alta em mais altas elevações assim como ocorre em afloramentos rochosos (Porembski et al., 1998).

2.2 DISTRIBUIÇÃO ESPAÇO-TEMPORAL DAS COMUNIDADES VEGETAIS EM AFLORAMENTOS ROCHOSOS NA CAATINGA

Como a diversidade de plantas de afloramentos rochosos está estruturada no espaço e no tempo na paisagem do PARNA Catimbau?

A diversidade de uma região (diversidade gama – γ) pode ser decomposta em dois componentes principais, diversidades α e β (Whittaker, 1960) de forma a facilitar a compreensão dos padrões de diversidade local e regional ao longo de gradientes ambientais no tempo e no espaço (Hepp, 2011). A beta-diversidade é o componente regional da biodiversidade que acumula as diferenças entre as assembleias de espécies em locais específicos (diversidade alfa) (Anderson et al., 2011). O método inicial de particionamento por meio multiplicativo (Whittaker, 1960) mostrou-se pouco adequado para quantificação da biodiversidade em suas várias escalas. Em contrapartida, o método aditivo do particionamento ($\beta = \gamma - \alpha$) possibilita a quantificação da diversidade em seus vários níveis (Lande, 1996) e nos permite prever mudanças na diversidade gama e alfa (Socolar et al., 2016). Em ilhas de solo de afloramentos rochosos na Caatinga, há uma tendência à ocorrência de espécies adaptadas a essas condições, e isso deve ocasionar a dominância por uma ou poucas espécies e uma homogeneidade na composição de comunidades entre ilhas (diversidade β_1). Do ponto de vista espacial, a homogeneidade das comunidades está baseada em baixa diversidade local (α), *i.e.* das ilhas de solo e baixa diversidade beta (β), *i.e.* entre ilhas de solo. Já do ponto de vista temporal, a homogeneidade estaria relacionada à inexistência de espécies anuais, ou de ciclo de vida curto (*r* estrategistas), e uma elevada quantidade de espécies tolerantes ao estresse (*k* estrategistas).

Num contexto espacial, avaliar a biodiversidade sob a ótica da partição de diversidade nos permite distinguir entre dois processos fundamentais: distribuição aninhada e *turnover* (Baselga, 2010). Identificar a existência de gradientes tanto espaciais como ambientais em regiões onde existe *turnover* de espécies raras quando a amostragem é escassa é especialmente útil em estudos conservacionistas (Socolar et al., 2016). Seguindo esse contexto, dois processos principais atuam sobre a estruturação das comunidades locais: 1) limitação da dispersão, *i.e.*, a distribuição das espécies é autocorrelacionada espacialmente por causa da distância da fonte de propágulos. Sendo

assim, a diversidade beta tende a aumentar com a distância geográfica, seguindo o pressuposto da equivalência ecológica entre todos os indivíduos da comunidade (*i.e.* ausência de nicho – Hubbel, 2001; Hepp, 2011); 2) nicho ecológico (determinismo ambiental), *i.e.*, a distribuição das espécies é moldada por filtros ambientais (Chave, 2008; Chase & Myers, 2011).

A presença de caprinos representa uma perturbação no sistema que altera as condições ambientais. Assim, funciona como filtros ambientais que impedem o sucesso (colonização e sobrevivência) das espécies não adaptadas. Por exemplo, em ilhas oceânicas a presença de caprinos causa impactos negativos (Coblentz, 1978) especialmente quanto ao pisoteio (Augustine & McNaughton, 1998) que causa a deleção de espécies vegetais (ver Scowcroft & Sakai, 1983; Spatz & Mueller-Dombois, 1973), embora atuem positivamente quando impedem a atuação de outros herbívoros generalistas (Kellner et al., 2011). Caprinos são generalistas versáteis adaptados à sobrevivência sob escassez hídricas e assim, facilmente criados em ambientes xéricos (Shackleton & Shank, 1984; Chynoweth et al., 2013), condições encontradas em afloramentos rochosos. Cabras e bodes são fundamentais para a economia da população residente no PARNA Catimbau e assim são elementos marcantes nos ambientes rochosos da região com sua presença inferida, muitas vezes, pela quantidade de fezes encontradas nas ilhas de solo (Silva, 2015).

As fezes deixadas por caprinos são benefícios relacionados ao provimento de nutrientes (Gould & Swingland, 1980), especialmente em ambientes rochosos onde o escoamento de nutrientes é constante (Porembski et al., 1998). Além disso, podem beneficiar espécies de plantas vasculares protegendo-as de outros herbívoros generalistas (Kellner et al., 2011). Contudo, briófitas, importantes pioneiras de ilhas de solo (Scarano, 2002), são poiquiloídricas e sensíveis a ambientes eutrofizados.

A composição de comunidades vegetais varia temporalmente (Odum, 1985) e de acordo com as mudanças das condições ambientais no espaço (Dobson et al., 1997). A variação da composição vegetal ao longo do tempo pode ser mensurada através do acompanhamento das estações do ano. Em florestas secas duas estações são bem definidas: seca e chuvosa; sendo esta última equivalente a um terço do ano. Assim, a variação das comunidades no tempo deve estar relacionada com os atributos e estratégias

adaptativas das espécies a essa variação temporal em ambientes áridos. Desse modo, espécies pioneiras (r estrategistas) modelam o ambiente, permitindo o estabelecimento de espécies tardias (K estrategistas) (Connell & Slatyer, 1977; Begon et al., 2007). As transformações que ocorrem ao passar do tempo em comunidades vegetais naturais devido à mudança em sua composição, i.e. *turnover*, consequentemente alteram as condições ambientais (Odum, 1985; Begon et al., 2007; Ricklefs, 2010).

2.3 INTERAÇÃO PLANTA-AMBIENTE

De que forma um filtro ambiental como a disponibilidade hídrica, influencia a performance de uma espécie pioneira em escala local?

Poucas espécies são capazes de colonizar a rocha nua em afloramentos rochosos (ver Silva & Germano, 2013). Nesses ambientes, as espécies de briófitas pioneiras atuam, por exemplo, no acúmulo e estabilização do solo facilitando a entrada de espécies tardias nas ilhas de solo (Brinda et al., 2011). Essas plantas amortecem a susceptibilidade à erosão, auxiliam a captação e retenção de nutrientes e, assim, influenciam a estrutura de comunidades de plantas vasculares (Belnap et al., 2001). Em ambientes xéricos as briófitas constituem um dos grupos vegetais menos estudados (Germano et al., 2016), especialmente em se tratando dos ecossistemas afloramentos rochosos (Silva, 2016). Por serem poiquiloídricas, condições de elevada aridez podem dificultar o estabelecimento das espécies. Disso pode decorrer a lacuna quanto a estudos focando esse grupo. Embora as taxas de crescimento de briófitas em ambientes secos sejam baixas quando comparadas com aquelas em ambientes méxicos, sua contribuição para o ecossistema (e.g. estruturação de solos arenosos, acúmulo de biomassa e elementos traços) em nível global é de fundamental importância (Stark et al., 2011).

O PARNA Catimbau possui um gradiente horizontal de pluviosidade com diferença entre os extremos de ca. 500 mm (Rito et al., 2017). Isso implica que, com as constantes mudanças climáticas que afetam a Caatinga (Vieira et al., 2015) as condições xéricas devem ser intensificadas deslocando a distribuição das espécies em direção à zona mais úmida do PARNA. Embora as plantas vasculares possam reagir de forma mais lenta às mudanças climáticas, as briófitas que possuem elevado alcance dispersivo via esporos e demais propágulos, devem mostrar mudanças em suas comunidades mais rapidamente, acompanhando as mudanças climáticas (Pócs, 2011).

A mudança de distribuição já é conhecida, por exemplo, para a espécie de planta vascular *Ilex europaea* das florestas submediterrâneas do Atlântico (Klötzli & Walther, 1999) que se moveu do norte do limite de cinturões de floresta estacional decidual em direção aqueles das coníferas. Já para briófitas, diversas espécies estão surgindo em locais com distâncias consideráveis dos pontos de sua distribuição previamente conhecida, como é o caso dos novos registros nas Falésias de Loesses na Hungria (e.g., *Crossidium crassinerve* (De Not.) Jur., *Dicranella howei* Ren. et Card., *Frullania inflata* Gottsche – ver Pócs 2011). Ainda que haja controvérsia entre autores sobre a alteração da distribuição da brioflora (e.g. Frahm & Klaus 2000, Kürschner 2002), o fato de, pelo menos para a flora húngara, o registro de espécies não coletadas há cerca de meio século atrás e de tais registros terem ocorridos em locais abertos sugere que pelo menos em parte, essa “nova” flora deva-se por mudanças climáticas (Pócs, 2011).

Briófitas (musgos, hepáticas e antóceros – senso Goffinet & Shaw, 2009) são plantas criptógamas avasculares e poiquiloídricas e sendo assim, diferentemente das plantas vasculares, não apresentam controle sobre a perda e aquisição de água, sendo a condução hídrica tipicamente externa e realizada por difusão (Proctor & Tuba, 2002). Além disso, a água é um elemento fundamental para a reprodução sexuada (fecundação). Espécies pioneiras são elementos representativos em ambientes xéricos, tais como os afloramentos rochosos, e atuam de forma importante na estabilização e acúmulo do solo, permitindo o estabelecimento e manutenção de outros táxons (e.g. *Campylopus pilifer* Brid. – Scarano, 2002). Além do pouco conhecimento gerado até o presente sobre comunidades vegetais em afloramentos rochosos (Silva, 2016), há previsões de drásticas mudanças climáticas (diminuição da pluviosidade) para a Caatinga nos próximos 100 anos (Piveta, 2013), o que pode alterar a distribuição das espécies e assim, a dinâmica dos ecossistemas.

Ao longo dos anos, o interesse na vegetação de afloramentos rochosos vem aumentando (Silva, 2016). Embora sejam incipientes para todos os táxons vegetais, alguns deles, de cunho predominantemente florístico, apontam as ilhas de solo como os habitats mais ricos em espécies tanto para plantas vasculares (e.g. Oliveira & Godoy, 2007) quanto para briófitas (e.g. Silva et al., 2014a). Essas ilhas podem estar presentes em conjuntos de dezenas a centenas (Oliveira & Godoy, 2007) e podem ao passar do tempo, conectar-se a outras, aumentando sua área (Frahm, 1996). Dessa forma,

constituem excelentes laboratórios para estudos da diversidade biológica passada e futura, oferecendo modelos para análises quantitativas da riqueza e distribuição de espécies (Sarhou et al., 2003). Nesse sentido, *C. pilifer* Brid., um musgo pioneiro citado por vários autores (e.g., Oosting & Hess, 1956; Scarano, 2002), é uma espécie importante do ponto de vista sucessional para o ecossistema ilha de solo. Entender a resposta do musgo *C. pilifer* sob a visão das mudanças climáticas, devem basear previsões sobre o rumo da flora de ambientes rochosos para os próximos anos, permitindo inferências relacionadas à dinâmica das comunidades vegetais.

3 METODOLOGIA

3.1 ÁREA DE ESTUDO

O estudo foi realizado no PARNA Catimbau, localizado na porção agreste do estado de Pernambuco. Essa região do Parque (08°24'00"/ 08°36'35" Sul e 37°09'30"/ 37°14'40" Oeste), com área total de 607 km² e heterogeneidade edáfica marcante, apresenta clima predominantemente semiárido do tipo Bsh, com transição para o tropical chuvoso do tipo As (escala de Köppen). A pluviosidade anual varia entre 650-1100 mm e a temperatura média anual em torno dos 23°C (SNE 2002).

3.2 COLETA E TRATAMENTO DAS ESPÉCIES VEGETAIS

Nós amostramos as assembleias de plantas em três afloramentos rochosos (AR) e 75 ilhas de solo (IS): Paraíso Selvagem (30 IS), Torres (29) e Santuário (16). A razão pelo menor número de ilhas de solo no Santuário deve-se à ausência de ilhas que atendessem aos critérios aqui adotados. Como critérios para seleção das ilhas nós adotamos o tamanho mínimo de 10 x 10 cm e o distanciamento de ao menos 20 m entre si. Nós marcamos todas as ilhas fisicamente, através de fitas posicionadas em plantas robustas para evitar perda da marcação; e digitalmente, através da marcação de coordenadas via GPS. Dessa forma, nós pudemos acompanhar as ilhas durante cinco estações: duas secas e três chuvosas. Isso possibilitou a avaliação da partição da diversidade das comunidades espacial e temporalmente. Apesar disso, nós ressaltamos que nosso estudo foi realizado durante o período do El Niño, um fenômeno natural que afeta o sistema meteorológico ampliando os períodos de seca (Kane 2001). Isso deve minimizar o efeito do gradiente de estresse hídrico (pluviométrico) associado à escala temporal, relacionado às primeiras quatro estações amostradas. Aqui, nosso fator controle foi nossa última coleta fora do alcance deste fenômeno, na estação chuvosa em Junho de 2017.

Dentre os três afloramentos, apenas em Torres há a presença de caprinos. A profundidade do solo e área da ilha foram mensuradas conforme Silva et al. (2018). Para a umidade do solo, a incidência luminosa e a presença de caprinos, nós utilizamos os *proxies* profundidade do solo, cobertura vegetal e quantidade de excrementos, respectivamente. Esse último método nós adaptamos de Silva (2015). A autora faz a

contagem dos excrementos para avaliar a intensidade de sua atividade no ambiente. Aqui, nós avaliamos se as ilhas continuam sendo visitadas ao longo do tempo por avaliar em campo avaliando se a cobertura de excrementos varia de uma estação a outra. Além disso, nós estimamos a quantidade de excrementos nas ilhas ao longo do tempo categorizando as manchas de solo como segue: visitação rara – até 10% do solo da ilha coberto por excrementos; intermediária – entre 11 e 50% do solo ocupados por excrementos; abundante – acima de 50%. Para as plantas, nós seguimos os métodos de coleta e herborização de Frahm (2003) – briófitas e Bridson & Forman (1998) – angiospermas.

3.3 ANÁLISES DOS DADOS

Para minimizar o efeito de ruídos nas análises sobre a composição de espécies ao longo dos gradientes ambientais, nós utilizamos a análise de *outlier* com o ponto de corte de 2,0 de Desvio Padrão (McCune & Mefford 1999) para análises no espaço e no tempo. A análise de *outliers* para amostragem no espaço revelou seis ilhas destoantes: T15 (2,36), T18 (2,36), T22 (-2,16), S2 (2,17), S6 (2,09), P27 (2,03). Enquanto que para as análises temporais, P18 (estação chuvosa 2 – 2,09), P1 (estação chuvosa 2 – 2,09), P10 (estações chuvosa 2 e seca 2 – 2,03, cada), S10 para as quatro estações com desvio padrão acima de 2,2 para cada estação. Todas essas amostras foram retiradas das análises.

Nós utilizamos a análise de Correlação de Spearman (R_s) para checar se há relação entre cobertura vegetal e luminosidade incidente na ilha de solo; profundidade do solo e umidade; e, finalmente, entre área e profundidade do solo. Apenas a profundidade do solo e a umidade do solo foram correlacionadas ($R_s = -0,35$; $p = 0,02$) e de forma inversa, i.e., quanto mais raso, maior umidade. A área foi correlacionada com a profundidade do solo ($R_s = 0,33$; $p = 0,003$). Desse modo, para as análises, nós utilizamos apenas a característica física da ilha: área (m^2)

Para avaliar a partição da diversidade nós utilizamos a entropia de Shannon (Jost 2007) para mensurar a diversidade alfa, que representa aqui o número de táxons comuns em cada ilha de solo. Para cada afloramento, nós extraímos a média H' e realizamos o teste de Wilcoxon para uma amostra para identificar diferenças entre as médias para

cada afloramento. Nós realizamos essa quantificação através de uma escala espacial, i.e., ilha de solo para três afloramentos rochosos ao longo de cinco estações climáticas.

Nós realizamos o Modelo Linear Generalizado (GLM) (Magurran 2004) usando, como variáveis independentes, área da ilha de solo e distúrbio (visitações por caprinos) sobre a riqueza de espécies de plantas. O distúrbio foi mensurado pela presença de fezes de caprinos. As ilhas, então, foram categorizadas de acordo com a quantidade de fezes em três grupos: poucas, intermediária e muitas fezes. Essa análise foi realizada apenas para o afloramento Torres porque foi o único a receber visitas dos animais.

Nós então utilizamos o índice de similaridade de Bray-Curtis, um índice que avalia a diversidade beta com base na abundância das espécies nos ambientes (Valentin 2012). A partir desse índice, através do Método de Agrupamento por Ligação Simples, UPGMA (Magurran 2004) nós avaliamos a formação de grupos entre as ilhas de solo amostradas nos afloramentos rochosos usando a ilha e a estação como fatores. Para avaliar a diversidade beta, nós utilizamos o índice de Diversidade Beta de Williams, um índice robusto (varia de 0 a 1) no qual os valores são independentes da riqueza de espécies (Cardoso et al. 2009). Para avaliar o padrão de abundância das espécies mais representativas em cada afloramento rochoso ao longo das cinco estações, nós usamos o programa Comunidata 1.5 (Dias 2006).

Para avaliar a distribuição das espécies por ilha de solo no tempo (estações secas *versus* chuvosas), nós utilizamos uma Análise de Correspondência (CA; Valentin 2012). Ao passo que usamos a Análise de Correspondência Distendida (DCA; Valentin 2012) para verificar o *turnover* das ilhas de solo a cada estação. Então, extraímos os escores do eixo 1 para cada afloramento rochoso e utilizamos uma Análise de Variância (ANOVA) para avaliar a existência do *turnover* temporal.

Nós coletamos amostras de 10 x 10 cm da mesma população de *Campylopus pilifer* durante o evento El Niño em julho de 2016 (ao final de quatro anos da sua influência sobre a região) e ao final do fenômeno, durante a estação chuvosa da área em Junho de 2017. Nós acondicionamos as amostras em sacos tipo *zip lock* para conservação da umidade. Para a análise dos pigmentos fotossintéticos Chl a, Chl b e a proporção Chl a:b nós procedemos com a leitura sob as absorbâncias de 645 e 663 nm, respectivamente (Marschall & Proctor 2004). Nós maceramos 100 mg de material botânico em ambiente escurecido e adicionamos 10 ml de acetona a 80%. Deixamos a

solução decantar por 24h no escuro, em tubo de ensaio envolto com papel filme e papel alumínio, para a total separação de possíveis partículas de substrato restantes e para apuração dos pigmentos à acetona (Lichtenthaler 1987). Então, procedemos com a leitura (em triplicata) dos pigmentos usando o espectrofotômetro. A cada absorbância, procedemos com a leitura da acetona para obter a diferença solução vs. acetona. Nós avaliamos a resposta das populações com base na variação da massa seca e em parâmetros de pigmentos, i.e., quantidades de clorofila a (Chl a), clorofila b (Chl b) e no raio clorofila a:b (Chl a:b), conforme Maciel-Silva et al. (2012). Assim, os gametófitos utilizados para as análises apresentaram em média 12 mg. Nós pesamos os gametófitos antes e após experimento visando controle da biomassa e mensuração do seu acúmulo ou perda. Pesamos as amostras em balança de precisão com quatro casas decimais. A determinação do conteúdo hídrico seguiu o estudo, sendo as amostras secas a 80 °C por 72h para o cálculo como porcentagem de massa seca.

4 RESULTADOS

4.1 A SMALL ELEVATIONAL GRADIENT SHOWS NEGATIVE BOTTOM-TO-TOP BRYOPHYTE RICHNESS IN A SEASONALLY DRY FOREST IN BRAZIL

A small elevational gradient shows negative bottom-to-top bryophyte richness in a seasonally dry forest in Brazil

Joan B Silva¹; Shirley R Germano²; Adaíses S Maciel-Silva³; Nivea D dos Santos⁴

¹ Department of Botany, Federal University of Pernambuco – UFPE, Av. Prof. Moraes Rego s/n – Cidade Universitária, 50670-901, Recife, PE, Brazil. E-mail for corresponding author: bruno.brtofita@gmail.com

² State University of Paraíba – UEPB, 58429-500, Campina Grande-PB. E-mail: shirley_rangel@oi.com.br

³ Laboratório de Sistemática Vegetal, Departamento de Botânica, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Minas Gerais, Av. Antônio Carlos, 6627, Pampulha, Belo Horizonte, 31270-901, MG, Brazil. E-mail: adaises.macielsilva@gmail.com

⁴ Departamento de Botânica, Instituto de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, 23897-000, Seropédica, RJ, Brazil. E-mail: nivea.dias@gmail.com

Abstract. Elevational gradients can serve as powerful tools for testing ecological relationships with species richness. There are no set patterns for elevational gradients, however, and they may run in either direction. We present here an elevational gradient in a harsh semiarid environment showing a negative relationship with bryophyte species richness, with species richness decreasing with increasing elevation. The observed gradient reflects environmental constraints related to light requirements, as environmental conditions become more severe at higher altitudes. The diversity of bryophytes in terms of their light requirements makes them excellent bioindicators. We provide data that will be useful for conservation planning and management, and report species with rare distributions in Brazil and others not yet recorded as occurring in dry forests.

Key words: Caatinga; elevation; functional traits; gradient; plant distribution.

28 Introduction

29 Elevational gradients can be powerful tools for examining the ecological requirements
 30 of species and the influences of temperature or humidity on community assemblage
 31 structures and compositions (Körner, 2007). Environmental conditions change along
 32 elevational transects (Körner, 2007; Kessler, 2009), and each elevation belt reflects the
 33 adaptive traits or life strategies of the species found there. Even small elevational
 34 gradients can provide good descriptions of assemblage compositions and species
 35 distributions in tropical environments (Austrheim *et al.*, 2005; Körner, 2007; Silva *et al.*, 2014a; Santos *et al.*, 2017) and those belts can be used as proxies for environmental
 37 variables. As several environmental factors tend to vary along elevational gradients,
 38 including temperature, humidity, and solar radiation (Körner, 2007). For instance, water
 39 availability is a determining factor for maintaining bryophyte species (Delgadillo &
 40 Cárdenas, 1990; Proctor, 2008), and the rainfall gradients they experience can run in
 41 any direction (Körner, 2007), although solar radiation will normally be higher (and
 42 water availability lower) at higher elevations in the Caatinga domain. Elucidating the
 43 major drivers of bryophyte distributions can be the first step in understanding the
 44 mechanisms that regulate species' distributions (Anderson *et al.*, 2011) and for
 45 protecting bryophyte diversity and their habitats (Smith & Stark, 2014).

46 Studies evaluating the relationships between elevational gradients and species
 47 compositions and community assembly have usually been carried out in tropical
 48 environments, largely because tropical elevational gradients comprise wide ranges of
 49 climatic variations (Rahbka, 1995). That type of approach has been used to examine the
 50 photosynthetic responses of vascular plants at different altitudes (Körner & Diemer,
 51 1987; Raich *et al.*, 1997; Körner *et al.*, 1991) and their reproductive patterns (Fabro &
 52 Körner, 2004; Weng *et al.*, 2007), although temperate regions have likewise been
 53 contemplated (e.g., Lee & La Roi, 1978; Gignac *et al.*, 1991; Grytnes, 2003) in
 54 examinations of life histories vs. elevational gradients (e.g. Klimes, 2003). Several
 55 studies using bryophytes have investigated how elevational gradients are related to the
 56 structures, compositions, and reproductive behaviors of tropical rainforest communities
 57 (e.g. Gradstein & Salazar-Allen, 1992; Frahm, 2002; Maciel-Silva & Válio 2011;
 58 Maciel-Silva *et al.*, 2012; Silva & Pôrto, 2013; Santos *et al.*, 2014, 2017), and vertical

gradients of phorophytes have been used to examine metapopulation theory (de Oliveira & ter Steege, 2015).

Environmental gradients can affect the sets of life history traits of the species growing there (Westoby *et al.*, 1997), and suggest that the abundances of coexisting species in those plant assemblages are modified along those gradients (Pescador *et al.*, 2015). Santos *et al.* (2017), for example, found an inverted-parabolic ratio of dioicous/monoicous species along an elevational gradient in the Brazilian Atlantic Forest (0 to 1.170 m a.s.l.) apparently related to the fact that the extreme conditions along the gradient filtered out monoecious. In another study, Austrheim *et al.* (2005) found a positive relationship between bryophyte life history traits (e.g., frequency of sexual reproduction, life-forms, and spores size) along a small elevational gradient (1.050 to 1.250 m a.s.l.) in a harsh alpine environment, with less-tolerant life history traits being less frequent with increasing altitude.

