



UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO

MILENA NUNES BERNARDES GOETZ

**EFEITOS DA FRAGMENTAÇÃO E ATRASO DE RESPOSTA NA DIVERSIDADE
FUNCIONAL E TAXONÔMICA DAS SAMAMBAIAS EM FLORESTA ATLÂNTICA**

RECIFE

2022

MILENA NUNES BERNARDES GOETZ

**EFEITOS DA FRAGMENTAÇÃO E ATRASO DE RESPOSTA NA DIVERSIDADE
FUNCIONAL E TAXONÔMICA DAS SAMAMBAIAS EM FLORESTA ATLÂNTICA**

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

Área de Concentração: Ecologia e Conservação

Orientadora: Profa. Dra. Iva Carneiro Leão Barros

RECIFE

2022

Catálogo na Fonte:
Bibliotecária Elaine Cristina Barroso, CRB4/1728

Goetz, Milena Nunes Bernardes

Efeitos da fragmentação e atraso da resposta na diversidade funcional e taxonômica das samambaias em Floresta Atlântica / Milena Nunes Bernardes Goetz – 2022.

91 f. : il., fig., tab

Orientadora: Iva Carneiro Leão Barros

Tese (doutorado) – Universidade Federal de Pernambuco. Centro de Biociências. Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal, Recife, 2022.

Inclui referências.

1. Pteridófita 2. Biodiversidade Florestal 3. Mata Atlântica I. Barros, Iva Carneiro Leão (orient). II. Título.

587

CDD (22.ed.)

UFPE/CB – 2022-207

MILENA NUNES BERNARDES GOETZ

**EFEITOS DA FRAGMENTAÇÃO E ATRASO DE RESPOSTA NA DIVERSIDADE
FUNCIONAL E TAXONÔMICA DAS SAMAMBAIAS EM FLORESTA ATLÂNTICA**

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

Área de Concentração: Ecologia e Conservação

Aprovada em 24/02/2022

BANCA EXAMINADORA

Profa. Dra. Iva Carneiro Leão Barros (Orientadora)
Universidade Federal de Pernambuco

Profa. Dra. Kátia Cavalcanti Pôrto (Examinadora Interna)
Universidade Federal de Pernambuco

Profa. Dra. Mércia Patrícia Pereira Silva (Examinadora Externa)
Universidade Federal de Pernambuco

Prof. Dr. Rafael de Paiva Farias (Examinador Externo)
Universidade Federal do Acre

Prof. Dr. Jairo Lizandro Schmitt (Examinador Externo)
Universidade Feevale

AGRADECIMENTOS

Nesses últimos quatro anos muitas pessoas e instituições me ajudaram a concretizar este sonho.

Começo agradecendo ao Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal – UFPE e a CAPES pela concessão da bolsa para o desenvolvimento desse projeto. Agradeço a Universidade Estadual da Paraíba (UEPB – CAMPUS V), bem como aos professores responsáveis pelo Laboratório de Botânica, Dr. Sérgio Romero da Silva Xavier e Dr. Ênio Wocylí Dantas, que disponibilizaram o espaço para realização de análises, armazenamento e secagem do material biológico.

Agradeço aos meus colegas do Laboratório de Pteridófitas (UFPE), Mayara, Lucas e Rafael e do Laboratório de Botânica (UEPB), Thainá, Irma, Natália, Amanda, Davi, Túlio e Alan pelas inúmeras vezes que tivemos discussões e trocas de ideias que enriqueceram este trabalho, é um prazer ter vocês como amigos.

Em especial agradeço a Wanessa que se aventurou comigo nas coletas de campo rumo aos Brejos de Altitude nordestinos. Foi uma aventura e tanto e sem a tua ajuda tudo se tornaria muito mais difícil. Muito obrigada pela tua amizade e parceria.

Gostaria de agradecer aos responsáveis técnicos e aos guias de campo das matas visitadas que autorizaram as coletas, proporcionaram alojamento e não mediram esforços para que a pesquisa fosse concretizada da melhor maneira possível.

Agradeço também ao meu marido João Batista (Tita) que sempre me apoiou, cuidou de mim e me ajudou na última coleta de campo. A minha família que também sempre esteve ao meu lado me apoiando. Amo muito todos vocês.

Enfim, agradeço a todos que de alguma maneira ajudaram na realização da minha pesquisa de Doutorado.

De coração.

MUITO OBRIGADA!

RESUMO

A fragmentação é uma das principais ameaças à biodiversidade, causando alterações na riqueza, composição, estrutura e funcionamento dos ecossistemas. Assim, os objetivos principais deste estudo foram investigar a influência dos efeitos gerados pela fragmentação na Floresta Atlântica Nordestina, como: efeito de borda e alteração na paisagem na diversidade funcional e taxonômica das samambaias (Cap. I) e verificar se ocorre atraso de resposta das samambaias frente a fragmentação (Cap. II). O estudo foi desenvolvido a partir de uma revisão de literatura (Cap. I) e de coletas em sete fragmentos florestais de Floresta Atlântica (Cap. I e II). Foram obtidos um total de 25 traços funcionais relacionados a mudanças ambientais e estratégias de defesa contra dessecação e armazenamento de recursos. A riqueza encontrada foi de 170 espécies (Cap. I) e 77 espécies (Cap. II). Foi observada uma elevada sobreposição dos traços funcionais nos ambientes de borda/interior. Porém, os traços que mais contribuíram para a dissimilaridade funcional entre os ambientes foram a presença de tricomas, textura cartácea e presença de escamas para o interior da floresta e textura papirácea e rizoma ereto na borda. Além disso, ocorreu uma redução na diversidade taxonômica e funcional na borda comparativamente ao interior florestal. As características espaciais das manchas florestais não influenciaram significativamente a diversidade taxonômica e funcional da comunidade. Alguns fragmentos florestais analisados apresentaram maior perda de habitat e outros ficaram mais isolados. Foi observada uma dívida de extinção nos fragmentos florestais, isso porque a comunidade de samambaias obteve relações com a área do fragmento e número de manchas na paisagem do passado e as espécies especialistas de floresta tiveram um tempo de resposta mais rápido. Concluímos que a comunidade de samambaias ocorrentes nesses fragmentos de Floresta Atlântica sofreu impactos negativos frente a fragmentação florestal, resultando em perda da diversidade funcional, filtragem de traços funcionais resistentes à ambientes perturbados e dívida de extinção. Sendo assim, são necessárias ações de restauração da paisagem para garantir a manutenção da diversidade de samambaias e evitar a extinção de espécies futuramente.

Palavras-chave: Impactos antrópicos; perda de biodiversidade; filtragem ambiental; efeito de borda; dívida de extinção; Pteridófitas.

ABSTRACT

Fragmentation is one of the main threats to biodiversity, causing changes in the richness, composition, structure and functioning of ecosystems. Thus, the main objectives of this study were to investigate the influence of the effects generated by forest fragmentation on the functional and taxonomic diversity of ferns (Chapter I) and to verify whether there is a delay in the response of ferns to forest fragmentation (Chapter II). The study was developed from a literature review (Chapter I) and collections in seven forest fragments of the Atlantic Forest (Chapters I and II). A total of 25 functional traits related to environmental changes and defense strategies against desiccation and resource storage were obtained. The observed richness was 170 species (Chapter I) and 77 species (Chapter II). A high overlap of the functional traits was observed in the edge/interior environments. However, the characteristics that most contributed to the functional distribution were the presence of hair, cartaceous texture and presence of scales towards the interior of