Seasonally dry forests cover extensive areas throughout the world (Sorensen *et al.*, 2009) – but they are also some of the most threatened ecosystems and represent seven of the 25 global biodiversity hotspots (Myers *et al.*, 2000). Seasonally dry tropical forests are highly endangered globally and often poorly studied (Werneck *et al.*, 2011), including the Caatinga domain (classified as a seasonally dry tropical forest – Bullock *et al.*, 1995) that occupies 10% of the land area of Brazil (IBGE, 2004). The Caatinga has been experiencing the impacts of desertification due to extensive clearing for agriculture and pasture, and less than 1% of that domain is legally protected (Leal *et al.*, 2005). There is thus an urgent need for studies of plant richness in semiarid regions, especially research focusing on species composition and richness that can be used to identify biodiversity hotspots (Silva *et al.*, 2014a) and as ecological indicator species (Magurran, 2004) that can be used to monitor ecosystem integrity (Chao *et al.*, 2005).

Silva *et al.* (2014a) studied the elevational belts in the Caatinga domain along a short elevational gradient using vascular plants as models, and found that species richness increased with elevation along a gradient ranging from 400 to 600 m a.s.l. There have been no studies focusing on bryophyte richness along elevational gradients in that important (and threatened) Brazilian ecosystem, however. Bryophytes are sensitive to local environmental conditions and can serve as excellent environmental

bioindicators (Delgadillo & Cárdenas, 1990; Glime, 2015) along elevational gradients (Frahm & Gradstein, 1991; Santos *et al.*, 2014; 2017). Recent studies used bryophytes as models to examine the composition of plant assemblages along a horizontal gradient of regional rainfall (Silva *et al.*, 2014c; Germano *et al.*, 2016) – and both reported that rainfall gradients serve as filters for structuring those assemblages and that bryophytes can serve as models for studying environmental gradients in the Caatinga domain. The reason is bryophytes show functional traits and strategies that enable them to maintain their populations in xeric environments (Silva *et al.*, 2017).

Dispersal and substratum specificity are also one of the key processes determining the spatial structures of bryophyte distributions in arid environments (Reese, 1993; Smith & Stark, 2014). Throughout elevational gradients in mountains the availability of substrate can be altered. For example, Santos *et al.* (2017) found that species composition changes at the extremes of the gradient due to the type of substrate available for colonization by bryophytes. Furthermore, bryophytes of xeric environments often reproduce via asexual what should limit their dispersive success by the production of larger and heavier propagules (Smith & Stark, 2014). In this context, species that produce the smallest propagules and spores must have a greater geographical reach.

We therefore hypothesized that there will be an inverted gradient of bryophyte species richness along a short altitudinal gradient in the *Caatinga* (650-1000 m), with diversity being higher at lower altitudes, and that the differences between elevational belts should reflect different life history traits of the resident species and different substrates colonized. We examined dispersal limitations and the relationships between elevation and richness, species composition, substratum influence and life history traits to address three issues: 1. Is the bryophyte composition in the National Valley Catimbau Park is unique inside the Caatinga? 2. Is there a distinctive elevational gradient in the Caatinga affecting the bryophyte communities? 3. How do bryophyte assemblies behave along the gradient?

118 **Materials and Methods**

119 *Catimbau National Park*

120 The Catimbau National Park (Catimbau NP) was created in 2002 (Decree n°
121 4.340/2002) in the Caatinga domain of Pernambuco State, Brazil. The park (8°24' –
122 8°36'S x 37°09' – 37°14' W) (Melo, 2012) is situated in an ancient geological region
123 underlain by weathered Paleozoic sedimentary deposits (Ferreira, 2010), and covers
124 62.000 ha at elevations varying from 600 to 1000 m.

125 Rainfall in that semiarid climate varies from 0 to 256 mm/mo., with a mean
126 annual temperature of 23 °C (ICMBio, 2013). The phytophysionomies found in the
127 region include dense arboreal Caatinga, shrubby spineless vegetation on sandy soils,
128 and rupestrian fields that are mostly characterized by cactus and bromeliad species
129 (Andrade *et al.*, 2005). The region is of extreme biological importance (MMA, 2002)
130 due to its many endemic species (Forzza *et al.*, 2010) and other species with rare
131 distributions in Brazil (Ellis *et al.*, 2016a, b).

132 *Sampling design*

133 Three elevational belts were considered: 650-760 m (B₁); 770-880 m (B₂); 890-1000 m
134 (B₃). Random plots were established in each belt, at least 25 m apart to ensure statistical
135 independence (see Silva *et al.*, 2017), which were surveyed during three years starting
136 2014. Floristic collections were made within the randomly established plots, collecting
137 bryophytes from all substrates (tree trunks, soil, rocks). We collected samples of
138 standard plots of 5 x 5 cm (Frahm, 2003). It is important to note that an El Niño event
139 affecting the entire region in 2012 resulted in an almost continuous dry period in the
140 Catimbau NP, eliminating seasonal effects between 2012 and 2016. El Niño events
141 generate significant impacts on the climate of the Atlantic and South American regions
142 because produce large-scale anomalous circulations in the atmosphere (Grimm *et al.*,
143 2000; Grimm, 2004). Among the variations, the decrease in rainfall is one of the most
144 pronounced (Marengo, 2006).

145 We considered the frequencies of the bryophyte species at both local and
146 regional scales in the statistical analyses. The local scale was considered here to be
147 represented by each elevational belt; the regional scale was considered as composing all

of the elevational belts together and we used the last scale in order to evaluate the floristic uniqueness of the Catimbau NP. We used the checklists of Pôrto *et al.* (1996) and data from Silva *et al.* (2014b), and Germano *et al.* (2016), all of them Caatinga areas. We included rock outcrop areas as they are of difficult access and should function as species refuges (Silva & Germano, 2013) or protected sites (Salvatierra *et al.*, 2017).

Life history traits

We selected life history (functional) traits likely related to xeric conditions as the explanatory variables. To that end, we surveyed the life history data of those bryophytes in the scientific literature (Sharp *et al.*, 1994; Gradstein *et al.*, 2001; and Frahm, 2002) concerning their sexual system, their frequencies of sexual reproduction, frequencies of asexual reproduction, mean spore sizes, light requirements, and life forms (supplementary Table S1). Those functional traits should influence plant colonization success and the richness of bryophyte species – and therefore act as proxies for estimating the environmental filtering intensity at each elevational belt.

We categorized each of the attributes selected, with the exception of mean spore size – which was obtained from the literature. When only the minimum and maximum values of spore sizes were available, we calculated the means from those values. We adopted three categories for the attribute sexual system [monoecious (1), dioecious (2) and polyoicous (3)]; two categories for the frequency of sexual reproduction, i.e., the frequencies of sporophytes encountered in the field, and the frequency of asexual reproduction [rare (1) and frequent (2)]; three standard categories for the light requirement [shade tolerant (1), light demanding (2) and generalist (3)]. The life-forms were assigned with importance values for xeric environments, in increasing order, following Glime (2015): 1 – Thalloid mats; 2 – Mat; 3 – Weft; 4 – Fan; 5 – Cushion; 6 – Tuft.

Data analysis

Regional and local flora compositions – The Sørensen similarity index (gives lower weights to rare species – Valentin, 2012) was used to evaluate the floristic similarities of the bryophyte flora in the Catimbau NP with other *Caatinga* areas and rock outcrop sites using incidence data (presence vs. absence). We used the Weighted Pair Group

Method with Averaging (WPGMA) using checklists of the Caatinga, including rocky outcrop areas. That analysis was chosen to ensure that noise due to differences in collection efforts did not influence the final result (Valentin, 2012). We used back same methodology to evaluate similarities between the elevational belts. As the collection efforts in the three belts were equivalent, we used the Weighted Pair Group Method using Arithmetic averages (WPGMA) to produce an unweighted result by assuming all distances contributed equally to each computed average (Valentin, 2012).

Richness along the elevational gradient – We evaluated how the species richness of all of the bryophytes were related to elevation using a linear regression analysis for an adjusted line, with significance at $p < 0.05$. We tested the influence of the elevational belts on species richness using a 95% bootstrap confidence interval, i.e., $n = 1999$. Generalized Linear Models (GLM) were used to test whether the elevation gradient imposed a dispersion limit for the bryophytes (Zar, 2010). To that end, we used the mean spore size as an explanatory variable and the elevational belts as predictor variables. We analyzed that life history trait because it is independent and central (Bonte & Dahirel, 2017). We ordered the richness of each family by elevational belt, using Comunidata 1.5 software (Dias, 2006) to evaluate their elevational distributions.

Substratum influence – We used Principal Component Analysis (PCA) to evaluate substrate influences on species compositions along the elevation gradient by evaluating the significance of the first two ordination axes (Zar, 2010). We considered all of the substrates encountered in the different subplots inventoried for that purpose.

Life history traits as descriptors of elevational belts – We performed Spearman's correlation in order to evaluate the independence of the explanatory variables: sexuality (monoecious, dioecious, polyoicous); frequency of sexual and asexual reproduction; mean spore size; light-demands; life-forms (Zar, 2010). That correlation analysis assumes that the variables follow normal distributions (Zar, 2010). We therefore ln-transformed the data to achieve normality and homogeneity of the variances (Ayres *et al.*, 2007). In case any life history trait category was related to species richness along the gradient, we performed a Kruskal-Wallis analysis to evaluate whether there were any differences between the means of the groups by elevational belt. Kruskal-Wallis is a non-parametric test analogous to Analysis of Variance (ANOVA) (Gotelli & Ellison,

209 2011). In that case, we used Dunn's post hoc test with the Bonferroni correction. The
210 Dunn method calculates the correct probability of rejecting the null hypothesis at least
211 once, while the Bonferroni method sets the error rate per experiment and divides by the
212 number of tests to get the best fit (Gotelli & Ellison, 2011).

213

214 Results

215 1. *Bryophyte composition in the Catimbau National Park is unique within the Caatinga*
 216 – We recorded 28 species of bryophytes (20 mosses and eight liverworts). In terms of
 217 the liverworts, *Targionia hyophylla* was a new record for Pernambuco State;
 218 *Marchantia polymorpha* and *Noteroclada confluens* were new records for northeastern
 219 Brazil. In terms of mosses, *Brachymenium fabronoides* constituted a new record for
 220 Pernambuco (Table 1).

221 The most frequent regional species were the mosses *Fabronia ciliaris* var.
 222 *wrightii*, *Campylopus pilifer*, *Octoblepharum albidum*, and *Brachymenium exile*; the
 223 most frequent liverwort species was *Fuscocephaloziopsis crassifolia*. In terms of the
 224 mosses, only *O. albidum* and *C. pilifer* occurred in all of the elevational belts, with the
 225 latter being the most frequent in the upper two belts. Although *F. ciliaris* var. *wrightii*
 226 was recorded at both the base and the top of the elevational gradient, it was more
 227 frequent at lower altitudes. In terms of the liverworts, *F. crassifolia* was the most
 228 frequent and the only species that occurred in all belts.

229 At a regional scale, the bryophyte flora in Catimbau NP is unique within the
 230 Caatinga (Fig. 1). Analyses of the representivity of bryophyte families in the elevational
 231 belts indicated the presence of some exclusive families within each belt, although other
 232 families are represented throughout the gradient. The richest taxa in terms of species
 233 were Bryaceae and Fissidentaceae (mosses), with their representivity being greater in
 234 the first elevational belt (Fig. 2); Frullaniaceae (liverworts) was recorded at all
 235 elevations, although with greater representivity in the intermediate belt.

236 2. *Bryophytes are good indicators of elevational belts in the Caatinga* – The richness of
 237 the local pool of species decreased with increasing elevation ($S = 0.816$; $R^2_{(aj.)} = 97.4\%$).
 238 The floristic similarity and the quantities of species shared between belts decreased with
 239 altitude (Fig. 3). In relation to substrate influences along the elevational gradient, the
 240 first PCA axis explained 33.74% of the data variation, and the second axis 29.12%
 241 (totalling 62.86%; Fig. 4). Tree trunks and rocks were related to axis 1 (-0.82 and 0.80
 242 respectively); while the soil substrate was negatively related to axis 2 (-0.93). There was
 243 no correlation, however, between elevational belts and the types of substrates colonized
 244 (Table 2).

3. *Life history traits of bryophytes differ according to elevation in the Caatinga* – We found a positive correlation between light demands and asexual reproduction ($R_s = 0.10$; $p = 0.02$). Since light demands are more important to the establishment of bryophytes and their individual maintenance, we excluded asexual reproduction from the analysis. Our findings show that the species richness is related to light-requirements at the base of the elevational gradient (Table 3; Figure 5, A) and life-forms at the top (Table 3; Figure 5, B). The variations in the mean species richness by elevational belt ($H_c = 8.89$, $p = 0.03$) is explained by the large numbers of species with different ecological requirements (Table 4) at the base of the gradient. The aforementioned variation at the top of the gradient ($H_c = 17.3$, $p = 0.008$) was due to the lower number of fan species and the absence of thalloid mats species (Table 5), but there were no relationships in the intermediary elevation zone with life history traits. No variations in the mean sizes of the spores were observed according to elevation (Table 6).

Discussion

Our results show that plant community richness may decrease from base to top along an elevational gradient in harsh environments. For bryophytes, the gradient is largely controlled by the relationships between environmental conditions and plant adaptive strategies than limit dispersal (Smith & Stark, 2014) or substrate (microhabitat) influences (e.g., Santos *et al.*, 2017). We have demonstrated here the potential for floristic refuges in protected Caatinga sites, as did Salvatierra *et al.* (2017), and provide data that can direct conservation efforts when formulating conservation plans in Brazilian dry forests.

Bryophyte composition in the Catimbau National Park

The bryophyte families found at all elevation levels were those typically associated with xeric conditions (Bryaceae, Calymperaceae, Dicranaceae among the mosses, and Frullaniaceae and Cephaloziaceae among liverworts) (Frahm, 2000; Silva & Germano, 2013; Silva *et al.*, 2014c). Costa & Peralta (2015) stated that Cephaloziaceae occur in environments such as evergreen and gallery forests in Brazil, but never within the Caatinga, although Cephaloziaceae species have, in fact, been recorded in the latter domain (Silva & Germano, 2013). *Fuscocephaloziopsis crassifolia* was encountered in the present study, and had previously been noted for Pernambuco State (Silva *et al.*, 2014c); it has been recorded in the Caatinga among other species of robust mosses, probably benefiting from the more humid conditions associated with their host phorophytes.

Fabronia ciliaris var. *wrightii* is a generalist species that occurs on shaded tree trunks in xeric environments (Delgadillo & Cárdenas, 2011), was the most frequent taxon throughout the elevational gradient, and was encountered at higher frequencies at lower elevations. We found that *F. ciliaris* var. *wrightii* occurred extensively on shaded *Syagrus coronata* (Mart.) Becc.' trunks. Since epiphytic bryophytes require high humidity levels (Delgadillo and Cárdenas 1990), the presence of that species indicated more favorable environmental conditions at lower elevations in the Caatinga as opposed to higher elevations – confirming the existence of an elevational gradient and decreasing species richness with increasing elevation.

The bryophyte flora of the Catimbau National Park includes species with rare distributions in Brazil (Ellis *et al.* 2016a, b). The park is located in a transition zone between the Caatinga domain and Atlantic Forest fragments, which helps explain its non-typical flora. Protected areas of Caatinga are unique in relation to other dry forest sites because of their more amenable climatic conditions that are unaffected by deforestation (Melillo *et al.*, 2016). Rock outcrops can function as species refuges, but are often impacted by trails, camping areas, and sites for religious rituals that provoke alterations in their floras, which could explain their floristic dissimilarity from the Catimbau NP.

Species richness is a measure of diversity that is widely used for selecting conservation areas (Mazaris *et al.*, 2008), but the lack of complete datasets containing information on species distributions represents a challenge to conservation planning (Mandelik *et al.*, 2007). Our results therefore bring new insights into the dynamics of plant communities along elevational gradients in harsh environments and provide data that can be used for conservation planning and management. Although bryophytes provide important non-redundant ecosystem services such as stabilizing soils, capturing and distributing nutrients, regulate seed germination, and colonizing disturbed areas (Belnap & Lange, 2001). Alves *et al.* (2016) noted that “bryophytes usually go unnoticed in conservation planning because of their small size, difficulty of identification and unrecognized levels of local diversity.”

The elevational gradient in the Caatinga affecting bryophyte communities

Studies undertaken in forest environments with vascular (Grytines & Veetas, 2002; Grytines, 2003; Silva *et al.*, 2008; Pescador *et al.*, 2015) and non-vascular plants (Frahm & Gradstein, 1991; Austrheim *et al.*, 2005; Steh *et al.*, 2010; Sun *et al.*, 2013; Santos *et al.*, 2014, 2017) have reported that species richness increases along a base-to-top elevational gradient. Those types of studies have been rare in harsh environments (e.g., Austrheim *et al.*, 2005), although Silva *et al.* (2014a) evaluated the richness of vascular plants species along a short elevation gradient (400-600 m a.s.l.) in a Brazilian dry forest and reported results similar to those published for humid forests.

Bryophyte species were found to be distributed along an elevational gradient in the Catimbau NP. Elevational gradients do not show regular patterns (Könner, 2007),

although an inverted pyramid (showing a negative relationship between the species richness and increasing elevation) has been found to be more common (Stevens, 1992; Rahbek, 1995), with a peak at intermediate elevations (Grytnes & McCain, 2007). The elevational gradient studied here (between 650 – 980 m a.s.l.) appeared as an inverted pyramid, with higher species richness at lower elevations and decreasing to the top. This "inverted pyramid" pattern appears because as altitude increases, factors such as habitat availability become more restricted and local climatic conditions can change within just hundred meters (Rahbek, 1995; Grytnes & Vetaas, 2002). In Caatinga environments, xeric conditions become more intense with increasing elevation. Incident sunlight is more intense at higher elevations because that zone is the first to be illuminated each day (Köner, 2007); likewise, vascular plants tend to be more widely spaced in arid regions, resulting in increased aridity at higher elevations.

Species richness and community compositions along elevational gradients are related to the adaptive capacities of the species to environmental filters (Köner, 2007). Landscape elevations are relatively low in Brazilian dry forests (with peaks only as high as 1.000 m a.s.l.) and temperatures there can be quite high (Sampaio, 2010). Our study was also performed during an El Niño event (a natural phenomenon that affects global weather patterns and causes prolonged droughts in northeastern Brazil) (Kane, 2001). Water availability varies greatly in the Caatinga and is a limiting factor for plant establishment and maintenance, with the Catimbau NP experiencing a horizontal water gradient (Rito *et al.*, 2016). Austrheim *et al.* (2005) found that life history attributes are useful indicators of environmental factors.

Spitale (2016) and Santos *et al.* (2017) demonstrated substrate effects on bryophyte responses to elevational gradients in montane forests. The importance and strength of substrate-specificity is still being debated, with some studies providing considerable evidence for substrate-related effects (Söderstrom, 1988), while others have not (Frego & Carleton, 1995). We noted no preferences or substrate influences on bryophyte community compositions along the elevational gradient in the Catimbau NP. Although the species encountered mainly colonized soil and rock, that colonization was related only to substrate availability. Those results are in agreement with other studies conducted in Brazilian dry forests – suggesting that bryophytes colonize most any available substrate in harsh environments (Silva *et al.* 2017 – *in press*) and that

microenvironments are more variable in arid regions and influence community compositions more than substrate types. *Syagrus coronata* sheaths and rock cracks, for example, appeared to provide equivalent conditions for epiphytic species – with greater shading and higher concentrations of moisture than found in the surrounding matrix environment. That palm tree species is largely concentrated in belt 1 and accompanies the decrease of epiphytic species with increasing elevation.

Bryophyte life history traits and the species composition along the elevation

We examined whether the observed differences in species composition along the elevational gradient would be influenced by spore size (i.e., dispersal limitations), but no such relationship was found. Similar results were reported by Austrheim *et al.* (2005). Two complementary explanations apparently justify those results: (1) in harsh environments, spore production only occur under favorable conditions of high humidity and low temperatures (Austrheim *et al.*, 2005). Our study was carried out during a strong El Niño event that caused severe droughts throughout northeastern Brazil and probably limited sporophyte production; and, (2) the maintenance of bryophyte populations in dry environments can be achieved through asexual reproduction (Stark *et al.*, 2004). Therefore, our outcomes do not indicate dispersal limitations, only environmental constraints as: (1) although bryophyte propagules are considerably larger and heavier than spores, both have a similar geographic reaches (Patiño *et al.*, 2014); and (2) the relationships between species richness and life history traits, light requirements, and life-forms indicate a gradual increase in the severity of environmental conditions from the base to the top of the elevational gradient.

Life-forms are closely related to environmental conditions (Magdfräu, 1982) and changes in light, temperature, and moisture conditions will alter life-form compositions (Stehn *et al.*, 2010). Additionally, physiographic characteristics (such as topography) are usually associated with particular life-forms as they create specific climatic conditions (Matorell & Ezcurra, 2002). Life-form diversity was found to be reduced along the elevational gradient, with drought-tolerant forms being mainly found at extreme elevations (e.g., tuft; Glime, 2015). The local predominance of only drought-tolerant life forms will restrict the numbers of species in certain gradient belts, as drought-tolerant bryophytes species are considerably fewer in numbers than those

occurring, for example, in evergreen tropical forests. On the other hand, bryophyte assemblages in low-altitude caatinga sites containing both shade and full-sunlight specialists indicates that are better preserved and demonstrate humidity and temperature conditions adequate for the establishment of ecologically demanding species such as epiphytes.

Caatinga vegetation covers nearly 10% of the Brazilian territory (IBGE, 2004), but its species diversity and richness have only been poorly studied – and certainly underestimated (Leal *et al.*, 2005; Santos *et al.*, 2011). Our results show that environmental conditions become more restrictive at higher elevations in harsh environments (above 750 m a.s.l.), decreasing species richness and concentrating drought-tolerant species. Life history traits related to the tolerance of species to stress conditions in dry forests represent excellent bioindicators of species richness and the environmental conditions along an elevational gradient, as the differences in the compositions of assemblies along that gradient are not related to dispersal limitations of those species. As such, we recommend that the lowest altitude sites in dry forests be considered priority areas for conservation.

400 **References**

- 401 ALVES C., VIEIRA C., SÉRGIO C., GARCIA C., STOW S. & HESPANHOL H.,
 402 2016 – Selecting importante áreas for bryophyte conservation: Is the higher taxa
 403 approach an effective method? *Journal for Nature Conservation* 29: 105-113.
- 404 ANDERSON M.J., CRIST T.O., CHASE J.M., VELLEND M., INOUE B.D., *et al.*,
 405 2011 – Navigating the multiple meanings of b diversity: a roadmap for the practicing
 406 Ecologist. *Ecology Letters* 14: 19-28.
- 407 AYRES M., AYRES J.R.M., AYRES D.L. & SANTOS A.A., 2007 — *BIOESTAT –*
 408 *Aplicações estatísticas nas áreas das ciências biológicas e médicas*. Belém, ONG
 409 Mamiraua.
- 410 BELNAP J. & LANGE O.L. (eds), 2001 – *Biological soil crusts: structure, function,*
 411 *and management*. Berlin: Springer-Verlag.
- 412 BONTE D. & DAHIREL M., 2016 – Dispersal: a central and independent trait in life
 413 history. *Oikos* 126: 472-479.
- 414 BULLOCK S.H., MOONEY H.A. & MEDINA E. (eds.) 1995 – *Seasonally dry tropical*
 415 *forests*. Cambridge University Press, U.K.
- 416 CHAO A., 2005 – Species richness estimation. *In*: BALAKRISHNAN N., READ C.B. ,
 417 VIDA KOVIC B. & WILEY B. (eds.) *Encyclopedia of Statistical Sciences*. New York.
 418 p.p. 1-26.
- 419 COSTA D.P. & PERALTA D.F., 2015 — Bryophytes diversity in Brazil. *Rodriguésia*
 420 66: 1063-1071.
- 421 de OLIVEIRA S.M. & ter STEEGE H., 2015 – Bryophyte communities in the Amazon
 422 forest are regulated by height on the host tree and site elevation. *Journal of Ecology*
 423 103: 441-450.
- 424 DELGADILLO C.M. & CÁRDENAS A.S., 1995 – Observations on mosses
 425 successional on Paricutín Volcano, Mexico. *Bryologist* 98: 606-608.
- 426 DIAS R.L., 2006 — *Comunidata v 1.5*. Manaus, Amazonas, Brazil.

- ELLIS L.T., AGCAGIL E., K'RMAC' M., ALEFFI M., BAKALIN V.A. BEDNAREK-OCHYRA H., *et al.*, 2016a – New National and Regional Bryophyte Records, 49. *Journal of Bryology* 38: 1-21.
- ELLIS L.T., ASTHANA A.K., SRIVASTAVA P., OMAR I., RAWAT K.K., *et al.*, 2016b – New national and regional bryophyte records, 46. *Journal of Bryology* 35: 1-17.
- FABBRO T. & KÖRNER Ch., 2004 – Altitudinal differences in flower traits and reproductive allocation. *Flora* 199: 70-81.
- FERREIRA B., 2010 – A região semi-árida nordestina: utilização de dados SRTM para mapeamento geomorfológico de parte dos municípios de Jatobá Petrolândia e Tacaratu, Sub-Médio São Francisco, PE. *Ciência e Natura* 32: 143-158. [In portuguese]
- FORZZA R.C., FILARDI F.L.R., COSTA A., CARVALHO JUNIOR A.A., PEIXOTO A.L. *et al.*, 2010 – (Coords.) Catálogo de Plantas e Fungos do Brasil. Andréa Jakobson Estúdio, Instituto de Pesquisas do Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2v. [In Portuguese]
- FRAHM J.-P. & GRADSTEIN S.R., 1991 – An altitudinal zonation of tropical rain forests using bryophytes. *Journal of Biogeography* 18: 669-678.
- FRAHM J.-P., 2000 – Bryophytes. In: BARTHLOTT W. & POREMBSKI S. (eds.) *Inselbergs*. Ecological Studies 146, Springer Verlag. pp. 91-102.
- FRAHM J.-P., 2002 — Campylopus. In: Brum, R. (ed.) Bryophyte flora of North America, Provisional publication. Available in <<http://www.mobot.org/plantscience/bfna/v1/dicrcampylopus.htm>>. Access on December 12, 2017.
- FRAHM J.-P., 2003 – Manual of Tropical Bryology. *Tropical Bryology* 23: 9-195.
- FREGO K.A. & CARLETON T.J., 1995 – Microsite conditions and spatial pattern in a boreal bryophyte community. *Canadian Journal of Botany* 73: 544-551.
- GERMANO S.R., SILVA J.B. & PERALTA D.F., 2016 – Paraíba State, Brazil: a hotspot of bryophytes. *Phytotaxa* 258: 251-278.

- 455 GIGNAC L.D., VITT D.H. & BAYLEY S.E., 1991 – Bryophyte response surfaces
456 along ecological and climatic gradients. *Vegetatio [Journal of Vegetation Science]* 93:
457 29-45.
- 458 GLIME J.M., 2015 — Bryophyte Ecology. Volume 1. Physiological Ecology. Ebook
459 sponsored by Michigan Technological University and the International Association of
460 Bryologists. Available in <<http://www.bryoecol.mtu.edu/>>. Access on October 01,
461 2017.
- 462 GOTELLI N.J. & ELLISON A.M., 2011 – *Princípios de estatística em ecologia*. Porto
463 Alegre, Artmed. 683p. [In Portuguese]
- 464 GRADSTEIN S.R. & SALAZAR-ALLEN N., 1992 – Bryophyte diversity along an
465 altitudinal gradient in Dárien National Park, Panama. *Tropical Bryology* 5: 61-71.
- 466 GRADSTEIN S.R., CHURCHILL S.P. & SALAZAR A.N., 2001 – Guide to the
467 bryophytes of Tropical America. *Memoirs of The New York Botanical Garden* 86: 1-
468 577.
- 469 GRIMM A.M., BARROS V.R. & DOYLE M.E., 2000 – Climate variability in southern
470 South America associated with El Niño and La Niña events. *Journal of Climate* 13: 35-
471 58.
- 472 GRIMM A.M., 2004 – How do La Niña events disturb the summer monsoon system in
473 Brazil? *Climate Dynamics* 22: 123-138.
- 474 GRYTNES J.A. & McCAIN C.M., 2007 – Elevational trends in biodiversity. In:
475 LEVIN S.A. (ed.) *Encyclopedia of Biodiversity*. pp. 1-8.
- 476 GRYTNES J.A. & VETAAS O.R., 2002 – Species richness and altitude: a comparison
477 between null models and interpolated plant species richness along the Himalayan
478 altitudinal gradient, Nepal. *American Naturalist* 159: 294-304.
- 479 GRYTNES J.A., 2003 – Species-richness patterns of vascular plants along seven
480 altitudinal transects in Norway. *Ecography* 26: 291-300.
- 481 IBGE — INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA, 2011 –
482 *Anuário estatístico do Brasil* 71: 1–74. Available in:

- 483 <[http://biblioteca.ibge.gov.br/visualizacao/monografias/GEBIS%20-](http://biblioteca.ibge.gov.br/visualizacao/monografias/GEBIS%20-%20RJ/AEB/AEB2011.pdf)
484 %20RJ/AEB/AEB2011.pdf> Access on October 01, 2017. [In Portuguese]
- 485 ICMBio – Instituto Chico Mendes de Biologia, 2013 – Parque Nacional do Catimbau.
486 Available in: <[http://www.icmbio.gov.br/portal/o-que-fazemos/visita%20cao/ucs-abertas-a-](http://www.icmbio.gov.br/portal/o-que-fazemos/visita%20cao/ucs-abertas-a-visita%20cao/732-parque-nacional-do-catimbau.html)
487 visita%20cao/732-parque-nacional-do-catimbau.html>. Access on October 01, 2017.
- 488 KANE R.P., 2001 – Limited effectiveness of El Niños in causing droughts in NE Brazil
489 and the prominent role of Atlantic parameters. *Brazilian Journal of Geophysics* 19: 231-
490 236.
- 491 KESSLER M., 2009 –. The impact of population processes on patterns of species
492 richness: lessons from elevational gradients. *Basic Applied Ecology* 10: 295-299.
- 493 KLIMES L., 2003 – Life-forms and clonality of vascular plants along an altitudinal
494 gradient in East Ladakh (NW Himalayas). *Basic Applied Ecology* 4: 317-328.
- 495 KÖRNER Ch. & DIEMER M., 1987 – In situ photosynthetic responses to light,
496 temperature and carbon dioxide in herbaceous plants from low and high altitude.
497 *Functional Ecology* 1: 179-194.
- 498 KÖRNER Ch., 2007 – The use of ‘altitude’ in ecological research. *Trends Ecology and*
499 *Evolution* 22: 570-574.
- 500 KÖRNER Ch., FARQUHAR G.D. & WONG S.C., 1991 – Carbon isotope
501 discrimination by plants follows latitudinal and altitudinal trends. *Oecologia* 88: 30-40.
- 502 LEAL I.R., SILVA J.M.C., TABARELLI M. & LACHER Jr. T., 2005 – Changing the
503 course of biodiversity conservation in the Caatinga of northeastern Brazil. *Conservation*
504 *Biology* 19: 701-706.
- 505 LEE T.D. & LA ROI G.H., 1978 – Gradient analysis of bryophytes in Jasper Nal Park,
506 Alberta. *Canadian Journal of Botany* 57: 914-925.
- 507 MACIEL-SILVA A.S. & VÁLIO I.F.M., 2011 – Reproductive phenology of
508 bryophytes in tropical rain forests: the sexes never sleep. *Bryologist* 114: 708-719.

- 509 MACIEL-SILVA A.S., VÁLIO I.F.M. & RYDIN H., 2012 – Altitude affects the
 510 reproductive performance in monoicous and dioicous bryophytes: examples from a
 511 Brazilian Atlantic rainforest. *AOB Plants* 212: 1-14.
- 512 MÄGDEFRAU K., 1982 – Life-forms of bryophytes. In: SMITH AJ. (ed.) *Bryophyte*
 513 *Ecology*. London, Chapman and Hall Ltd . p.p. 45-58.
- 514 MAGURRAN A.E., 2004 – *Measuring Biological Diversity*. Oxford, Blackwell
 515 Science, pp. 256.
- 516 MANDELIK Y., DAYAN T., CHIKATUNOV V. & KRAVCHENKO V., 2007 –
 517 Reliability of a higher-taxon approach to richness, rarity, and composition assessments
 518 at the local scale. *Conservation Biology* 21: 1506-1515.
- 519 MARENGO J.A., 2006 – On the hydrological cycle of the Amazon basin: a historical
 520 review and current state-of-the-art. *Revista Brasileira de Meteorologia* 21: 1-19.
- 521 MARTORELL C. & EZCURRA E., 2002 – Rosette scrub occurrence and fog
 522 availability in arid mountains of Mexico. *Journal of Vegetation Science* 13: 651-662.
- 523 MAZARIS A.D., KALLIMANIS A.S., SGARDELIS S.P. & PANTIS J.D., 2008 –
 524 Does higher taxon diversity reflect richness of conservation interest species? The case
 525 for birds, mammals, amphibians, and reptiles in Greek protected areas. *Ecological*
 526 *Indicators* 8: 664-671.
- 527 MELILLO J.M., LU X., KICKLIGHTER D.W., Reilly J.M., CAI Y. & Sokolov A.P.,
 528 2016 – Protected areas' role in climate-change mitigation. *Ambio* 45: 133-145.
- 529 MELO J.I.M., 2012 – Flora do Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Brasil:
 530 Boraginaceae *sensu lato*. *Biotemas* 25: 109-120.
- 531 MMA – Ministério do Meio Ambiente, 2002 – *Avaliação e ações prioritárias para a*
 532 *conservação da biodiversidade das zonas costeiras e marinhas*. Biodiversidade
 533 Brasileira: Avaliação e identificação de áreas prioritárias para conservação, utilização
 534 sustentável e repartição de benefícios da biodiversidade brasileira. Brasília, Série
 535 Biodiversidade, v. 5, 404 p.

- 536 PATIÑO J., WEIGELT P., GUILHAUMON F., *et al.*, 2014 – Differences in species-
 537 area relationships among the major lineages of land plants: a macroecological
 538 perspective. *Global Ecology and Biogeography* 23: 1275-1283.
- 539 PESCADOR D.S., de BELLO F., VALLADARES F. & ESCUDERO A., 2015 – Plant
 540 trait variation along an altitudinal gradient in Mediterranean High Mountain
 541 Grasslands: Controlling the species turnover effect. *PLOS One* 10: e0118876.
- 542 POREMBSKI S., MARTINELLI G., OHLEMULER R. & BARTHLOTT W., 1998 –
 543 Diversity and ecology of saxicolous vegetation mats on inselbergs in the Brazilian
 544 Atlantic rainforest. *Diversity and Distributions* 4: 107-119.
- 545 PÔRTO K.C. & BEZERRA M.F.A., 1996 – Briófitas de Caatinga 2. Agrestina,
 546 Pernambuco. *Acta Botanica Brasilica* 10: 93-102.
- 547 PÔRTO K.C., GALDINO M.F.S. & SÁ P.S.A., 1994 – Briófitas da Caatinga 1. Estação
 548 experimental do IPA, Caruaru – PE. *Acta Botanica Brasilica* 8: 77-85.
- 549 PROCTOR M.C.F., 2008 – Physiological ecology. In: GOFFINET B. & SHAW J.A.
 550 (eds.) *Bryophyte Biology*. Cambridge, Cambridge University Press. pp. 237-268.
- 551 RAHBEK C., 1995 – The elevational gradient of species richness: a uniform pattern?
 552 *Ecography* 18: 200-205.
- 553 RAICH J.W., RUSSEL A.E. & VITOUSEK P.M., 1997 – Primary productivity and
 554 ecosystem development along an elevational gradient on Mauna Loa, Hawaii. *Ecology*
 555 78: 707-721.
- 556 REESE W.D., 1993 — Calymperaceae. *Flora Neotropica. Monograph* 58. New York,
 557 Botanical Garden, 102 p.
- 558 RITO K.F., ARROYO-RODRÍGUEZ V., QUEIROZ R.T., LEAL I.R. & TABARELLI
 559 M., 2016 – Precipitation mediates the effect of human disturbance on the Brazilian
 560 Caatinga vegetation. *Journal of Ecology* 105: 1-10.
- 561 SALVATIERRA L.H.A., LADLE R.J., BARBOSA H., CORREIA R.A. &
 562 MACHADO A.C.M., 2017 – Protected areas buffer the Brazilian semi-arid biome from
 563 climate change. *Biotropica* 49: 753-760.

- 564 SAMPAIO E.V.S.B., 2010 – Caracterização do bioma caatinga. *In*: GARIGLIO M.A.,
 565 SAMPAIO E.V.S.B., CESTARO L.A., KAGEYAMA P.Y. (eds.) *Uso sustentável e*
 566 *conservação dos recursos florestais da caatinga*. Serviço Florestal Brasileiro, Brasília.
 567 pp. 27-48.
- 568 SANTOS N.D., COSTA D.P., KINOSHITA L.S. & SHEPHERD G.J., 2011 —
 569 Aspectos brioflorísticos e fitogeográficos de duas formações costeiras de Floresta
 570 Atlântica da Serra do Mar, Ubatuba/SP, Brasil. *Biota Neotropica* 11: 425-438.
- 571 SANTOS N.D., COSTA D.P., KINOSHITA L.S. & SHEPHERD G.J., 2017 —
 572 Variations in Bryophyte Communities in a Short Elevational Gradient in Atlantic Forest
 573 of Southeastern Brazil. *Cryptogamie, Bryologie* 38: 191-211.
- 574 SANTOS N.D., COSTA D.P., KNOSHITA, L.S. & SHEPHERD G.J., 2014 —
 575 Windborne: Can liverworts be used as indicators of altitudinal gradient in the Brazilian
 576 Atlantic Forest? *Ecological Indicators* 36: 431-440.
- 577 SHARP A.J., CRUM H. & ECKEL P.M., 1994 – The moss flora of Mexico. *Memoirs*
 578 *of the New York Botanical Garden* 69: 1-1113.
- 579 SILVA F.K.G., LOPES S.F., LOPEZ L.C.S., MELO J.I.M. & TROVÃO D.M.B., 2014a
 580 – Patterns of species richness and conservation in the Caatinga along elevational
 581 gradients in a semiarid ecosystem. *Journal of Arid Environments* 110: 47-52.
- 582 SILVA J.B. & GERMANO S.R., 2013 – Bryophytes on rocky outcrops in the caatinga
 583 biome: A conservationist perspective. *Acta Botanica Brasilica* 27: 827-835.
- 584 SILVA J.B., SANTOS N.D. & PÔRTO C.K., 2014c – Beta-diversity: Effect of
 585 geographical distance and environmental gradients on the rocky outcrop bryophytes.
 586 *Cryptogamie, Bryologie* 35: 133-163.
- 587 SILVA J.B., SFAIR J.C., SANTOS N.D. & PÔRTO K.C., 2017 – Different trait
 588 arrangements can blur the significance of ecological drivers of community assembly of
 589 mosses from rocky outcrops. *Flora*. doi: 10.1016/j.flora.2017.02.003
- 590 SILVA J.B., SFAIR J.C., SANTOS N.D. & PÔRTO K.C., 2018 – Bryophyte richness
 591 in soil islands on rocky outcrops is not driven area size and habitat heterogeneity. *Acta*
 592 *Botanica Brasilica*. doi: 10.1590/0102-33062017abb0281

- 593 SILVA M.P.P. & PÔRTO K.C., 2013 – Bryophyte communities along horizontal and
594 vertical gradients in a human-modified Atlantic Forest remnant. *Botany* 93: 155-166.
- 595 SILVA T.O., SILVA M.P.P., & PÔRTO K.C., 2014b – Briófitas de Afloramentos
596 Rochosos do Estado de Pernambuco, Brasil. *Boletim do Museu de Biologia Mello*
597 *Leitão* 36: 85-100. [In Portuguese]
- 598 SILVA, W.G., METZGER, J.P., BERNACCI, L.C., CATHARINO, E.L.M., Durigan,
599 G., Simões, S., 2008 – Relief influence on tree species richness in secondary forest
600 fragments of Atlantic Forest, SE, Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 22: 589-598.
- 601 SMITH R.J. & STARK L.R., 2014 – Habitat vs. dispersal constraints on bryophyte
602 diversity in the Mojave Desert. USA. *Journal of Arid Environments* 102: 76-81.
- 603 SÖDERSTRÖM L., 1988 – Sequence of bryophytes and lichens in relation to substrate
604 variables of decaying coniferous wood in northern Sweden. *Nordic Journal of Botany* 8:
605 89-97.
- 606 SORENSEN, L. 2009. *A spatial analysis approach to the global delineation of dryland*
607 *areas of relevance to the CBD Programme of Work on Dry and Sub-Humid Lands*.
608 UNEP, World Conservation Monitoring Centre.
- 609 SPITALE D., 2016 – The interaction between elevational gradient and substratum
610 reveals how bryophytes respond to the climate. *Journal of Vegetation Science* 27: 844-
611 853.
- 612 STEHN S.E., WEBSTER C.R., GLIME J.M. & JENKINS M.A., 2010 – Elevational
613 gradients of bryophyte diversity, life-forms, and community assemblage in the southern
614 Appalachian Mountains. *Canadian Journal of Forest Research* 40: 2164-2174.
- 615 STEVENS G.C., 1992 – The elevational gradient in altitudinal range: an extension of
616 Rapoport's latitudinal rule to altitude. *American Naturalist* 140: 893-911.
- 617 SUN S.Q., WU Y.H., WANG G.X., ZHOU J., YU D., BING H.J. & LUO J., 2013 —
618 Bryophyte species richness and composition along an altitudinal gradient in Gongga
619 Mountain, China. *PLoS One* 8: 1-10.

- 620 VALENTIN J.L., 2012 – *Ecologia Numérica: Uma Introdução à Análise Multivariada*
621 *de Dados Ecológicos*. Editora Interciencia, Rio de Janeiro, 154 pp. [In Portuguese]
- 622 WENG C., HOOGHIEEMSTRA H. & DUIVENVOORDEN J.F., 2007 – Response of
623 pollen diversity to climate-driven altitudinal shifts of vegetation in the Colombian
624 Andes. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 362: 253–262.
- 625 WERNECK F.P., COSTA G.C., COLLI G.R., PRADO D.E. & SITES Jr J.W., 2011 –
626 Revisiting the historical distribution of Seasonally Dry Tropical Forests: new insights
627 based on palaeodistribution modelling and palynological evidence. *Global Ecology and*
628 *Biogeography* 20: 272-288.
- 629 WESTOBY M., LEISHMAN M. & LORD J., 1997 – Comparative ecology of seed size
630 and dispersal. In: SILVERTOWN J., FRANCO M. & HARPER J. (eds.) *Plant Life*
631 *Histories: Ecology, Phylogeny, and Evolution*. Cambridge University Press, Cambridge.
632 pp. 143-162.
- 633 ZAR JH., 2010 – *Biostatistical analysis*. 5th. edn. New Jersey, Prentice Hall.

Legends

Figures

Figure 1. Clustering method with weighted average between *Caatinga* areas (including rocky outcrops) based on the Sørensen similarity index showing that the bryophyte flora of PARNA Catimbau is singular. Bold arm indicates Rocky outcrop in Bahia state; Brackets in light gray indicates the Rocky outcrops and the arms in dark gray indicate the other areas of Caatinga. Areas A1-A7 and A19-A20 are located along Paraíba state (those areas are in Germano et al. (2016)); A8-A17 and A30 (see Pôrto & Bezerra, 1996) are located along Pernambuco state; A18 are located in Bahia state; those acronyms are correspondents to that in Silva JB et al. (2014). Coefficient of Cof enetic Correlation = 0.80.

Figure 2. Elevational distribution and representativeness of bryophyte families in the Catimbau National Park. The width of the bars denotes the number of species per family. The elevation is measured in meters.

Figure 3. Venn diagram showing the low percentage of similarity between the belts levels based on the Sørensen-Dice index, total number of species per belt, and the amount of species shared between each belt.

Figure 4. Principal Component Analysis (PCA) based on the substrates colonized along elevational gradient in Catimbau National Park.

Figure 5. Bryophytes species distributions along an elevational gradient in Catimbau National Park according to life history traits. **(A)** Light requirements; **(B)** Life-forms.

Tables

Supplementary material 1. Life history traits values and substratum occurrence for the PARNA Catimbau Valley bryophytes species. For the spore size we obtained the mean value in literature, however, for the species in which the literature only indicates the minimum and maximum values for their respective spores, we calculated the average from these values. For the sexuality attribute we have adopted three categories: monoicous (1), dioicous (2) and polioicous (3); for the frequency of sexual reproduction, i.e., frequency of recording of the sporophyte in the field, and frequency of asexual reproduction, we adopt two categories: rare (1) and frequent (2); for the light requirement, we adopted the three usual categories: shade tolerant (1), light demanding (2) and generalist (3). Life-forms are signed by a representative number in increasing way according its importance by Glime (2015): 1 – Thalloid mats; 2 – Mat; 3 – Weft; 4 – Fan; 5 – Cushion; 6 – Tuft. T = trunk; R = rock; Ter = termite mound; S = Soil.

Table 1. Checklist to bryophytes species and families registered to PARNA Catimbau and its frequency by elevational belt. * = new record for Pernambuco state; ♦ = new record for Brazilian Northern Region.

667 **Table 2.** Correlation among substrates with their respective axes chosen (Axis 1 and Axis 2) for Principal
 668 Component Analysis (PCA) showing no correlation with elevational belts.

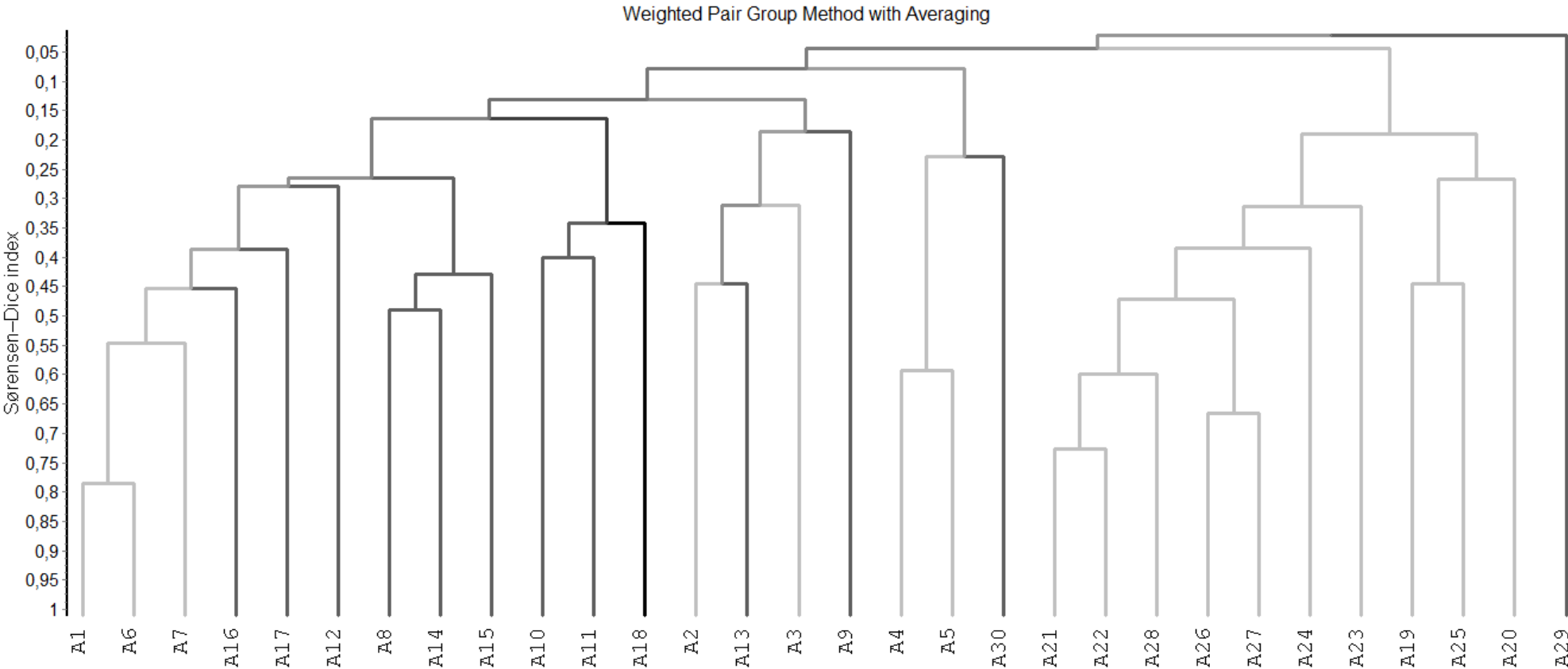
669 **Table 3.** Spearman (R_s) correlation table between life history traits showing that light demanding and
 670 life-forms are correlated with the species richness in base and top of elevational gradient, respectively.
 671 Italic font indicates Spearman value and normal font indicates Spearman coefficient (R_s). P-value in bold
 672 are significant ($p < 0.05$).

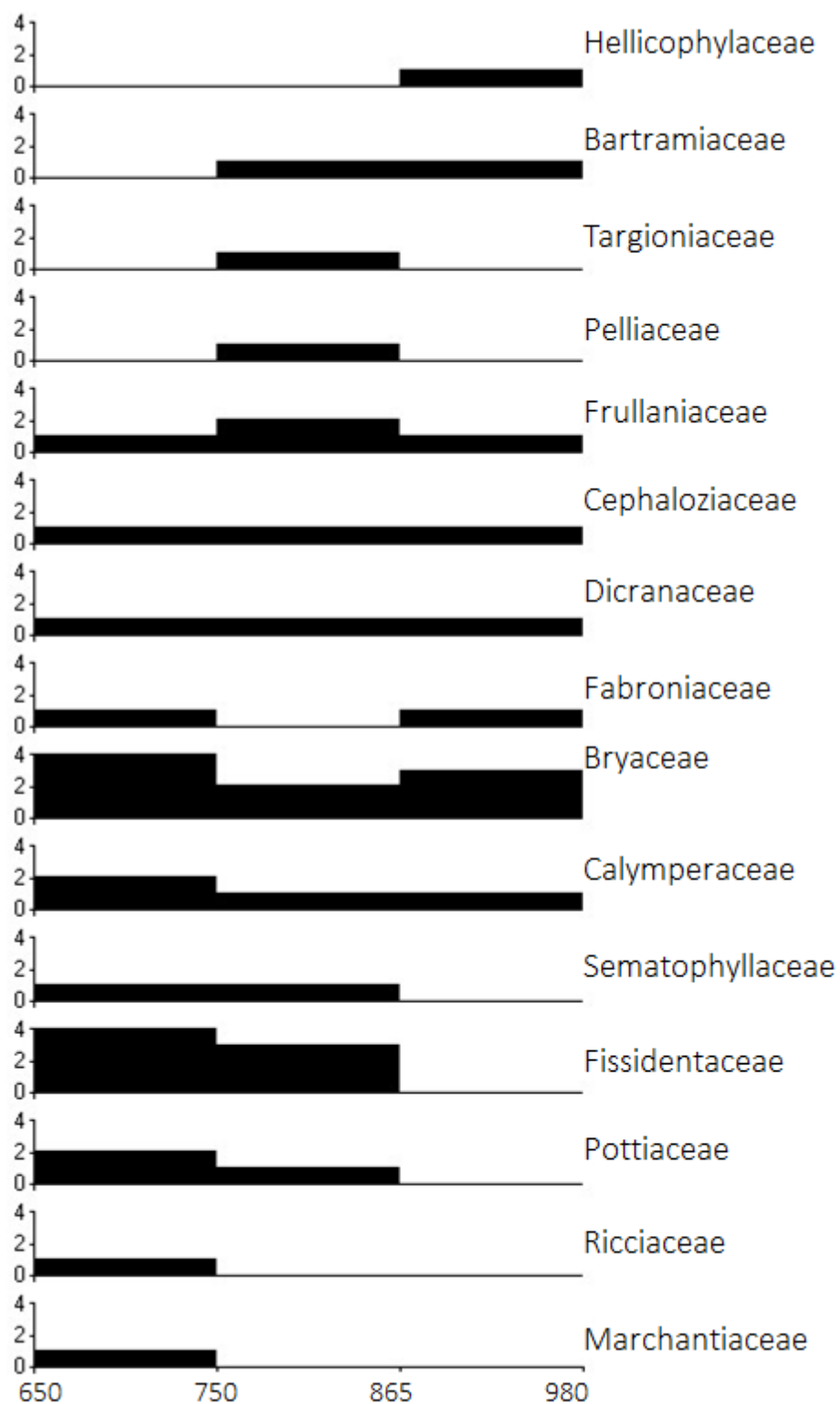
673 **Table 4.** Dunn's post hoc test for identifying the pairs of groups for light-requirement differ by
 674 elevational belt. Values in row are p-value. That values in bold are significant. All of p-values are
 675 corrected by Bonferroni method.

676 **Table 5.** Dunn's post hoc test for identifying the pairs of groups for life-forms differ by elevational belt.
 677 Values in row are p-value. That values in bold are significant. All of p-values are corrected by Bonferroni
 678 method.

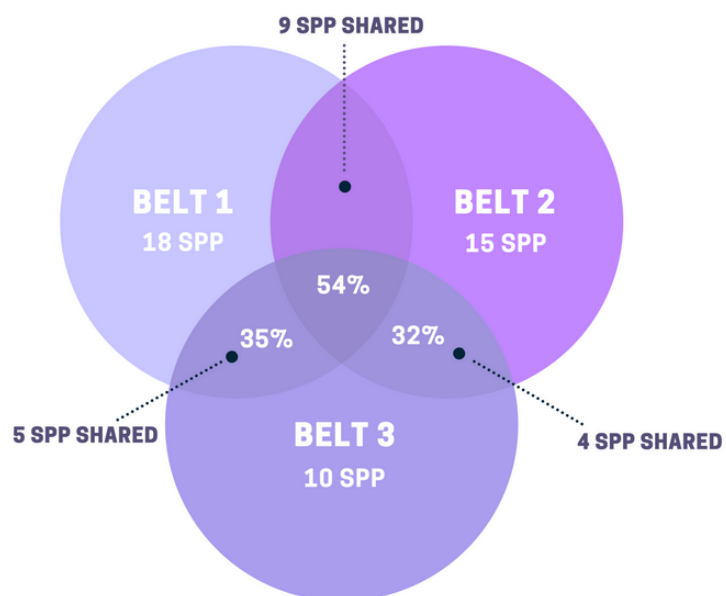
679 **Table 6.** Generalized Linear Models (GLM) testing variance along elevational gradient for spore size
 680 mean. For this model the spore size, dependent variable, occur homogeneous along the elevational belts,
 681 the explanatory variable.

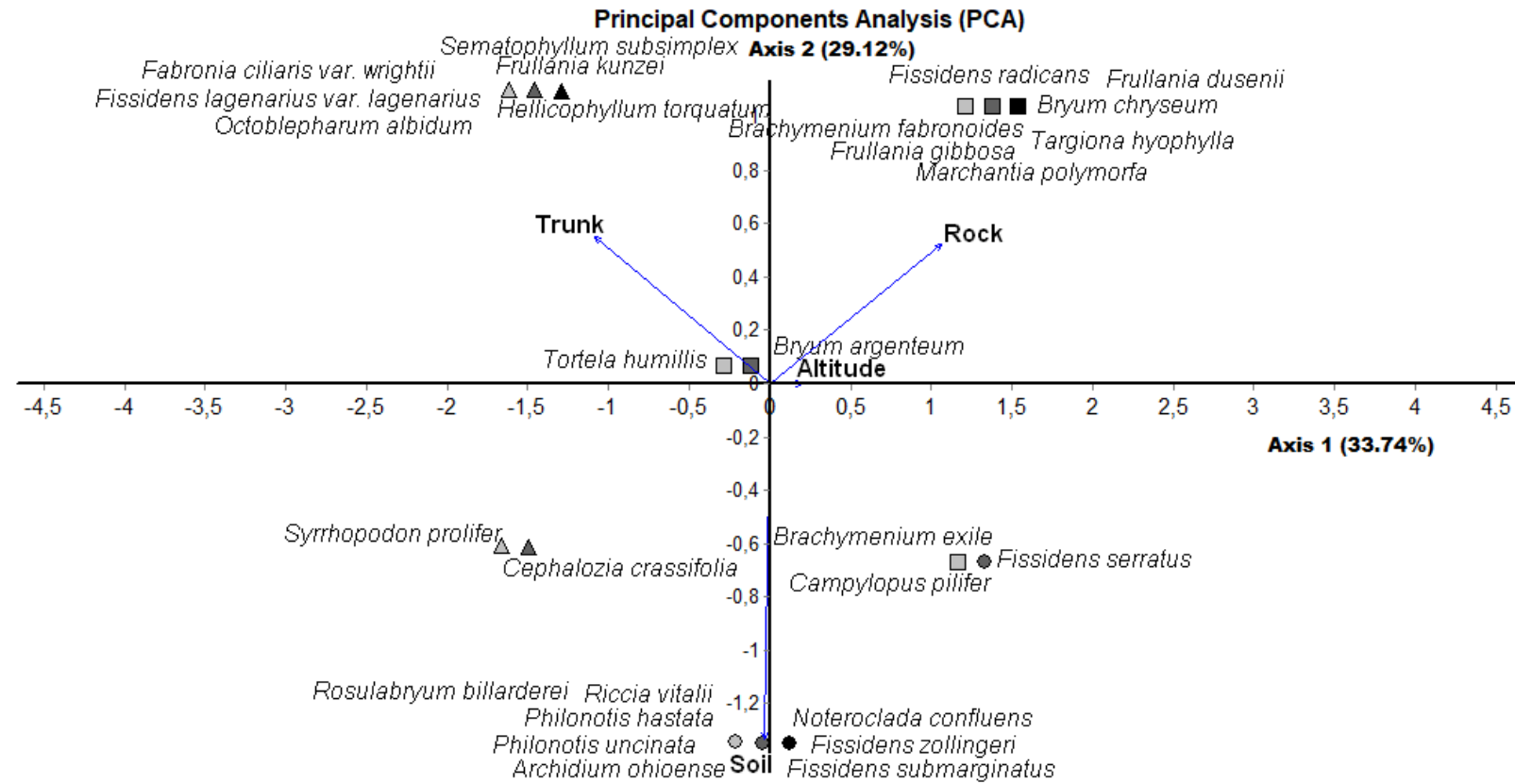
682 **Figure 1.**



683 **Figure 2.**

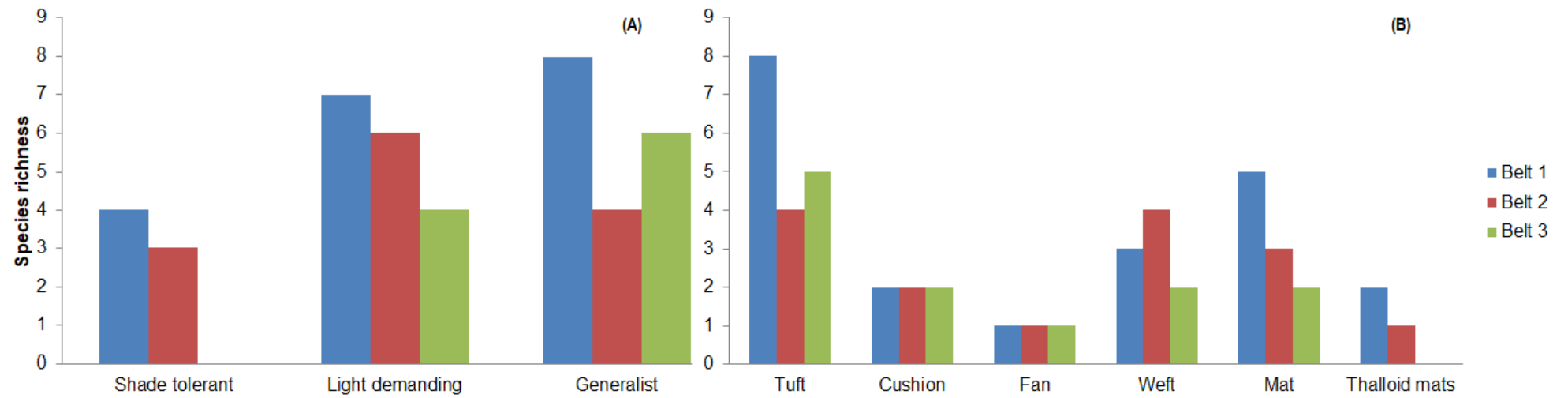
684

685 **Figure 3.**

686 **Figure 4.**

687 **Figure 5.**

688



689 **Supplementary material. 1.**

	Life history traits					
Species	Common sexual reproduction	Sexuality	Spore size mean	Assexual reproduction	Light requeriment	Life-forms
<i>Archidium ohioense</i>	1	0	227	0	1	6
<i>Brachymenium fabronoides</i>	0	1	12	0	2	6
<i>Bryum argenteum</i>	1	1	12.5	1	2	5
<i>Bryum chryseum</i>	1	1	11.5	0	1	6
<i>Brachymenium exile</i>	0	1	9	1	2	6
<i>Campylopus pilifer</i>	0	1	13	1	2	6
<i>Cephalozia crassifolia</i>	0	1	121	0	0	4
<i>Fabronia ciliaris</i> var. <i>wrightii</i>	1	1	14.75	0	2	3
<i>Fissidens lagenarius</i> var. <i>lagenarius</i>	1	0	19	0	1	2

<i>Fissidens radicans</i>	1	0	18.5	0	1	2
<i>Fissidens serratus</i>	1	0	15	0	1	2
<i>Fissidens submarginatus</i>	1	0	17	0	1	2
<i>Fissidens zollingeri</i>	1	0	11.25	0	1	2
<i>Frullania dusenii</i>	1	2	30	0	1	3
<i>Frullania gibbosa</i>	1	2	28	0	1	3
<i>Frullania kunzei</i>	1	2	29	0	1	3
<i>Helicophyllum torquatum</i>	1	0	31	0	1	4
<i>Marchantia polymorfa</i>	0	1	22.5	1	1	1
<i>Noteroclada confluens</i>	1	0	100	0	0	3
<i>Rosulabryum billarderei</i>	1	1	11.5	1	1	6
<i>Philonotis hastata</i>	0	2	22.5	0	0	6
<i>Philonotis uncinata</i>	1	2	24.5	0	0	6

<i>Octoblepharum albidum</i>	1	2	19.5	1	2	5
<i>Riccia vitalii</i>	1	2	122	1	1	1
<i>Sematophyllum subsimplex</i>	1	1	21.2	0	0	3
<i>Syrrhopodon prolifer</i>	1	1	18	0	2	6
<i>Targiona hyophylla</i>	1	0	140	0	0	1
<i>Tortela humillis</i>	1	0	11.5	0	2	6

690 Table 1.

	Elevation		
Division/Family/Specie	A1	A2	A3
BRYOPHYTA			
Bartramiaceae (1/2)			
<i>Philonotis hastata</i> (Duby) Wijk & Margad.	0	1	0
<i>Philonotis uncinata</i> (Schwägr.) Brid.	0	0	1
Bryaceae (3/4)			
<i>Bryum argenteum</i> Hedw.	1	2	0
<i>Bryum chryseum</i> Sull.	0	1	2
<i>Brachymenium exile</i> (Dozy & Molk.) Bosch & Sande Lac.	7	1	5
<i>Brachymenium fabronoides</i> (Müll.Hall.) Paris	1	0	0
<i>Rosulabryum billardierii</i> (Schwägr.) J.R. Spence	0	0	1
Calymperaceae (2/2)			
<i>Octoblepharum albidum</i> Hedw.	8	2	2
<i>Syrrhopodon prolifer</i> Schwägr.	1		
Dicranaceae (1/1)			
<i>Campylopus pilifer</i> Brid.	7	6	5
Fabroniaceae (1/1)			
<i>Fabronia ciliaris</i> var. <i>wrightii</i> (Sull. ex Sull. & Lesq.) W.R.Buck	20	0	3
Fissidentaceae (1/5)			

<i>Fissidens lagenarius</i> Mitt. var. <i>lagenarius</i>	1	0	0
<i>Fissidens radicans</i> Mont.	1	2	0
<i>Fissidens serratus</i> Müll.	1	2	0
<i>Fissidens submarginatus</i> Bruch.	1	2	1
<i>Fissidens zollingeri</i> Mont.	0	1	0
Helicophyllaceae (1/1)			
<i>Helicophyllum torquatum</i> (Hook.) Brid.	0	0	1
Pottiaceae (2/2)			
<i>Archidium ohioense</i> Schimp. ex Müll. Hal.	1	0	0
<i>Tortella humilis</i> (Brid.) Jenn.	5	2	1
Sematophyllaceae (1/1)			
<i>Sematophyllum subsimplex</i> (Hedw.) Mitt.	1	2	0
MARCHANTIOPHYTA			
Cephaloziaceae (1/1)			
<i>Fuscocephaloziopsis crassifolia</i> (Lindenb. & Gottsche) Váňa & L. Söderstr	4	5	2
Frullaniaceae (1/3)			
<i>Frullania dusenii</i> Steph.	0	0	1
<i>Frullania gibbosa</i> Nees	1	1	0
<i>Frullania kunzei</i> (Lehm. & Lindenb.) Lehm. & Lindenb.	0	1	0
Marchantiaceae (1/1)			
♦ <i>Marchantia polymorpha</i>	1	0	0

L.			
Pelliaceae (1/1)			
♦ <i>Noteroclada confluens</i> Taylor ex Hook. & Wilson	0	1	0
Ricciaceae (1/1)			
<i>Riccia vitalii</i> Jovet-Ast	1	0	1
Targioniaceae (1/1)			
* <i>Targionia hypophylla</i> L.	0	1	0

691 **Table 2.**

Substrates and elevational variable	Axis 1	Axis 2
Trunk	<i>-0.8249</i>	0.3875
Rock	<i>0.8044</i>	0.3676
Soil	-0.0257	<i>-0.9378</i>
Altitude	0.1466	-0.0016

692

693

694 **Table 3.**

695

	Common sexual reproduction	Sexuality	Light requiment	Life-forms	B1	B2	B3
Common sexual reproduction		0,29095	0,6777	0,16056	0,12953	0,72681	0,24378
Sexuality	-0,20684		0,85852	0,2107	0,99435	0,74949	0,11929
Light requiment	-0,082154	0,035285		0,094813	0,00061095	0,74859	0,18566
Life-forms	-0,27255	0,24407	0,32191		0,63361	0,98418	0,026055
B1	-0,29352	-0,001403	0,60725	0,094172		0,22876	0,18654
B2	-0,069096	-0,063163	-0,063397	0,0039257	0,23496		0,87387
B3	-0,22775	0,30124	0,25762	0,42004	0,25713	-0,03143	

696

Table 4.

	Elevational belt	Shade tolerant	Light demanding
Elevational belt			
Shade tolerant	0.02		
Light demanding	0.08	0.20	
Generalist	0.13	0.13	0.81

Table 5.

	Elevational Belt	Tuft	Cushion	Fan	Weft	Mat
Elevational Belt						
Tuft	1					
Cushion	0.23	1				
Fan	0.02	0.28	1			
Weft	1	1	1	1		
Mat	1	1	1	1	1	
Thalloid mats	0.04	0.40	1	1	1	1

Table 6.

	d.f.	SQ (Adj.)	QM (Adj.)	F-value	p-value
B ₁	1	287.5	287.5	0.1	0.757
B ₂	1	570.4	570.4	0.19	0.664
B ₃	1	2877.6	2877.6	0.98	0.332
Error	24	70569	2940.4		
Shortage adjustment	3	9494.5	3164.8	1.09	0.376
Pure error	21	61074.5	2908.3	*	*
Total	27	73593.1			

4.2 DIVERSIDADE EM ESCALA ESPAÇO-TEMPORAL DA VEGETAÇÃO SOBRE AFLORAMENTOS ROCHOSOS NA CAATINGA

*A ser submetido ao **Plant Ecology and Diversity***

Diversidade em escala espaço-temporal da vegetação sobre afloramentos rochosos na Caatinga

Joan B Silva¹; Rubens T Queiroz²; Nivea D dos Santos³

¹ Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco – UFPE, Av. Prof. Moraes Rego s/n – Cidade Universitária, 50670-901, Recife, PE, Brasil. E-mail para o autor correspondente: bruno.brtofita@gmail.com

² Departamento de Botânica, Universidade Federal da Paraíba – UFPB, Cidade Universitária, s/n - Castelo Branco III, João Pessoa - PB, 58051-085. E-mail: rbotanico@gmail.com

³ Departamento de Botânica, Instituto de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, 23897-000, Seropédica, RJ, Brasil. E-mail: nivea.dias@gmail.com

Resumo. A diversidade de uma região (diversidade gama – γ) pode ser decomposta em dois componentes principais, diversidades α e β de forma a facilitar a compreensão dos padrões de diversidade local e regional ao longo de gradientes ambientais no tempo e no espaço. No PARNA Catimbau, a criação de caprinos representa um distúrbio para a dinâmica da vegetação em ilha de solo. Desse modo, nós hipotetizamos que em um contexto espacial, ao longo do gradiente de distúrbio, os impactos negativos dos caprinos devem diminuir a diversidade alfa das assembleias de plantas ao passo que aumentam a diversidade beta, enquanto a área (m^2) deve ser o fator mais influente nos demais afloramentos e, em contexto temporal (entre estações secas e chuvosas), esperamos encontrar uma baixa diversidade beta. Nós registramos 68 espécies para os três afloramentos (diversidade gama), das quais 66 são angiospermas e duas são briófitas. A diversidade alfa é maior para o Santuário. Embora tenha menor número de ilhas amostradas, as ilhas possuem áreas grandes o que contribui para o aumento da diversidade local. Ainda assim os três afloramentos apresentam baixa diversidade beta em escala regional. Os caprinos não constituem fator influente sobre a diversidade de espécies para as ilhas de solo nem durante a seca e nem durante a estação chuvosa. As análises de agrupamento mostram que há baixa diversidade beta em escala local ou de paisagem. Ainda assim, ao menos para Torres e Paraíso as ilhas tendem ao agrupamento durante a estação chuvosa. No contexto temporal, há pequena variação florística nas ilhas de solo entre as estações e, embora baixa, existe diferença significativa na composição de espécies entre os afloramentos. Desta sorte, em áreas xéricas os efeitos de herbívoros generalistas são nulos sobre a diversidade alfa, enquanto que a área (m^2) e as condições climáticas são os principais fatores atuantes as diversidades beta e gama.

Palavras-chave: Flora; Gradiente; Inselberg.

Introdução

A diversidade de uma região (diversidade gama γ) pode ser decomposta em dois componentes principais, diversidades α e β (Whittaker 1960) de forma a facilitar a compreensão dos padrões de diversidade local e regional ao longo de gradientes ambientais no tempo e no espaço (Hepp 2011). Da perspectiva espacial, a homogeneidade das comunidades está baseada em baixa diversidade local (α), *i.e.* das ilhas de solo e baixa diversidade beta (β), *i.e.* entre ilhas de solo. Já do ponto de vista temporal, a homogeneidade estaria relacionada à inexistência de espécies anuais ou de ciclo de vida curto (r estrategistas) e/ou uma elevada quantidade de espécies tolerantes ao estresse (k estrategistas).

Avaliar a biodiversidade sob a ótica da partição de diversidade significa avaliar o gradiente de substituição de espécies (Baselga 2010). Identificar a existência de gradientes ambientais no tempo e no espaço em regiões onde existe substituição de espécies raras é útil em estudos conservacionistas, especialmente quando a amostragem é escassa (Socolar et al. 2016). Seguindo esse contexto, dois processos principais atuam sobre a estruturação das comunidades locais: 1) limitação da dispersão, *i.e.*, a distribuição das espécies é auto-correlacionada espacialmente por causa da distância da fonte de propágulos. Sendo assim, a diversidade beta tende a aumentar com a distância geográfica, seguindo o pressuposto da equivalência ecológica entre todos os indivíduos da comunidade (*i.e.* ausência de nicho – Hubbel 2001, Hepp 2011); 2) nicho ecológico (determinismo ambiental), *i.e.*, a distribuição das espécies é moldada por condições ambientais (Jabot et al. 2008, Chase e Myers 2011).

Em ilhas de solo de afloramentos rochosos na Caatinga, há uma tendência à ocorrência de espécies adaptadas às condições de escassez hídrica e elevadas temperatura e luminosidade, e isso deve ocasionar a dominância por uma ou poucas espécies e uma homogeneidade na composição de comunidades entre ilhas (diversidade β_1). Entretanto, além das condições típicas de florestas secas, as comunidades vegetais das ilhas de solos são submetidas ao impacto de distúrbios antrópicos, como a criação de caprinos. Cabras e bodes são fundamentais para a subsistência da população residente no Parque Nacional (PARNA) Catimbau, uma das poucas unidades de conservação federais do semiárido brasileiro, e assim são elementos marcantes nos

ambientes rochosos da região com sua presença inferida, muitas vezes, pela quantidade de fezes encontradas nas ilhas de solo (Silva 2015). Essas fezes podem fertilizar o solo sendo especialmente importantes em ambientes nutricionalmente pobres, como os afloramentos rochosos; entretanto, o pisoteio (Augustine e McNaughton 1998) e sua condição generalista (Shackleton e Shank 1984, Chynoweth et al. 2013) podem causar efeito deletério das espécies vegetais (ver Scowcroft e Sakai 1983, Spatz e Mueller-Dombois 1973).

Desse modo, nós testamos duas hipóteses: (1) espacialmente, os impactos negativos e positivos dos caprinos devem ser nulos sob a composição de espécies em ilhas de solo ao passo que a área da ilha deve ser o principal fator que atua sobre a estruturação dessas comunidades; (2) temporalmente, i.e., entre estações secas e chuvosas, esperamos encontrar uma baixa diversidade beta, uma vez que espécies em ambientes xéricos possuem atributos e estratégias que as permitem resistir à seca.

Material e Métodos

Área de estudo

O estudo foi realizado no PARNA Catimbau, localizado na porção agreste do estado de Pernambuco. Essa região do Parque (08°24'00"/ 08°36'35" Sul e 37°09'30"/ 37°14'40" Oeste), com área total de 607 km² e heterogeneidade edáfica marcante, apresenta clima predominantemente semiárido do tipo Bsh, com transição para o tropical chuvoso do tipo As (escala de Köppen). A pluviosidade anual varia entre 650-1100 mm e a temperatura média anual em torno dos 23°C (SNE 2002).

Coleta dos dados nos afloramentos rochosos

Nós amostramos as assembleias de plantas em três afloramentos rochosos (AR) e 75 ilhas de solo (IS): Paraíso Selvagem (30 IS), Torres (29) e Santuário (16). A razão pelo menor número de ilhas de solo no Santuário deve-se à ausência de ilhas que atendessem aos critérios aqui adotados. Como critérios para seleção das ilhas nós adotamos o tamanho mínimo de 10 x 10 cm e o distanciamento de ao menos 20 m entre si. Nós marcamos todas as ilhas fisicamente, através de fitas posicionadas em plantas robustas para evitar perda da marcação; e digitalmente, através da marcação de coordenadas via GPS. Dessa forma, nós pudemos acompanhar as ilhas durante cinco estações: duas secas e três chuvosas. Isso possibilitou a avaliação da partição da diversidade das comunidades espacial e temporalmente. Apesar disso, nós ressaltamos que nosso estudo foi realizado durante o período do El Niño, um fenômeno natural que afeta o sistema meteorológico ampliando os períodos de seca (Kane 2001). Isso deve minimizar o efeito do gradiente de estresse hídrico (pluviométrico) associado à escala temporal, relacionado às primeiras quatro estações amostradas. Aqui, nosso fator controle foi nossa última coleta fora do alcance deste fenômeno, na estação chuvosa em Junho de 2017.

Dentre os três afloramentos, apenas em Torres há a presença de caprinos. A profundidade do solo e área da ilha foram mensuradas conforme Silva et al. (2018). Para a umidade do solo, a incidência luminosa e a presença de caprinos, nós utilizamos os *proxies* profundidade do solo, cobertura vegetal e quantidade de excrementos, respectivamente. Esse último método nós adaptamos de Silva (2015). A autora faz a

contagem dos excrementos para avaliar a intensidade de sua atividade no ambiente. Aqui, nós avaliamos se as ilhas continuam sendo visitadas ao longo do tempo por avaliar em campo avaliando se a cobertura de excrementos varia de uma estação a outra. Além disso, nós estimamos a quantidade de excrementos nas ilhas ao longo do tempo categorizando as manchas de solo como segue: visitação rara – até 10% do solo da ilha coberto por excrementos; intermediária – entre 11 e 50% do solo ocupados por excrementos; abundante – acima de 50%. Para as plantas, nós seguimos os métodos de coleta e herborização de Frahm (2003) – briófitas e Bridson & Forman (1998) – angiospermas.

Análise dos dados

Para minimizar o efeito de ruídos nas análises sobre a composição de espécies ao longo dos gradientes ambientais, nós utilizamos a análise de *outlier* com o ponto de corte de 2,0 de Desvio Padrão (McCune & Mefford 1999) para análises no espaço e no tempo. A análise de *outliers* para amostragem no espaço revelou seis ilhas destoantes: T15 (2,36), T18 (2,36), T22 (-2,16), S2 (2,17), S6 (2,09), P27 (2,03). Enquanto que para as análises temporais, P18 (estação chuvosa 2 – 2,09), P1 (estação chuvosa 2 – 2,09), P10 (estações chuvosa 2 e seca 2 – 2,03, cada), S10 para as quatro estações com desvio padrão acima de 2,2 para cada estação. Todas essas amostras foram retiradas das análises.

Nós utilizamos a análise de Correlação de Spearman (R_s) para checar se há relação entre cobertura vegetal e luminosidade incidente na ilha de solo; profundidade do solo e umidade; e, finalmente, entre área e profundidade do solo. Apenas a profundidade do solo e a umidade do solo foram correlacionadas ($R_s = -0,35$; $p = 0,02$) e de forma inversa, i.e., quanto mais raso, maior umidade. A área foi correlacionada com a profundidade do solo ($R_s = 0,33$; $p = 0,003$). Desse modo, para as análises, nós utilizamos apenas a característica física da ilha: área (m^2)

Diversidade Alfa

Nós avaliamos a suficiência amostral através do índice de riqueza Jackknife 2 para cada afloramento rochoso.

Para avaliar a partição da diversidade nós utilizamos a entropia de Shannon (Jost 2007) para mensurar a diversidade alfa, que representa aqui o número de táxons comuns em cada ilha de solo. Para cada afloramento, nós extraímos a média H' e realizamos o teste de Wilcoxon para uma amostra para identificar diferenças entre as médias para cada afloramento. Nós realizamos essa quantificação através de uma escala espacial, i.e., ilha de solo para três afloramentos rochosos ao longo de cinco estações climáticas.

Nós realizamos o Modelo Linear Generalizado (GLM) (Magurran 2004) usando, como variáveis independentes, área da ilha de solo e distúrbio (visitações por caprinos) sobre a riqueza de espécies de plantas. O distúrbio foi mensurado pela presença de fezes de caprinos. As ilhas, então, foram categorizadas de acordo com a quantidade de fezes em três grupos: poucas, intermediária e muitas fezes. Essa análise foi realizada apenas para o afloramento Torres porque foi o único a receber visitas dos animais.

Diversidade Beta

Nós então utilizamos o índice de similaridade de Bray-Curtis, um índice que avalia a diversidade beta com base na abundância das espécies nos ambientes (Valentin 2012). A partir desse índice, através do Método de Agrupamento por Ligação Simples, UPGMA (Magurran 2004) nós avaliamos a formação de grupos entre as ilhas de solo amostradas nos afloramentos rochosos usando a ilha e a estação como fatores. Para avaliar a diversidade beta, nós utilizamos o índice de Diversidade Beta de Williams, um índice robusto (varia de 0 a 1) no qual os valores são independentes da riqueza de espécies (Cardoso et al. 2009). Para avaliar o padrão de abundância das espécies mais representativas em cada afloramento rochoso ao longo das cinco estações, nós usamos o programa Comunidata 1.5 (Dias 2006).

Para avaliar a distribuição das espécies por ilha de solo no tempo (estações secas *versus* chuvosas), nós utilizamos uma Análise de Correspondência (CA; Valentin 2012). Ao passo que usamos a Análise de Correspondência Distendida (DCA; Valentin 2012) para verificar o *turnover* das ilhas de solo a cada estação. Então, extraímos os escores do eixo 1 para cada afloramento rochoso e utilizamos uma Análise de Variância (ANOVA) para avaliar a existência do *turnover* temporal.

Resultados

Diversidade nas ilhas de solo

Nós registramos 68 espécies das quais 66 são angiospermas, e duas são briófitas (Tabela 2). Isso representa, para o conjunto de afloramentos (diversidade gama), elevada riqueza de espécies, Jackknife 2 = 107,3. Dentre as espécies identificadas, as mais frequentes para o conjunto de afloramentos são *Aechmea lepthanta* e *Encholirium spectabile* (Bromeliaceae – Fig. 1) e as famílias melhor representadas Apocynaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Poaceae e Cactaceae (Tabela 2).

O afloramento com maior riqueza de plantas (diversidade alfa) é o Santuário (45 spp. em 16 ilhas de solo), onde as ilhas de solo apresentam entre 1-18 spp e H' médio por ilha de 1,9. Dentre as espécies mais frequentes, destacam-se *Tillandsia recurvata* (ca. 31% dos registros) e *Chamaecrista ramosa* (25%). O Paraíso Selvagem (36 spp. distribuídas em 29 ilhas de solo), apresenta variação de 1-8 spp./ilha de solo e H' de 1,01, com as espécies mais frequentes *A. lepthanta* e *E. spectabile* (43 e 36% das ilhas de solo, respectivamente). Torres (35 spp. em 29 ilhas de solo), apresenta variação de número de espécies que vai de 0-5 spp./ilha e H' médio por ilha de 1,5. Neste afloramento, também *T. recurvata* é a espécie mais frequente (27% dos registros). Aqui, os caprinos não constituem fator influente sobre a diversidade de espécies para as ilhas de solo nem durante a seca ($G=16,435$; $p = 0,19$) e nem durante a normalização das chuvas ($G = 0,03$; $p = 0,85$). Em vez disso, a área da ilha de solo constitui fator influente sobre a riqueza de espécies, i.e., quanto maior a área, maior a quantidade de espécies de uma ilha de solo ($G = 10,49$; $p = 0,01$ – Figura 2)

Diversidade entre os afloramentos rochosos

De modo geral, nós notamos modificação do cenário florísticos para os três afloramentos rochosos. Para o Paraíso, apenas três espécies se mantiveram presentes ao longo dos anos: *Aechmea lepthanta* e *Encholirium spectabilis* (Bromeliaceae) e *Campylopus pilifer* (Bryophyta, Leucobryaceae). Nenhuma das espécies ultrapassa os 20 indivíduos. Entretanto, *C. pilifer* aumenta sua abundância alcançando a marca dos 50 indivíduos na última estação chuvosa. É importante ressaltar que a contagem para essa espécie de musgo foi feita usando a contagem de manchas como substituto para

indivíduos. Junto a esse musgo, novas espécies surgem abundantemente no afloramento: *Borreria verticilata*, Poaceae spp, Lithraceae sp. Para o Santuário, a única espécie presente em todas as estações é *C. pilifer*, mas a espécie não experimenta o aumento de abundância na última estação. As mesmas espécies citadas acima surgem com o mesmo padrão de abundância, entretanto, interessante, *Tillandsia recurvata* apresenta um padrão de senoide, i.e., aumenta ou diminui sua abundância das estações secas para as chuvosas. O mesmo padrão é verificado para essa espécie em Torres. Nesse afloramento, com exceção da espécie supramencionada, registramos apenas *Tibouchina heteromalla* por todas as estações (Fig. 3).

As análises de agrupamento mostram que há pouca similaridade florística entre as ilhas de solo ao longo das estações. Ainda assim, ao menos para Torres e Paraíso as ilhas tendem ao agrupamento durante a estação chuvosa normal (Fig. 4 A, B, C). Os três afloramentos são pouco semelhantes entre si e apresentam índice de diversidade Beta de Williams de 0,81 (Torres), 0,77 (Paraíso) e 0,56 (Santuário). A CA explicou 13,64% da variação nos eixos 1 e 2 (7,25 e 6,39%, respectivamente) e reiterou a ausência de agrupamentos verificada na UPGMA, destacando, contudo uma maior coesão entre as ilhas de solo do afloramento do Santuário e, no diagrama biplot, é possível observar as espécies associadas às ilhas (Fig. 5).

No contexto temporal, a DCA mostrou pequena variação florística nas ilhas de solo entre as estações (Fig. 6 A, B, C). A análise de variância (ANOVA) indicou que, apesar de baixa, existem diferenças significativas na composição de espécies entre os afloramentos, embora não tenha sido significativa a diferença entre as ilhas (Tabela 3).

Discussão

Estruturação das comunidades

Afloramentos rochosos são reconhecidamente refúgios para a biodiversidade da área na qual estão inseridos, tanto para plantas vasculares (e.g., Porembski et al. 1998) quanto para avasculares (e.g., Frahm 1996; Silva e Germano 2013). Entretanto, a riqueza registrada nos afloramentos do PARNA Catimbau é alcançada pela quantidade de espécies vasculares. Aqui, o extenso período de seca experimentado na região atuou gargalo ecológico impedindo o sucesso (colonização e sobrevivência) das espécies de briófitas. *Campylopus pilifer* é considerada pioneira (Scarano 2002) e *Bryum argenteum* ruderal, ambas amplamente distribuídas no mundo e no país, perenes e resistentes a ambientes secos, i.e., k estrategistas.

Interessantemente, as diversidades alfa (em cada ilha de solo) e beta (entre ilhas de solo) em cada afloramento são elevadas. Ainda assim, para esses parâmetros, os afloramentos podem ser ordenados decrescentemente em Santuário, Torres e Paraíso. Isso deve explicar a maior diversidade beta entre as ilhas de solo para o Santuário. Esse afloramento, ainda que utilizado para rituais religiosos, é protegido por cerca, constitui área particular e as visitas são controladas. Os dois outros afloramentos, Torres e Paraíso, são utilizados para visitas turísticas sem qualquer controle, apesar de estarem localizados dentro de uma unidade de conservação de proteção integral. Além disso, para Torres há a adição do fator presença de caprinos. Ainda assim, esse fator não influencia a diversidade das ilhas de solo desse afloramento.

A presença de caprinos em ilhas pode surtir efeitos tanto positivos quanto negativos. Embora algumas espécies possam ser excluídas devido ao pisoteio (Augustine & McNaughton 1998), as fezes deixadas por caprinos podem representar provimento de nutrientes (Gould e Swingland 1980), especialmente em afloramentos rochosos que são ambientes nutricionalmente pobres (Porembski et al. 1998). Outrossim, podem impedir a ação de herbívoros generalistas sobre a flora da ilha (Kellner et al. 2011), reduzindo a exclusão das espécies. Ainda assim, nossos resultados não revelam relação positiva ou negativa entre riqueza de espécies e a presença dos caprinos. Em vez disso, outro fator está mais relacionado a esse padrão, a área da ilha de solo.

A relação espécie-área (SAR) está baseada na assumpção de que áreas maiores devem agrupar maior riqueza de espécies. Isso é porque maiores áreas suportam maior complexidade estrutural (MacArthur e Wilson 1967) e assim, mais fontes de recursos permitindo o crescimento de populações (Lomolino 2004). Finalmente, maiores áreas implicam em maior probabilidade de interceptação de colonizadores (Hipótese da Área Alvo – Lomolino 1990). Embora o SAR em ilhas de solo não seja corroborado para briófitas (Silva et al. 2018), é comumente aceito por vários estudos com plantas vasculares (e.g., Lomolino 2000; Losos e Schluter 2000; Dengler 2009), para várias formações. Aqui, nossos resultados apontam a área como fator influenciador sobre a riqueza de espécies vegetais, mas não somos capazes de dizer se isso se relaciona com a heterogeneidade de hábitat, por exemplo, uma vez que não foi nosso objetivo.

4.3 Variação composicional temporal

A beta-diversidade acumula as diferenças entre as assembleias de espécies em locais específicos (diversidade alfa) em tempos específicos (Anderson et al. 2011). Aqui, o Santuário é o afloramento com menor *turnover* temporal, seguido por Torres e Paraíso. A heterogeneidade florística, i.e., baixa diversidade beta, encontrada no Santuário deve explicar a falta de agrupamento entre as ilhas de solo. Fatores como umidade local ou a baixa capacidade de dispersão das espécies devem ser os maiores atores sobre a dissimilaridade entre essas ilhas. As diferenças de composição de espécies entre as ilhas de solo para os três afloramentos, provavelmente, deve-se ao tempo de resiliência das espécies é maior do que o demandado entre o fim do El Niño e as chuvas em 2017.

A estruturação das comunidades vegetais na Caatinga é regida por fatores climáticos, topográficos e geológicos (Rodal et al. 2008). Os afloramentos rochosos são elementos típicos nas paisagens da Caatinga, sendo ambientes rochosos com condições edáficas e climáticas extremas destoantes do seu (Porembski et al. 2000). Nesses recintos, espécies da família Bromeliaceae são elementos típicos (Porembski et al. 1998; Forzza et al., 2015; Silveira et al., 2015). Aliado a isso, características como epifitismo, tricomas absorptivos de nutrientes via folha, Metabolismo Ácido das Crassulaceae (CAM) e a reprodução do tipo clonal (Hmeljevski et al., 2014; Crayn et al., 2015; de Paula et al., 2015) devem explicar nossos registros de ao menos duas espécies ao longo das cinco estações e a relação da abundância de *T. recurvata* às estações. Em se tratando

do musgo *C. pilifer*, essa espécie pioneira de afloramentos rochosos (Scarano 2002) possui diversos atributos potencialmente adaptativos a climas secos (e.g. imbricamento dos filídios; capilares hialinos; hialocistos – Kürschner 2004).

Apesar de a maioria das espécies presentes nos afloramentos do PARNA Catimbau serem típicas de ambientes rochosos (ver Töelke et al. 2011), os altos índices de riqueza, abundância e, especialmente para o Santuário, a alta heterogeneidade de espécies, confirmam os afloramentos como importantes ambientes refúgios para espécies vegetais. O Santuário além de ser protegido pela delimitação do PARNA Catimbau é zoneado por moradores e têm suas visitas controladas. Isso deve explicar a dissimilaridade em relação aos dois outros afloramentos.

Nossos resultados sugerem que os fatores estruturadores das comunidades vegetais em afloramentos rochosos em florestas secas estão relacionados com a pluviosidade. Eventos de secas prolongadas selecionaram espécies adaptadas ao estresse. Um fato que fortalece esse argumento é que para a estação chuvosa imediatamente após a seca prolongada, as ilhas tendem a se agrupar pelo menos em dois dos afloramentos estudados. Em vez disso, nós encontramos relação positiva entre área da ilha e riqueza de espécies, corroborando a Teoria da Biogeografia de Ilhas. A riqueza de espécies é uma medida de diversidade muito usada para selecionar áreas importantes para conservação (Mazaris *et al.*, 2008), mas a ausência de dados, especialmente para afloramentos rochosos, representa um desafio para a instauração de planos de manejo (Mandelik *et al.*, 2007). Nesse caso, nossos resultados direcionam as ações para as ilhas de solo que apresentam o nível de diversidade mais alto. Sendo assim, esse trabalho deve subsidiar futuras ações de manejo e conservação de espécies em afloramentos rochosos.

Referências bibliográficas

- Anderson MJ, Crist TO, Chase JM, Vellend M, Inouye BD, Freestone AL, Sanders NJ, Cornell HV, Comita LS, Davies KF, Harrison SP, Kraft NJB, Stegen JC, Swenson NG. 2011. Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing Ecologist. *Ecology Letters* 14: 19-28.
- Anderson MJ. 2006. Distance-based tests for homogeneity of multivariate dispersions. *Biometrics* 62: 245-253.
- Augustine DJ, McNaughton SJ. 1998. Ungulate Effects on the Functional Species Composition of Plant Communities: Herbivore Selectivity and Plant Tolerance. *Journal of Wildlife Management* 62: 1165-118.
- Baselga A. 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* 19: 134-143.
- Chase JM, Myers JA. 2011. Disentangling the importance of ecological niches from stochastic processes across scales. *Philosophical Transactions of the Royal Society London Biological Science* 366: 51-63.
- Chynoweth MW, Litton CM, Lepczyk CA, Hess SC, Cordell S. 2013. Biology and Impacts of Pacific Island Invasive Species. 9. *Capra hircus*, the Feral Goat (Mammalia: Bovidae). *Pacific Science* 67: 141-156.
- Coblentz BE. 1978. Effects of feral goats (*Cupru hircus*) on island ecosystems. *Biological Conservation* 13: 279-286.
- Crayn DM, Winter K, Schulte K, Smith JAC. 2015. Photosynthetic pathways in Bromeliaceae: phylogenetic and ecological significance of CAM and C3 based on carbon isotope ratios for 1893 species. *Botanical Journal of the Linnean Society* 178: 169-221.
- de Paula LFA, Negreiros D, Azevedo LO, Fernandes RL, Stehmann JR, Silveira FAO. 2015. Functional ecology as a missing link for conservation of a resource-limited flora in the Atlantic forest. *Biodiversity and Conservation* 24: 2239-2253.

Dengler J. 2009. Which function describes the species-area relationship best? A review and empirical evaluation. *Journal of Biogeography* 36: 728-744.

Dias RL. 2016. Comunidata v 1.5. Manaus, Amazonas, Brazil.

Forzza RC, Costa A, Siqueira-Filho JA, Martinelli G, Monteiro RF, Santos SF, Saraiva DP, Paixão-Souza B, Louzada RB, Versieux L. 2015. Bromeliaceae in Lista de espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>. Acesso em 18 de Junho de 2018.

Gould MS, Swingland IR. The tortoise and the goat: Interactions on Aldabra island. 1980. *Biological Conservation* 17: 267-279.

Hepp LU. 2011. Partição da diversidade de insetos aquáticos em riachos do sul do Brasil. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Rio Grande do Sul. Tese.

Hmeljevski KV, Freitas L, Domingues R, Pereira AR, Cancio AS, Andrade ACS, Machado MA, Viccini LF, Forzza RC. 2014. Conservation assessment of an extremely restricted bromeliad highlights the need for population-based conservation on granitic inselbergs of the Brazilian Atlantic Forest. *Flora* 209: 250-259.

Hubbell, S. P. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton, New Jersey, Princeton University Press, 375 p.

Jabot F, Etienne R, Chave J. 2008. Reconciling neutral community models and environmental filtering: theory and an empirical test. *Oikos* 117: 1308-1320.

Kane RP. 2001. Limited effectiveness of El Niños in causing droughts in NE Brazil and the prominent role of Atlantic parameters. *Brazilian Journal of Geophysics* 19: 231–236. doi: 10.1590/S0102-261X2001000200010

Kellner JR, Asner GP, Kinney KM, Loarie SR, Knapp DE, KennedyBowdoin T, Questad EJ, Cordell S, Thaxton JM. 2011. Remote analysis of biological invasion and the impact of enemy release. *Ecological Applications* 21: 2094-2104.

Lande R. 1996. Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos* 76: 5-13.

Legendre P, Legendre L. 1998. Numerical Ecology. 2nd. English edition. Amsterdam, Elsevier. 1006 p.

Lomolino MV. 1990. The arget area hypothesis: the influence of island area on immigration rates of non-volant mammals. *Oikos* 57: 297-300.

Lomolino MV. 2000. Ecology's most general, yet protean pattern: the species-area relationship. *Journal of Biogeography* 27: 17-26.

Losos JB, Schluter D. 2000. Analysis of an evolutionary species-area relationship. *Nature* 408: 847-850.

MacArthur RH, Wilson EO. 1967. The theory of island biogeography. Princenton, Princeton University Press.

Magurran AE. 2004. Measuring Biological Diversity. Oxford, Blackwell Science, pp. 256.

Mccune B, Mefford, MJ. 1999. PC-ORD: multivariate analysis of ecological data, version 4.10. Gleneden Beach: MjM Software Design.

Porembski S, Martinelli G, Ohlemüller R, Barthlott W. 1998. Diversity and ecology of saxicolous vegetation mats on inselbergues in the Brazilian Atlantic rainforest. *Diversity and Distributions* 4: 107-119.

Rodal MJN, Costa KVV, Silva ACBL. 2008 Estrutura da vegetação caducifólia espinhosa (Caatinga) de uma área do sertão central de Pernambuco. *Hoehnea* 35: 209-217.

Scarano FR. 2002. Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the Brazilian Atlantic rainforest. *Annals of Botany* 90: 517-524.

Scarano FR. 2002. Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the Brazilian Atlantic rain forest. *Annals of Botany* 90: 517-524.

Scowcroft PG, Sakai HF. 1983. Impact of feral herbivores on mamane forests of Mauna Kea, Hawaii: bark stripping and diameter class structure. *Journal of Range Management* 36: 495-498.

Shackleton DM, Shank CC. 1984. A Review of the Social Behavior of Feral and Wild Sheep and Goats. *Journal of Animal Science* 58: 500- 509.

Silva DJV. 2015. Impactos do forrageio de ovinos e caprinos sobre a comunidade de plantas regenerantes em Florestas Secas. Dissertação. Universidade Federal de Pernambuco, Recife.

Silva, JB, Sfair JC, Santos ND, Pôrto KC. 2017. Different trait arrangements can blur the significance of ecological drivers of community assembly of mosses from rocky outcrops. *Flora. In press*. Doi 10.1016/j.flora.2017.02.003

Silva, JB, Sfair JC, Santos ND, Pôrto KC. 2018. Bryophyte richness of soil islands on rocky outcrops is not driven by island size or habitat heterogeneity. *Acta Botanica Brasilica. In press*. Doi 10.1590/0102-33062017abb0281

Silveira FAO, Negreiros D, Barbosa NP, Buisson E, Carmo FF, Carstensen DW, Conceição AA, Cornelissen TG, Echternacht L, Fernandes GW, Garcia QS, Guerra TJ, Jacobi CM, Lemos-Filho JP, Le Stradic S, Morellato LPC, Neves FS, Oliveira RS, Schaefer CE, Viana PL, Lambers H. 2015. Ecology and evolution of plant diversity in the endangered campo rupestre: a neglected conservation priority. *Plant and Soil* 1–24.

SNE - Sociedade Nordestina de Ecologia. 2002. Projeto Técnico para a Criação do Parque Nacional do Catimbau/PE - versão final, em cumprimento ao contrato nº 086-00/02, Subprojeto "Proposta para criação do Parque Nacional do Catimbau/PE".

Socolar JB, Gilroy JJ, Kunin WE, Edwards DP. 2016. How should Beta-diversity inform biodiversity conservation? *Trends in Ecology & Evolution* 31: 67-80.

Spatz G, Mueller-Dombois D. 1973. The influence of feral goats on koa tree reproduction in Hawaii Volcanoes National Park. *Ecology* 54: 870-876.

Tölke EEAD, Silva JB, Pereira ARL, Melo JIM. 2011. Flora vascular de um inselbergue no Estado da Paraíba, Nordeste do Brasil. *Biotemas* 2: 39-48.

Valentin JL. 2012. Ecologia Numérica: uma introdução à análise multivariada de dados ecológicos. Rio de Janeiro, Interciência, 168 p.

Whittaker RH. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. Ecology Monography 30: 279-338.

Tabela 1. Variáveis físicas das ilhas de solo de três afloramentos rochosos no Parque Nacional Vale do Catimbau, PE. P = Paraíso Selvagem; S = Santurário; T = Torres. Os números após as letras indicam a numeração correspondente de cada ilha de solo. A quantidade de excrementos de caprinos foi categorizada: 0 = ausência de excrementos; 1 = Até 20% da área ocupada por excremento; 2 = entre 30 e 50% da área ocupada; 3 = acima de 50% da área ocupada.

Ilha de solo	Área (m²)	Profundidade do solo (cm)	Excrementos dos caprinos	Riqueza de espécies
Torres				
T1	1,5	10	2	2
T2	4	5,16	2	5
T3	0,161	8,1	0	5
T4	0,75	4,83	1	3
T5	0,6	6,66	2	3
T6	1,21	5,66	1	4
T7	3,69	14,33	3	5
T8	6,78	10,4	1	5
T9	1,39	9,66	2	3
T10	0,81	10	1	2
T11	2,5	7,5	1	1
T12	6,98	5,66	2	4
T13	5,61	18	1	4
T14	6,92	8	0	1
T15	1,2	10	3	1
T16	5,1	9,25	2	4

T17	0,58	7	1	3
T18	3,34	3,5	1	0
T19	0,07	2,5	1	1
T20	1,58	1,75	0	3
T21	0,28	7	0	1
T22	0,09	3	3	2
T23	0,2	4,16	3	3
T24	6,4	10	1	3
T25	1,96	5,16	1	3
T26	2,9	2	2	4
T27	0,23	3,5	0	4
T28	1,25	10,33	1	2
T29	3,57	4,99	1	1
Santuário				
S1	3,35	5	0	8
S2	7,2	4,66	0	5
S3	3,48	6,33	0	3
S4	17,48	8,61	0	18
S5	14,19	5,4	0	17
S6	2,44	7,16	0	4
S7	3,69	0,5	0	4
S8	6,78	0,5	0	2

S9	1,39	6,5	0	1
S10	0,835	3	0	3
S11	0,1	3,5	0	4
S12	0,3	0,2	0	4
S13	0,64	1,5	0	5
S14	1,84	4,5	0	1
S15	1,2	4	0	5
S16	1,02	4	0	3
Paraíso Selvagem				
P1	1,5	4,66	0	6
P2	0,01	2,5	0	1
P3	0,02	3	0	5
P4	0,01	2,5	0	6
P5	0,04	3	0	1
P6	0,09	4,5	0	1
P7	0,2	4,875	0	7
P8	6,4	6	0	2
P9	8,41	3	0	2
P10	1,96	4	0	2
P11	2,9	2,5	0	5
P12	0,23	3,5	0	2

P13	5,61	5	0	8
P14	6,92	2,625	0	6
P15	3,35	2,5	0	2
P16	0,7	2	0	1
P17	0,32	3,66	0	4
P18	0,7	2,5	0	3
P19	0,2	5	0	2
P20	1	5	0	5
P21	0,11	6	0	2
P22	0,12	6,5	0	2
P23	0,18	6	0	2
P24	4,46	7,675	0	3
P25	0,03	1	0	4
P26	4,3	4,875	0	1
P27	0,09	4,5	0	5
P28	1,84	12	0	2
P29	0,05	4	0	7
P30	1,02	3,5	0	3

Tabela 2. Inventário das espécies vegetais ocorrentes em cada afloramento rochoso.

Espécie	Paraís o	Torre s	Santuári o
Anacardiaceae (1/1)			
<i>Anacardium occidentale</i> L.	1	0	0
Asteraceae (1/1)			
<i>Paralychnophora reflexoauriculata</i> (G.M. Barroso) MacLeish	0	0	1
<i>Cyrtocymura scorpioides</i> (Lam.) H. Rob.			
Bignoniaceae (2/2)			
<i>Handroanthus</i> sp	0	1	1
<i>Jacaranda rugosa</i> A.H. Gentry	1	1	0
Lamiaceae (1/1)			
<i>Hypenia salzmannii</i> (Benth.) Harley			
Rubiaceae (3/3)			
<i>Borreria verticillata</i> (L.) G. Mey.	1	0	1
<i>Mitracarpus</i> sp			
<i>Oldenlandia</i> sp			
Cactaceae (4/4)			
<i>Melocactus bahiensis</i> (Britton & Rose) Luetzelb.	1	1	1
<i>Opuntia inamoena</i> K. Schum.	0	1	1
<i>Pilosocereus chrysostele</i> (Vaupel) Byles & G.D. Rowley	0	0	1
<i>Pilosocereus pachycladus</i> F. Ritter	0	1	0
Santalaceae (1/1)			
<i>Phoradendron</i> sp			
Leucobryaceae (1/1)			
<i>Campylopus pilifer</i> Brid.	1	1	1
Bryaceae (1/1)			
<i>Bryum argenteum</i> Hedw.			
Fabaceae (4/6)			
<i>Chamaecrista ramosa</i> (Vogel) H.S.Irwin & Barneby	1	1	1
<i>Chamaecrista blanchetti</i> Conc., L.P. Queiroz & G.P.	1	0	1

Lewis

<i>Chamaecrista swainsonii</i> (Benth.) H.S. Irwin & Barneby	0	0	1
--	---	---	---

<i>Stylosanthes viscosa</i> (L.) Sw.	0	1	0
--------------------------------------	---	---	---

<i>Senna cana</i> (Nees & Mart.) H.S. Irwin & Barneby	1	0	0
---	---	---	---

Mimosa sp

Apocynaceae (4/4)

<i>Ditassa capillaris</i> E. Fourn.	1	0	1
-------------------------------------	---	---	---

Aspidosperma sp.

<i>Mandevilla tenuifolia</i> (J.C. Mikan) Woodson	1	1	1
---	---	---	---

Blepharodon pallidum Decne.

Bromeliaceae (3/3)

<i>Dyckia limae</i> L.B. Sm.	1	0	0
------------------------------	---	---	---

<i>Encholirium spectabile</i> Mart. ex Schult. f.	1	1	0
---	---	---	---

<i>Aechmea leptantha</i> (Harms) Leme & J.A.Siqueira	1	1	1
--	---	---	---

Krameriaceae (1/1)

Krameria tomentosa A. St.-Hil.

Verbenaceae (1/1)

Lippia sp

Malvaceae (1/1)

Herissantia crispa (L.) Brizicky

Euphorbiaceae (1/5)

<i>Croton argyrophylloides</i> Müll. Arg.	1	0	1
---	---	---	---

Croton nummularius Baill.

Croton sp1

Croton sp2

Croton sp3

Myrtaceae (1/1)

Myrcia sp

Lithraceae (-/2)

Sp1	1	0	1
-----	---	---	---

Sp2	0	0	1
-----	---	---	---

Malpighiaceae (2/2)

<i>Stigmaphyllon paralias</i> A. Juss.	0	1	1
--	---	---	---

<i>Byrsonima gardneriana</i> A. Juss.	0	0	1
---------------------------------------	---	---	---

Polygalaceae (1/1)

<i>Polygala longicaulis</i> Kunth			
-----------------------------------	--	--	--

Poaceae (1/1)

<i>Eragrostis</i> sp	1	1	1
----------------------	---	---	---

Portulacaceae (1/2)

<i>Portulaca elatior</i> Mart. ex Rohrb.	1	1	1
--	---	---	---

<i>Portulaca</i> sp	0	1	0
---------------------	---	---	---

Aneuraceae (1/1)

<i>Riccardia grandiflora</i> (Steph.) H.A. Mill.			
--	--	--	--

Arecaceae (1/1)

<i>Syagrus coronata</i> (Mart.) Becc.	0	1	0
---------------------------------------	---	---	---

Melastomataceae (1/2)

<i>Tibouchina heteromalla</i> (D. Don) Cogn.			
--	--	--	--

<i>Tibouchina multiflora</i> (Gardner) Cogn.	0	0	1
--	---	---	---

Tillandsiaceae (2/1)

<i>Tillandsia recurvata</i> (L.) L.	0	1	1
-------------------------------------	---	---	---

<i>Tillandsia streptocarpa</i> Baker	0	0	1
--------------------------------------	---	---	---

Tabela 3. Análise de Variância (ANOVA) mostrando que há diferenças entre as ilhas dos afloramentos indicando *turnover* ao longo das estações.

	Soma dos quadrados	df	Quadrado da Média	F	p
Ilhas de solo	1,21E+11	59	20517,8	0,9944	0,4998
Afloramentos	271043	2	135522	6,568	0,001974
Erro:	2,43E+11	118	20632,5		
Total:	3,92E+11	179			

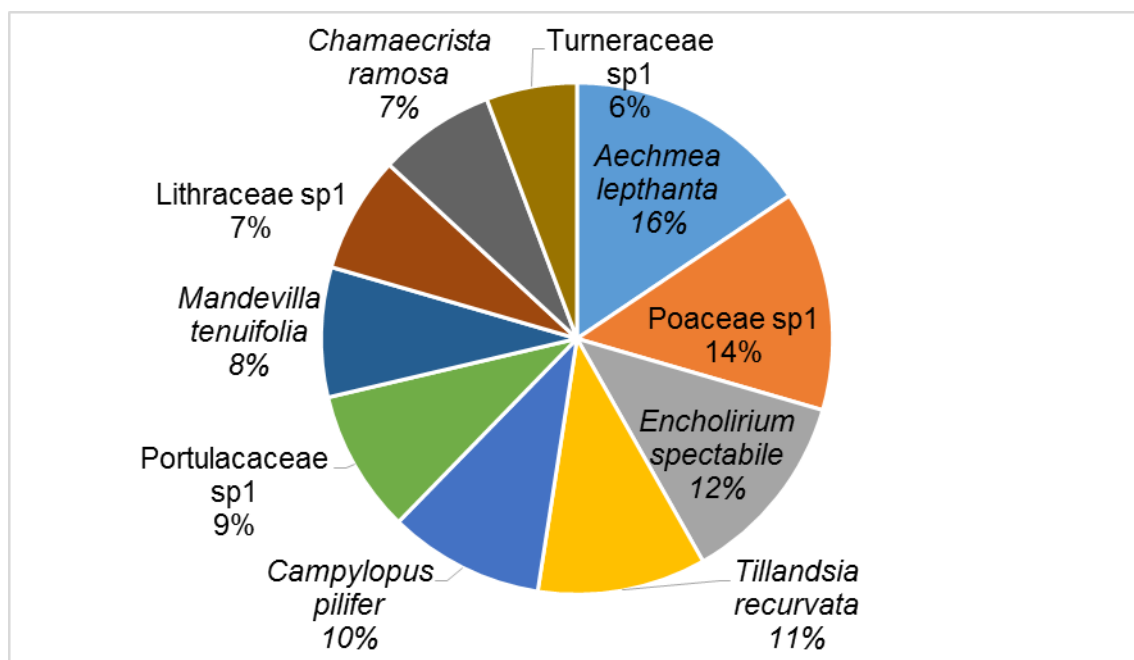


Figura 1. Espécies mais frequentes nos afloramentos rochosos do PARNA Catimbau, PE.

Figura 2. Relação espécie-área para as espécies vegetais vasculares e avasculares das ilhas de solo dos afloramentos rochosos no PARNA Catimbau. Aqui nós usamos distribuição de Normal e função identidade log.

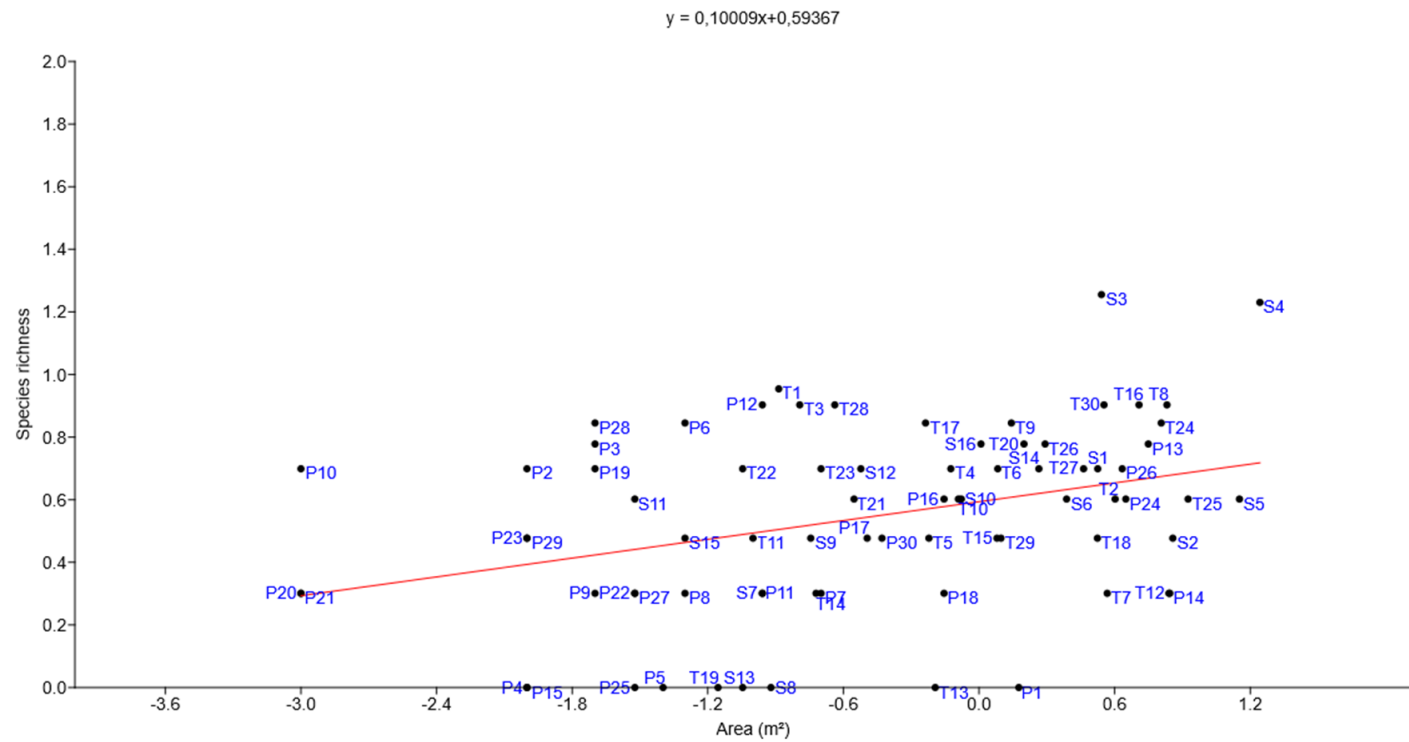


Figura 3. Distribuição das abundâncias das espécies mais representativas para cada afloramento rochoso ao longo de quatro estações. A = Paraíso Selvagem; B = Santuário; C = Torres.

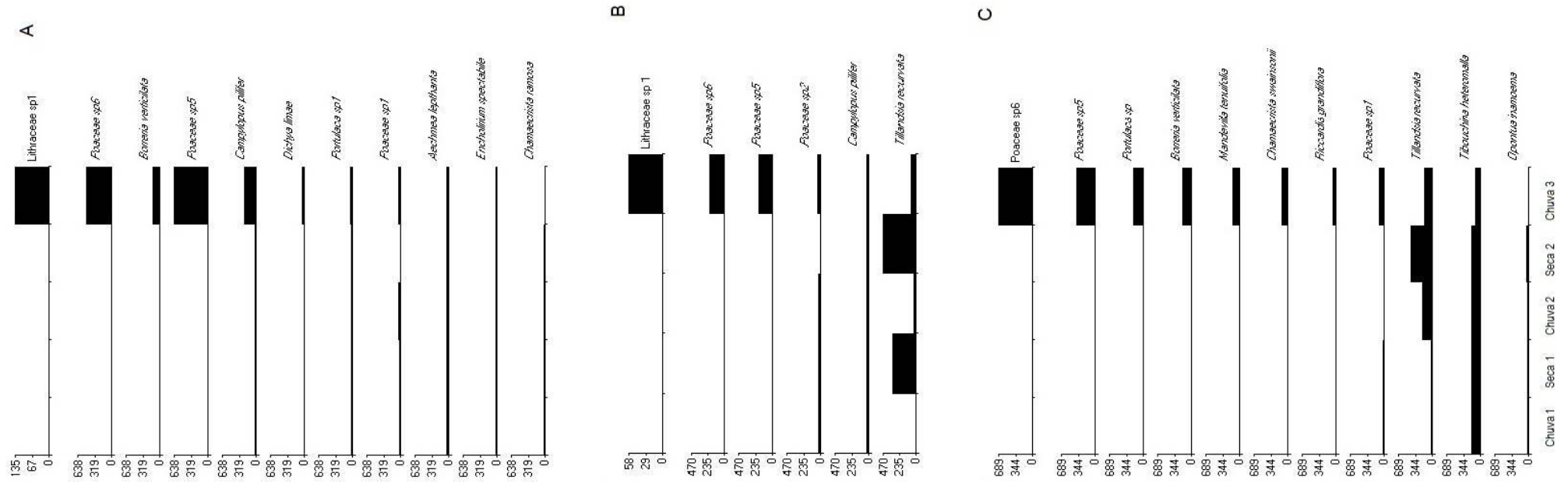


Figura 4. Agrupamento de média simples (UPGMA) entre as ilhas de solo dos três afloramentos no PARNA Catimbau, PE, com base no índice de similaridade de Bray-Curtis. A letra indica o afloramento rochoso (P – Paraíso Selvagem; S – Santuário; T – Torres) e o número após a letra indica a ilha de solo. Em azul escuro estão as ilhas de solo amostradas durante a estação chuvosa normal em 2017.

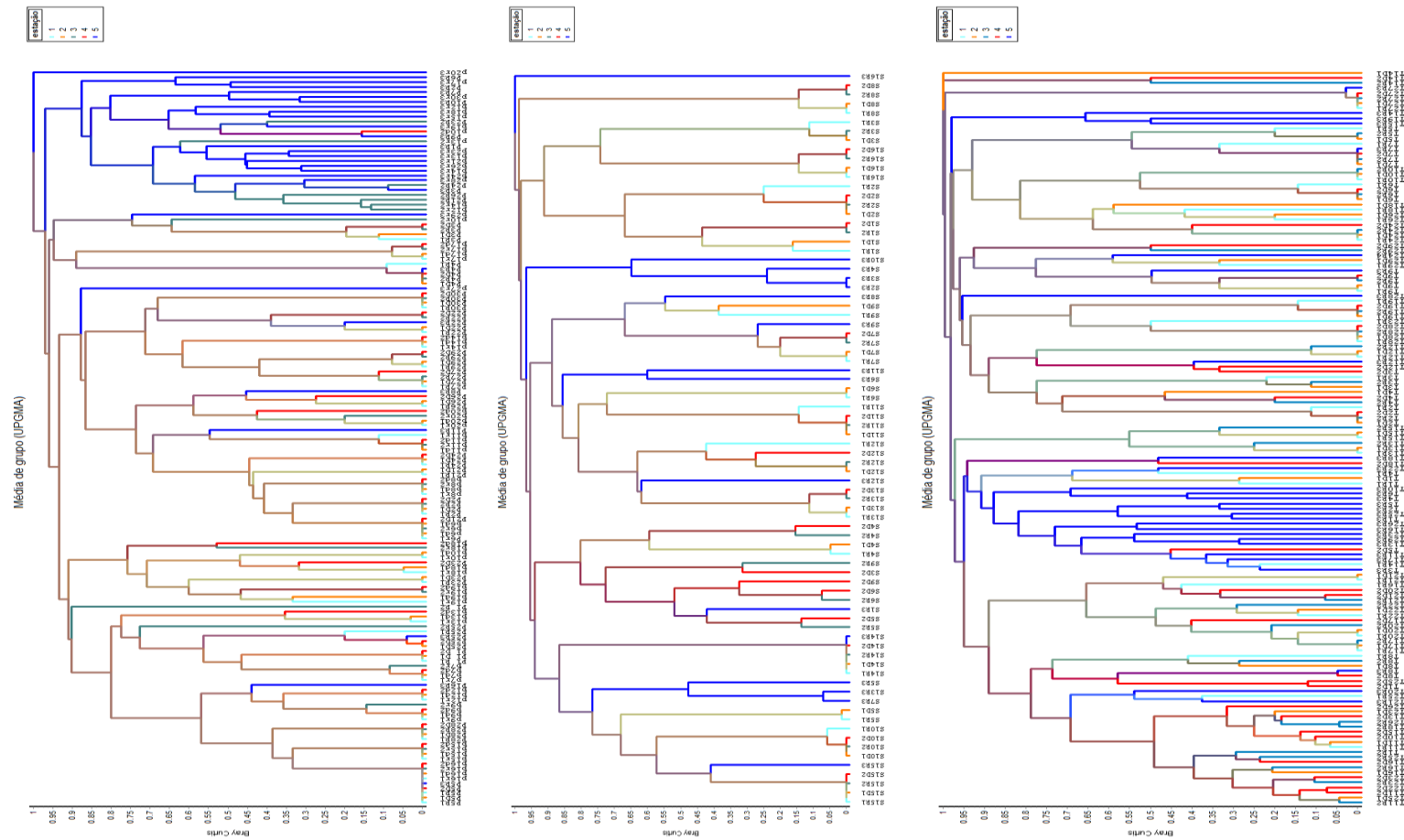


Figura 5. Biplot da Análise de Correspondência (CA) mostrando a distribuição das ilhas de solo por afloramento rochoso (amostras) e das espécies (descritores). Quadrados: Torres; Triângulos: Santuário; Círculos: Paraíso Selvagem.

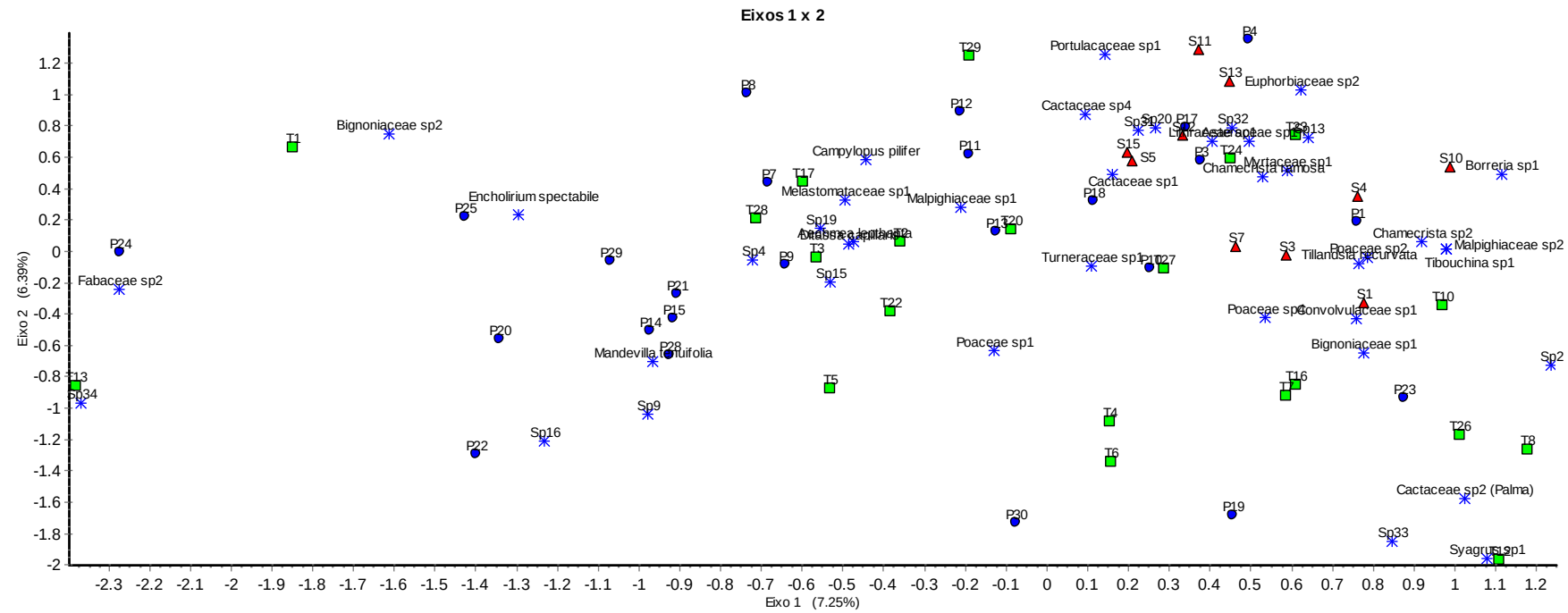
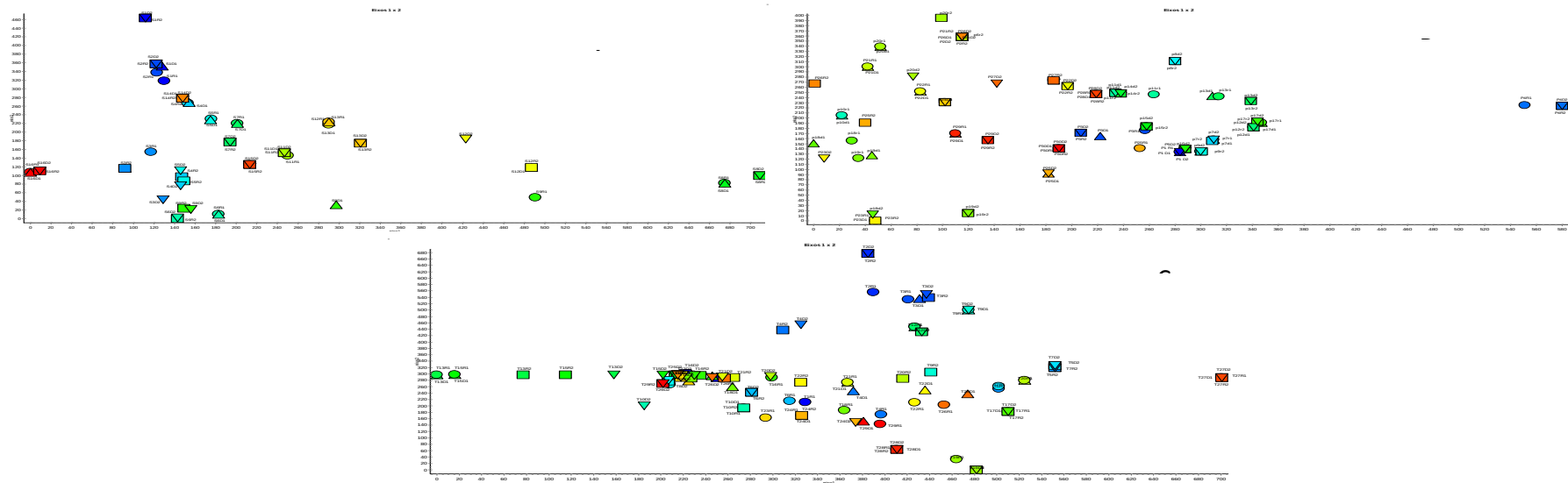


Figura 6. Análise de Correspondência Distendenciada (DCA) mostrando que não há padrão temporal entre as ilhas de solo para os afloramentos rochosos. A – Santurário; B – Paraíso Selvagem; C – Torres. Símbolos são as ilhas de solo e as cores as estações. Note que a estação chuvosa em 2017 é referida pela cor azul escuro.



4.3 RESPOSTA FISIOLÓGICA DO MUSGO *Campylopus Pilifer* BRID.
(LEUCOBRYACEAE, BRYOPHYTE) DURANTE EVENTOS DE EXTREMOS
CLIMÁTICOS NA CAATINGA

Short Communication

Resposta fisiológica do musgo *Campylopus pilifer* Brid. (Leucobryaceae, Schimp.) durante eventos de extremos climáticos na Caatinga

Joan B Silva¹; Adaíses S Maciel-Silva²; Nivea D dos Santos³

¹ Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco – UFPE, Av. Prof. Moraes Rego s/n – Cidade Universitária, 50670-901, Recife, PE, Brasil. E-mail para o autor correspondente: bruno.briofita@gmail.com

² Laboratório de Sistemática Vegetal, Departamento de Botânica, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Minas Gerais, Av. Antônio Carlos, 6627, Pampulha, Belo Horizonte, 31270-901, MG, Brasil. E-mail: adaises.macielsilva@gmail.com

⁴ Departamento de Botânica, Instituto de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, 23897-000, Seropédica, RJ, Brasil. E-mail: nivea.dias@gmail.com

Resumo. *Biological soil crusts* são facilitadores de plantas vasculares. Especialmente importantes em regiões áridas e semiáridas, em afloramentos rochosos são as populações do musgo pioneiro *Campylopus pilifer* os mais representativos. Entretanto, a Caatinga está sob processo de desertificação que deve se prolongar pelos próximos 100 anos. Assim, entender a resposta fisiológica de *C. pilifer* sob um cenário de mudanças climáticas, deve basear previsões sobre o rumo da flora de ambientes rochosos para os próximos anos. Aqui, nós avaliamos uma população do musgo durante o efeito prolongado de seca causado pelo El Niño e *a posteriori* durante a primeira estação chuvosa após o fenômeno. Nós utilizamos a biomassa (massa seca) e proporção de clorofilas como medidas de vigor. A diminuição do investimento em alocação de biomassa e degradação dos pigmentos fotossintéticos durante a seca não foi surpreendente, mas o rápido aumento das clorofilas. Isso se deve a duas razões: (1) investimento em biomassa, regenerando as clorofilas; e (2) a clorofila b tende a ter maior concentração durante uma estação chuvosa, garantindo a captação de fótons para a clorofila a para a pronta realização da fotossíntese. Esse é o motivo para o aumento da razão clorofila a:b na estação chuvosa. Desse modo, nós concluímos que a resiliência do *C. pilifer* é rápida até mesmo para uma planta fotófila, o que deve assegurar sua função enfermeira em condições de saturação ambiental.

Palavras-chave: Biomassa, clorofila, dessecação, musgos, pioneiro, população.

A Caatinga é uma floresta seca brasileira que está sob um cenário drástico de desertificação com previsões de diminuição da pluviosidade e consequente aumento da temperatura ocorrendo ao longo dos próximos 100 anos, pelo menos (Vieira et al. 2015). Esse quadro deve alterar a distribuição das espécies e, consequentemente, a dinâmica dos ecossistemas. Entre os ecossistemas mais bem sucedidos na Caatinga, estão os afloramentos rochosos, refúgios da flora que ofertam grande variedade de habitats (e.g. depressões, rocha nua, fendas, ilhas de solo) com variáveis microclimáticas diversas (Frahm 1996; Porembski et al. 1998). São ambientes singulares que apresentam espécies vegetais endêmicas (e.g. Schneider & Boldrini 2012; Pereira et al. 2016) e com distribuição rara para o Brasil (e.g. Silva & Germano 2013; Silva et al. 2014). Apesar disso, os estudos sobre a ecologia de plantas de afloramentos rochosos no país ainda são incipientes (Silva 2016).

Em afloramentos rochosos, briófitas representam os membros mais representativos dos *biological soil crust*, dentre as quais *Campylopus pilifer* Brid. (Leucobryaceae Schimp.) é a espécie mais abundante. *C. pilifer* é um musgo acrocárpico pioneiro em afloramentos rochosos (Oosting & Hess 1956; Scarano 2002) de distribuição ampla mundialmente e, nos trópicos, ocorre em elevadas altitudes, alcançando regiões de até 3.500 m de altitude (Gradstein & Sipman 1978). Entretanto, segundo Gradstein & Sipman (1978), a espécie necessita de clima úmido, pelo menos, periodicamente para manutenção populacional. Este musgo é reconhecidamente adaptado a climas xéricos e, por sua vez, apresenta atributos morfoanatômicos que possibilitam sua colonização e sucesso em ambientes secos. Por exemplo, a costa bem desenvolvida e internamente diferenciada em bandas de estereídes diminui o estresse mecânico durante os eventos de dessecação (Frahm 1990). Sua costa também é o principal sítio para fotossíntese, uma vez que ocupa mais de 2/3 da largura dos filídios e apresenta lamelas (Frahm 1990). Por fim, esta estrutura atua em trocas gasosas e condução efetiva de água internamente (Frahm 1990).

Biological soil crusts são associações de organismos avasculares com partículas de solo de modo que os organismos vivem dentro ou imediatamente acima do solo (e.g. cianobactérias, algas e briófitas – Benalp et al. 2001). Estas associações podem afetar o microclima de forma a facilitar a germinação, alterar o estado nutricional e a sobrevivência de plantas vasculares (Benalp et al. 2001). Essa habilidade é

especialmente importante em regiões áridas e semiáridas, como ecossistemas de afloramentos rochosos inseridos em florestas secas, a exemplo da Caatinga. Assim, entender a resposta fisiológica do musgo *C. pilifer* sob um cenário de mudanças climáticas, pode basear previsões sobre o rumo da flora de ambientes rochosos para os próximos anos, permitindo inferências relacionadas à dinâmica das comunidades vegetais.

O Parque Nacional Vale do Catimbau (PARNA Catimbau - (8°24' – 8°36'S x 37°09' – 37°14' O), é acometido um gradiente horizontal de pluviosidade com diferença entre os extremos de ca. 500 mm (Rito et al. 2017). Isso implica que, com as constantes mudanças climáticas que afetam a Caatinga (Vieira et al. 2015) a distribuição, especialmente briófitas que devem acompanhar o gradiente de umidade, deve ser deslocada em direção aos extremos mais úmidos. Isso é porque o grande alcance geográfico das espécies de briófitas deve proporcionar o deslocamento da distribuição das plantas de acordo com a velocidade das mudanças climáticas (Pócs 2011). Por exemplo, espécies têm sido registradas como novas referências em locais virtualmente improváveis (e.g., *Crossidium crassinerve* (De Not.) Jur., *Dicranella howei* Ren. et Card., *Frullania inflata* Gottsche – Pócs 2011). Embora seja difícil de se pontuar com certeza a causa da alteração de distribuição da brioflora (ver Frahm & Klaus 2000; Kürschner 2002), o fato mostrado em Pócs (2011) sugere que pelo menos em parte, esses registros são possíveis pela influência das mudanças climáticas.

Nós coletamos amostras de 10 x 10 cm da mesma população de *Campylopus pilifer* durante o evento El Niño em julho de 2016 (ao final de quatro anos da sua influência sobre a região) e ao final do fenômeno, durante a estação chuvosa da área em Junho de 2017. Nós acondicionamos as amostras em sacos tipo *zip lock* para conservação da umidade. Para a análise dos pigmentos fotossintéticos Chl a, Chl b e a proporção Chl a:b nós procedemos com a leitura sob as absorbâncias de 645 e 663 nm, respectivamente (Marschall & Proctor 2004). Nós maceramos 100 mg de material botânico em ambiente escurecido e adicionamos 10 ml de acetona a 80%. Deixamos a solução decantar por 24h no escuro, em tubo de ensaio envolto com papel filme e papel alumínio, para a total separação de possíveis partículas de substrato restantes e para apuração dos pigmentos à acetona (Lichtenthaler 1987). Então, procedemos com a leitura (em triplicata) dos pigmentos usando o espectrofotômetro. A cada absorbância,

99 procedemos com a leitura da acetona para obter a diferença solução vs. acetona. Nós
100 transformarmos os resultados usando as seguintes equações:

101
$$Ca = 12.3 * E663 - 0.86 * E645$$

102
$$Cb = 19.3 * E645 - 3.6 * E663$$

103
$$Ca + Cb = 8.7 * E663 + 18.4 * E645$$

104 Onde *Ca* e *Cb* indicam concentração das clorofilas ‘a’ e ‘b’, respectivamente.

105 Uma vez que esses resultados são obtidos para unidade mg/L, após esse passo, nós
106 convertemos os resultados em mg/g de peso úmido através da equação que segue:

107
$$C = \frac{Ca * V}{g}$$

108 Onde *Ca* indica os valores de clorofila a em mg/L; *V* indica o volume da extração em L
109 e *g*, o peso da amostra de musgos.

110 Nós avaliamos a resposta das populações com base na variação da massa seca e
111 em parâmetros de pigmentos, i.e., quantidades de clorofila a (Chl a), clorofila b (Chl b)
112 e no raio clorofila a:b (Chl a:b), conforme Maciel-Silva et al. (2012). Assim, os
113 gametófitos utilizados para as análises apresentaram em média 12 mg. Nós pesamos os
114 gametófitos antes e após experimento visando controle da biomassa e mensuração do
115 seu acúmulo ou perda. Pesamos as amostras em balança de precisão com quatro casas
116 decimais. A determinação do conteúdo hídrico seguiu o estudo, sendo as amostras secas
117 a 80 °C por 72h para o cálculo como porcentagem de massa seca.

118 A biomassa (massa seca) não apresentou variação significativa entre as estações
119 (Tabela 1) e isso pode ser explicado pela falta de tempo para investimento em
120 crescimento entre o fim do fenômeno El Niño e a primeira estação chuvosa. Apesar
121 disso, a biomassa é substancialmente maior para a amostra da população sob a estação
122 chuvosa (Figura 1).

123 Os níveis de clorofila foram significativamente maiores na estação chuvosa
124 (Tabela 2). Cabe destacar que os níveis de Chl a aumentaram cerca de quatro vezes
125 nesta estação (Tabela 3; Figura 2). Esses valores são considerados normais para
126 espécies de briófitas adaptadas a ambientes xéricos (Marshall & Proctor 2004). A

clorofila a é o pigmento fotossintético mais comumente utilizado absorvendo os espectros azul, vermelho e violeta da luz e participando fundamentalmente da fotossíntese oxigênica (Taiz & Zeige 2004). A molécula de clorofila a é menos solúvel que a molécula de clorofila b (Taiz & Zeige 2004), o que deve explicar a maior concentração de clorofila a em *C. pilifer* em relação à clorofila b.

A degradação da clorofila é, atualmente, um processo amplamente conhecido (Taiz & Zeige 2004). Um dos fatores elementares para o desencadeamento do processo é a pressão ambiental, como a seca prolongada (Hendry et al. 1987; Taiz & Zeige 2004). O aumento pronunciado da concentração de clorofilas a e b em *C. pilifer* pode estar relacionado à diminuição da insolação durante a estação chuvosa (por conta do aumento da nebulosidade) e ao aumento de biomassa dos gametófitos. O investimento em biomassa deve ser acompanhado pela produção de filídios, aumentando assim a concentração de clorofila. Essa explicação está de acordo com os dados apresentados em Carvalho et al. (2007) para plantas vasculares de Cerrado aberto e fechado. Embora haja diferenças entre os valores de concentração de moléculas de clorofila entre os grupos vegetais vasculares e avasculares, também há grande sobreposição (Marschall & Proctor 2004). Isso é porque o aumento ou diminuição das concentrações variam de acordo com o nível de radiação solar, por exemplo (Marschall & Proctor 2004).

As briófitas amortecem a susceptibilidade à erosão, auxiliam a captação e retenção de nutrientes e, assim, afetam a estrutura das comunidades de plantas vasculares (Belnap et al. 2003; Belnap & Weber 2013). Em ambientes xéricos, essas plantas constituem um dos grupos vegetais menos estudados (Germano et al. 2016), especialmente em se tratando dos ecossistemas de afloramentos rochosos (Silva 2016). Por serem poiquiloídricas, condições de elevada aridez podem dificultar o estabelecimento das espécies. Disso pode decorrer a lacuna quanto a estudos focando esse grupo. Embora as taxas de crescimento de briófitas em ambientes secos sejam baixas quando comparadas com aquelas de ambientes méxicos, sua contribuição para o ecossistema (e.g. estruturação de solos arenosos, acúmulo de biomassa e elementos traços) em nível global é de fundamental importância (Stark et al. 2011). Aqui, relatamos um aumento significativo nos níveis de clorofila durante a estação chuvosa em um musgo pioneiro de um ecossistema frágil da Caatinga. Sugerimos que, durante a estação chuvosa, quando há maior acúmulo hídrico nos gametófitos devido à

159 poiquiloidria, a produtividade da população seja aumentada, possibilitando um aumento
160 discreto na biomassa. A diminuição da intensidade de chuvas e o aumento da duração
161 da estação chuvosa, seja por conta de eventos climáticos como El Niño ou das
162 mudanças climáticas globais, pode, portanto, alterar a fisiologia da espécie, o que pode
163 ter drásticas consequências para a dinâmica e funcionamento da vegetação associada
164 aos afloramentos rochosos.

Agradecimentos

Essa pesquisa teve o apoio da Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia do Estado de Pernambuco (FACEPE; processo 1707-2.03/13) na forma do financiamento da bolsa de doutorado do primeiro autor. Nós somos gratos ao PELD Catimbau pelo suporte logístico; ao SISBio pela concessão da permissão para coleta de material botânico (autorização número 45504). Nós gostaríamos de agradecer à Universidade Estadual da Paraíba que nos forneceu infraestrutura para montagem e acompanhamento do experimento e análises dos dados através dos equipamentos fornecidos pelos laboratórios de Fisiologia Vegetal e Laboratório Aquático.

Referências Bibliográficas

Belnap J, Lange OL. 2001. Structure and functioning of biological soil crusts: a synthesis. In: Belnap J, Lange OL (eds) Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management. Springer-Verlag, Berlin, pp. 471-479.

Carvalho, APF, Bustamante, MMC, Kozovits, AR, Asner, GP. 2007. Variações sazonais nas concentrações de pigmentos e nutrientes em folhas de espécies de cerrado com diferentes estratégias fenológicas. Revista Brasileira de Botânica [Brazilian Journal of Botany] 30: 19-27.

Frahm JP, Klaus D. 2000. Moose als Indikatoren von rezenten und früheren Klimafluktuationen in Mitteleuropa. NNA-Berichte 2/ 2000: 69-75.

Frahm J-P. 1990. Bryophyte phytomass in tropical ecosystems. Botanical Journal of the Linnean Society 104: 23-33 Doi 10.1111/j.1095-8339.1990.tb02209.x

Frahm, J-P. 1996. Diversity, life strategies, origins and distribution of tropical inselberg bryophytes. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México 67: 73-86.

Germano, SR, Silva, JB, Peralta, DF. 2016. Paraíba State, Brazil: a hotspot of bryophytes. Phytotaxa 258: 251–278. doi: 10.11646/phytotaxa.258.3.2

Gradstein SR, Sipman HJM. 1978. Taxonomy and World Distribution of *Campylopus introflexus* and *C. pilifer* (= *C. polytrichoides*): A New Synthesis. Bryologist 81: 11-121.

Hendry, GAF, Houghton, JD, Brown, SB. 1987. The degradation of chlorophyll – A biological enigma. New Phytologist 107: 255-302.

Klötzli F, Walther G-R. 1999. Conference on recent shifts in vegetation boundaries of deciduous forests, especially due to general global warming. Proceedings of the Centro Stefano Franscini, Monte Verità, Ascona. Birkhäuser, Basel, 342 p.

Kürschner H. 2002. Life strategies of Pannonian loess cliff bryophyte communities. Studies on the cryptogamic vegetation of loess cliffs, VIII. Nova Hedwigia 75: 307-318.

Lichtenthaler HK. 1987. Chlorophylls and Carotenoids Pigments of Photosynthetic Biomembranes. *Methods in Enzymology* 148: 350-382.

Marschall, M, Proctor, MCF. 2004. Are Bryophytes Shade Plants? Photosynthetic Light Responses and Proportions of Chlorophyll a, Chlorophyll b and Total Carotenoids. *Annals of Botany* 94: 593–603.

Oosting, HJ, Anderson, LE. 1939. Plant succession on granite rock in Eastern North Carolina. *Botanical Gazette* 100: 750-768.

Pereira JBS, Salino A, Arruda A, Stützel T. 2016. Two new species of *Isoetes* (Isoetaceae) from northern Brazil. *Phytotaxa* 272: 141-148. Doi 10.11646/phytotaxa.272.2.5

Pócs T. 2011. Signs of climate changes in the bryoflora of Hungary. In: Tuba Z, Slack NG, Stark, LR (eds). *Bryophyte ecology and climate change*. Cambridge University Press, London, pp. 359-370.

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

Rito KF, Arroyo-Rodríguez V, Queiroz RT, Leal IR, Tabarelli M. 2017. Precipitation mediates the effect of human disturbance on the Brazilian Caatinga vegetation. *Journal of Ecology* 105: 1–10.

Scarano FR. 2002. Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the Brazilian Atlantic rain forest. *Annals of Botany* 90: 517-524.

Silva JB. 2016. Panorama sobre a vegetação em afloramentos rochosos do Brasil. *Oecologia Australis* 20: 451-463. Doi 10.4257/oeco.2016.2004.05

Silva, JB, and Germano, SR. 2013. Bryophytes on rocky outcrops in the caatinga biome: A conservationist perspective. *Acta Botanica Brasilica* 27: 827–835. doi: 10.1590/S0102-33062013000400023

Silva, JB, Santos, ND, Pôrto, KC. 2014. Beta-diversity: Effect of geographical distance and environmental gradients on the rocky outcrop bryophytes. *Cryptogamie. Bryologie* 35: 133-163. doi: 10.7872/cryb.v35.iss2.2014.133

Stark LR, Brinda JC, McLetchie DN. 2011. Effects of increased summer precipitation and N deposition on Mojave Desert populations of the biological crust moss *Syntrichia caninervis*. *Journal of Arid Environments* 75: 457-463.

Taiz L, Zeiger E. 2004. *Fisiologia vegetal*. Porto Alegre: Artmed, 2004.

Vieira RMSP, Tomasella J, Alvalá RCS, Sestini MF, Affonso AG, Rodriguez DA, Barbosa AA, Cunha APMA, Valles GF, Crepani E, de Oliveira SBP, de Souza MSB, Calil PM, de Carvalho MA, Valeriano DM, Campelo FCB, Santana MO. 2015. Identifying áreas susceptible to desertification in the Brazilian Northeast. *Solid Earth* 6: 347-360.

Figuras e Tabelas

Tabela 1. Descrição da biomassa do musgo *Campylopus pilifer* Brid. entre as estações seca (após cinco anos sob efeito de El Niño) e chuvosa (a primeira estação chuvosa após o fenômeno de seca prolongada) mostrando a homogeneidade entre as estações para medida de vigor. d.f. = graus de liberdade; S.D. = Desvio Padrão; C.V. = Coeficiente de Variação.

	Média - Seca	Média - Chuva	t	d.f.	p	N – Seca	N – Chuva	S.D. Seca	S.D. Chuva	F-raio - Variâncias	p - Variâncias
Biomassa (massa seca)	14.036	16.700	-1.453	98	0.14	50	50	8.481	9.800	1.335	0.314

Tabela 2. Avaliação da variação da quantidade de pigmentos fotossintéticos e da razão clorofila a:b para o musgo *Campylopus pilifer* Brid. entre as estações seca (após cinco anos sob efeito de El Niño) e chuvosa (a primeira estação chuvosa após o fenômeno de seca prolongada).

	Somatória do Rank – seca	Somatória do Rank - chuvosa	U	Z	p	Z ajustado	p	N - seca	N - chuvosa	2*1 pareado – valor exato do p
clorofila a	6.000	15.000	0.00	-1.963	0.049	-1.992	0.046	3	3	0.10
clorofila b	6.000	15.000	0.00	-1.963	0.049	-1.992	0.046	3	3	0.10
razão a:b	9.000	12.000	3.00	-0.654	0.512	-0.664	0.506	3	3	0.7

Tabela 3. Descrição da variação de clorofilas a e b e da razão clorofila a:b para a população do musgo *Campylopus pilifer* Brid. entre as estações seca (após cinco anos sob efeito de El Niño) e chuvosa (a primeira estação chuvosa após o fenômeno de seca prolongada). S.D. = Desvio Padrão; C.V. = Coeficiente de Variação.

	N	Média	Mediana	Mínimo	Máximo	S.D.	S.D. – 95%	S.D. - +95%	C.V.	Erro Padrão
Clorofila a	6	2.167	2.325	0.172000	3.510	1.504	0.939	3.689	69.421	0.614
Clorofila b	6	0.993	0.973	0.453000	1.750	0.563	0.352	1.383	56.744	0.23
Razão a:b	6	2.015	2.284	0.378855	2.584	0.853	0.532	2.093	42.355	0.348

Figura 1. Variação da biomassa (Massa Seca) da população de *Campylopus pilifer* Brid. entre as estações seca (após cinco anos sob efeito de El Niño) e chuvosa (a primeira estação chuvosa após o fenômeno de seca prolongada).

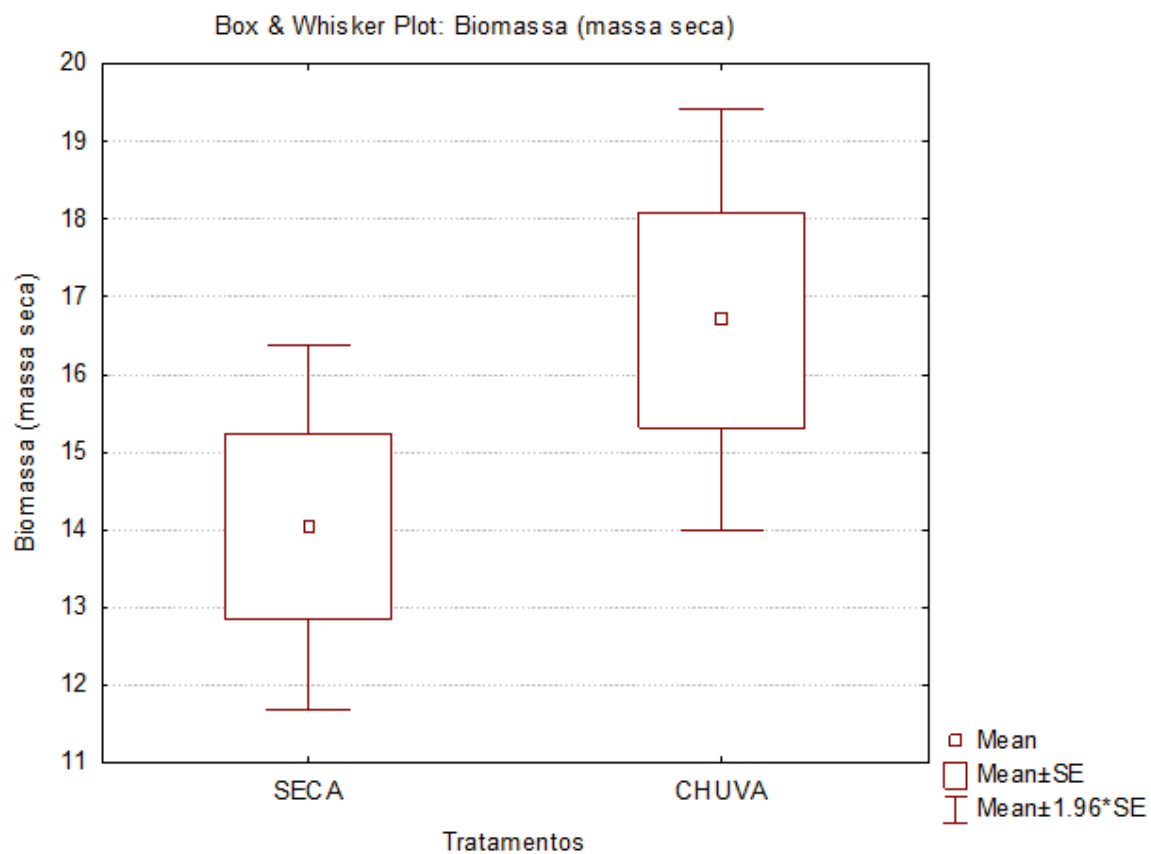
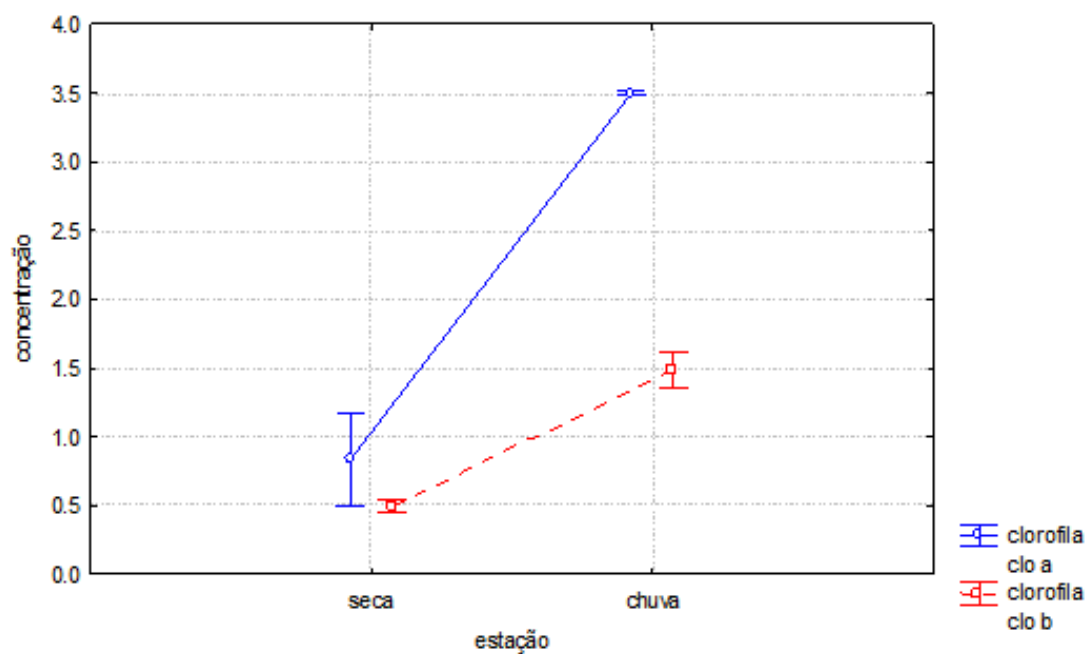


Figura 2. Descrição da variação de clorofilas a e b e da razão clorofila a:b para a população do musgo *Campylopus pilifer* Brid. entre as estações seca (após cinco anos sob efeito de El Niño) e chuvosa (a primeira estação chuvosa após o fenômeno de seca prolongada) com médias ponderadas ($F_{1,8} = 21,768$, $p = 0,0016$) de acordo com a Hipótese da Efetiva Decomposição.



4 CONCLUSÃO

As briófitas do PARNA Catimbau compõem por uma flora pobre, assim como ocorre em ecossistemas secos. Entretanto, aparecem elementos com distribuição rara e disjunta no país, sugerindo o potencial de refúgio biológico do PARNA a essas espécies e reforçando seu potencial como área a ser conservada. Além disso, o PARNA possui uma estratificação altitudinal e a flora de briófitas apresenta relação negativa base-topo. Isso ocorre porque em ambientes secos, diferente do que ocorre em florestas úmidas, os níveis de severidade ambiental aumentam com a altitude por causa da maior incidência luminosa e dessecação por ventos mais intensa. Esses fatores acabam por selecionar características funcionais distintas ao longo do gradiente proporcionando mudança composicional das comunidades por cinturão altitudinal. O gradiente de altitude aqui pode servir como critério para priorização de zonas de altitude para ações de conservação. Outra medida importante é a limitação da utilização das espécies como a *Syagrus coronata*, popularmente conhecido como Licuri. Essa espécie é um refúgio para briófitas fornecendo umidade e sombreamento diferentes do seu entorno.

No sentido da conservação, controlar as visitas que ocorrem nos afloramentos rochosos surge como uma importante medida. Isso é porque são poucas as espécies compartilhadas entre os afloramentos. A vegetação vascular registrada é prioritariamente de espécies típicas da Caatinga e isso afeta a diversidade nos mais diversos níveis. Ao longo de dois anos e meio as diversidades alfa (em ilhas de solo) e beta (entre afloramentos) permaneceram praticamente estáticas. Em escala espacial, a diversidade alfa é alta, garantindo a heterogeneidade florística dentro dos afloramentos rochosos. Aqui, os caprinos não surtem efeito negativo ou positivo sobre a riqueza de espécies de ilhas de solo. Isso deve ser devido ao efeito do *El Niño* que anulou a pluviosidade da região selecionando espécies adaptadas ao estresse. Um fato que fortalece esse argumento é que para a estação chuvosa imediatamente após a seca prolongada, as ilhas tendem a se agrupar pelo menos em dois dos afloramentos estudados. Em vez disso, nós encontramos relação positiva entre área da ilha e riqueza de espécies, corroborando a Teoria da Biogeografia de Ilhas.

Campylopus pilifer, uma espécie pioneira e importante na sucessão de comunidades vegetais em ilhas de solo em afloramentos rochosos se mantém em

latência durante todo o período de seca prolongada causada pelo episódio de *El Niño*. Entretanto, as populações do musgo restabelecem-se logo quando da estação chuvosa normalizada aumentando a proporção de clorofila e investimento em biomassa. Apesar disso a variação na performance sugere que em eventos extremos mais intensos a população pode ser prejudicada alterando o ecossistema de ilhas de solo.

REFERÊNCIAS

- ANDERSON; M.J., DIEBEL C.E.; BLOM, W.M.; LANDERS, T.J. Consistency and variation in kelp holdfast assemblages: spatial patterns of biodiversity for the major phyla at different taxonomic resolutions. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 320, 35–56, 2005.
- AUGUSTINE, D.J.; MCNAUGHTON, S.J. Ungulate Effects on the Functional Species Composition of Plant Communities: Herbivore Selectivity and Plant Tolerance. **Journal of Wildlife Management**, v. 62, p. 1165-118, 1998.
- AUSTRHEIM, G.; HASSEL, K.; MYSTERBUD, A. The rule of Life History Traits for Bryophyte community patterns in two contrasting Alpine Regions. **Bryologist**, v. 108, p. 259-271, 2005.
- BASELGA, A. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. **Global Ecology and Biogeography**, vol. 19, p. 134–143, 2010.
- BEGON, M.; TOWNSEND, C.R.; HARPER, J.L. **Ecologia de indivíduos a ecossistemas**. 4ª Edição. Artmed Editora S/A. Porto Alegre. 2007.
- BELNAP, J.; LANGE, O.L. **Structure and functioning of biological soil crusts: a synthesis**. In: Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management. *Edited by* J. BELNAP & O.L. LANGE. Springer-Verlag, Berlin, pp. 471–479, 2001.
- BULLOCK, S.H.; MOONEY, H.A.; MEDINA, E. **Seasonally Dry Tropical Forests**. Cambridge Cambridge University Press. 1995.
- CHAO, A. **Species richness estimation**. In Encyclopedia of Statistical Sciences. *Edited by* N. BALAKRISHNAN, C.B. READ, and B. VIDAKOVIC, B. Wiley, New York. 2005.
- CHASE, J.M.; MYERS, J.A. Disentangling the importance of ecological niches from stochastic processes across scales. **Philosophical Transactions of the Royal Society London Biological Science**, v. 366, p. 51-63, 2011.
- CHYNOWETH, M.W.; LITTON, C.M.; LEPCZYK C.A.; HESS, S.C.; CORDELL, S. Biology and Impacts of Pacific Island Invasive Species. 9. *Capra hircus*, the Feral Goat (Mammalia: Bovidae). **Pacific Science**, v. 67, p. 141-156, 2013.
- COLLINS, S.L.; GLENN, S.M.; BRIGGS, J.M. Effects of local and regional processes on plant species richness in tall grass prairie. **Oikos**, v. 99, p. 571–579, 2002.
- CONNELL, J.H.; SLATYER, R.O. 1977. Mechanisms of Succession in Natural Communities and Their Role in Community Stability and Organization. **The American Naturalist**, v. 111, p. 1119-1144, 1977.
- CRIST, T.O.; VEECH, J.A.; GERING, J.C.; SUMMERVILLE, K.S. Partitioning species diversity across landscapes and regions: a hierarchical analysis of a, b and g diversity. **American Naturalist**, v. 162, p. 734-743, 2003.

DALERUM, F.; VRIES, J.L. de; PIRK, C.W.W.; CAMERON, E.Z. Spatial and temporal dimensions to the taxonomic diversity of arthropods in an arid grassland savannah. **Journal of Arid Environments**, *in press*, 2017.

de OLIVEIRA, S.M.; ter STEEGE, H. 2015. Bryophyte communities in the Amazon forest are regulated by height on the host tree and site elevation. **Journal of Ecology**, v. 103, p. 441-450, 2015.

DELGADILLO, C.M.; CÁRDENAS, A.S. Observations on mosses successional on Parícutín Volcano, Mexico. **Bryologist**, v. 98, p. 606-608, 1995.

DIAS, R.L. Comunidata v 1.5. Manaus, Amazonas, Brazil. 2006.

DOBSON, A.; BRADSHAW, A. D.; BAKER, A. J. Hopes for the future: restoration ecology and conservation biology. **Science**, v. 277, p. 515-522, 1997.

FRAHM, J-P. Diversity, life strategies, origins and distribution of tropical inselberg bryophytes. **Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México**, v. 67, p. 73-86, 1996.

FRECKLETON, R.P. The problems of prediction and scale in applied ecology: the example of fire as a management tool. **Journal of Applied Ecology**, v. 41, p. 599-603, 2004.

GRADSTEIN, S.R.; SALAZAR-ALLEN, N. 1992. Bryophyte diversity along an altitudinal gradient in Dárien National Park, Panama. **Tropical Bryology**, v. 5, p. 61-71, 1992.

GRYTNES, J.A. Species-richness patterns of vascular plants along seven altitudinal transects in Norway. **Ecography**, v. 26, p. 291-300, 2003.

GRYTNES, J.A.; VETAAS, O.R. Species richness and altitude: a comparison between null models and interpolated plant species richness along the Himalayan altitudinal gradient, Nepal. **American Naturalist**, v. 159, p. 294-304, 2002.

GUERIN, G.R. et al. Spatial modelling of species turnover identifies climate ecotones, climate change tipping points and vulnerable taxonomic groups. **Ecography**, vol. 36, p. 1086-1096, 2013.

HAWKINS, B.A.; FIELD, R.; CORNELL, H.V.; CURRIE, D.J.; GUEGAN, J.F.; KAUFMAN, D.M.; KERR, J.T.; MITTELBAACH, G.G.; OBERDORFF, T.; O'BRIEN, E.M.; PORTER, E.E.; TURNER, J.R.G. Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. **Ecology**, v. 84, p. 3105-3117, 2003.

KESSLER, M. 2009. The impact of population processes on patterns of species richness: lessons from elevational gradients. **Basic Applied Ecology**, v. 10, 295-299, 2009.
KÖRNER, Ch. The use of 'altitude' in ecological research. **Trends of Ecology and Evolution**, v. 22, p. 570-574, 2007.

LANDE, R. Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. **Oikos**, v.76, p. 5-13, 1996.

LEAL, I.R.; SILVA, J.M.C.; TABARELLI, M.; LACHER, Jr., T. Changing the course of biodiversity conservation in the Caatinga of northeastern Brazil. **Conservation Biology**, v. 19, p. 701-706, 2005.

MACIEL-SILVA, A.S. Asexual regeneration and its implications for local bryophyte establishment in a Brazilian tropical rain forest. **Botany**, v. 95, p. 37-44, 2016.

MACIEL-SILVA, A.S.; VÁLIO, I.F.M. Reproductive phenology of bryophytes in tropical rain forests: the sexes never sleep. **Bryology**, v. 114, p. 708-719, 2011.

MACIEL-SILVA, A.S.; VÁLIO, I.F.M.; RYDIN, H. Altitude affects the reproductive performance in monoicous and dioicous bryophytes: examples from a Brazilian Atlantic rainforest. **AOB Plants**, v. 212, p. 1-14, 2012.

MAGURRAN, A.E. **Measuring Biological Diversity**. Oxford, Blackwell Science, pp. 256. 2004.

ODUM, E.P. 1985. **Ecologia**. Brasil: Interamericana.

OLIVEIRA, R.B. de; GODOY, S.A.P. de. Composição florística dos afloramentos rochosos do Morro do Forno, São Paulo. **Biota Neotropica**, v. 7, p. 37-48, 2007.

OOSTING, H.J.; ANDERSON, L.E. Plant succession on granite rock in Eastern North Carolina. **Botanical Gazette**, v. 100, p. 750-768, 1939.

POREMBSKI, S.; MARTINELLI, G.; OHLEMÜLER, R.; BARTHLOTT, W. Diversity and ecology of saxicolous vegetation mats on inselbergues in the Brazilian Atlantic rainforest. **Diversity and Distributions**, v. 4, p. 107-119, 1998.

PROCTOR, M.C.F. Physiological Ecology. In: GOFFINET B. & SHAW J.A. (eds.) **Bryophyte Biology**. Cambridge, Cambridge University Press, pp. 237-268. 2008.

REISS, J.; BRIDLE, J.R.; MONTOYA, J.M.; WOODWARD, G. Emerging horizons in biodiversity and ecosystem functioning research. **Trend in Ecology & Evolution**, v. 24, p. 505-514, 2009.

RIBEIRO, D.B.; PRADO, P.I.; BROWN, K.S.Jr.; FREITAS, A.V.L. Additive partitioning of butterfly diversity in a fragmented landscape: importance of scale and implications for conservation. **Diversity and Distribution**, v. 14, pp. 961-968, 2008.

RICKLEFS, R.E. **Economia da Natureza**. 6^a Edição. Guanabara. 2010.

RITO, K.F.; ARROYO-RODRÍGUEZ, V.; QUEIROZ, R.T.; LEAL, I.R.; TABARELLI, M. Precipitation mediates the effect of human disturbance on the Brazilian Caatinga vegetation. **Journal of Ecology**, v. 105, 1-10, 2017.

SAMPAIO, E.V.S.B. Caracterização do bioma caatinga. In *Uso sustentável e conservação dos recursos florestais da caatinga*. Edited by Gariglio, M.A., Sampaio, E.V.S.B., CESTARO, L.A., KAGEYAMA, P.Y. Serviço Florestal Brasileiro, Brasília. pp. 27-48. 2010.

SANTOS, N.D.; COSTA, D.P.; KINOSHITA, L.S.; SHEPHERD, G.J. Variations in Bryophyte Communities in a Short Elevational Gradient in Atlantic Forest of Southeastern Brazil. **Cryptogamie, Bryologie**, v. 38, p. 191-211, 2017.

SANTOS, N.D.; COSTA, D.P.; KNOSHITA, L.S.; SHEPHERD, G.J. Windborne: Can liverworts be used as indicators of altitudinal gradient in the Brazilian Atlantic Forest? **Ecological Indicators**, v. 36, p. 431-440, 2014.

SARTHOU, C.; VILLIERS, J.-F.; PONGE, J.-F. Shrub thicket vegetation on tropical granitic inselbergs (French Guiana). **Journal of Vegetation Science** v. 5, p. 645-652, 2003.

SASAKI, T.; KATABUCHI, M.; KAMIYAMA, C.; SHIMAZAKI, M.; NAKASHIZUKA, T.; HIKOSAKA, K. Diversity partitioning of moorland plant communities across hierarchical spatial scales. **Biodiversity Conservation**, v. 21, p. 1577-1588, 2012.

SCARANO, F.R. Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the Brazilian Atlantic rain forest. **Annals of Botany**, v. 90, p. 517-524, 2002.

SCOWCROFT, P.G., SAKAI, H.F. Impact of feral herbivores on mamane forests of Mauna Kea, Hawaii: bark stripping and diameter class structure. **Journal of Range Management**, v. 36, p. 495-498, 1983.

SHACKLETON, D.M.; SHANK, C.C. A Review of the Social Behavior of Feral and Wild Sheep and Goats. **Journal of Animal Science**, v. 58, p. 500- 509, 1984.

SILVA, J.B.; GERMANO, S.R. 2013. Bryophytes on rocky outcrops in the caatinga biome: A conservationist perspective. **Acta Botanica Brasilica**, v. 27, 827-835.

SILVA, J.B.; DIAS, N.D.; PÔRTO, K.C. Beta-diversity: Effect of geographical distance and environmental gradients on the rocky outcrop bryophytes. **Cryptogamie, Bryologie**, v. 35, p. 133-163, 2014.

SILVA, T.O. **Riqueza e Diversidade de Briófitas em Afloramentos Rochosos do Estado de Pernambuco, Nordeste do Brasil**. Dissertação de Mestrado. Recife, PE, BR. 2012.

SOCOLAR, J.B.; GILROY, J.J.; KUNIN, W.E.; EDWARDS, D.P. How should Beta-diversity inform biodiversity conservation? **Trends in Ecology & Evolution**, v. 31, p. 67-80, 2016.

SPATZ, G.; MUELLER-DOMBOIS, D. The influence of feral goats on koa tree reproduction in Hawaii Volcanoes National Park. **Ecology**, v. 54, p. 870-876, 1973.

TÖLKE, E.E.A.D.; SILVA, J.B.; PEREIRA, A.R.L. & MELO, J.I.M. de. Flora vascular de um inselbergue no Estado da Paraíba, Nordeste do Brasil. **Biotemas**, v. 2, p. 39-48, 2011.

TSCHARNTKE, T. et al. Contribution of small habitat fragments to conservation of insect communities of grassland-cropland landscapes. **Ecological Applications**, v. 12, p. 354-363, 2002.

TUOMISTO, H. et al. Dispersal, environment, and floristic variation of western Amazonian forests. **Science**, v. 299, p. 241-244, 2003.

TYLIANAKIS, J.; KLEIN, A.M.; TSCHARNTKE, T. Spatiotemporal variation in the diversity of hymenoptera across a tropical habitat gradient. **Ecology**, v. 86, p. 3296-3302, 2005.

URBAN, M.C. Accelerating extinction risk from climate change. **Science**, vol. 348, p. 571-73, 2015.

WHITTAKER, R.H. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. **Ecology Monography**, v. 30, p. 279-338, 1960.

**APÊNDICE A – ARTIGO PUBLICADO NA REVISTA OECOLOGIA
AUSTRALIS**

**PANORAMA SOBRE A VEGETAÇÃO EM AFLORAMENTOS ROCHOSOS
DO BRASIL**

Link para acesso ao artigo completo:

<http://10.4257/oeco.2016.2004.05>

APÊNDICE B – ARTIGO PUBLICADO NA REVISTA JOURNAL OF BRYOLOGY**New National and Regional Bryophytes Records, 46**

Link para acesso à Nota Briológica completa:

<http://www.tandfonline.com/doi/full/10.1080/03736687.2015.1123344>

APÊNDICE C – ARTIGO PUBLICADO NA REVISTA JOURNAL OF BRYOLOGY**New National and Regional Bryophytes Records, 49**

Link para acesso à Nota Briológica completa:

<http://www.tandfonline.com/doi.org/10.1080/03736687.2016.1225777>

ANEXO A – INSTRUÇÕES AOS AUTORES PARA PUBLICAÇÃO

Acta Botanica Brasilica

Link para acesso ao guia para autores:

<http://acta.botanica.org.br/instructions/>

Cryptogamie.Bryologie

Link para acesso ao guia para autores:

http://www.cryptogamie.com/pagint_en/instructions/instructions_auteurs.php

Journal of Bryology

Link para acesso ao guia para autores:

<https://www.tandfonline.com/action/authorSubmission?journalCode=yjbr20&page=instructions>

Plant Ecology and Diversity

Link para acesso ao guia para autores:

<https://www.tandfonline.com/action/authorSubmission?show=instructions&journalCode=tped20>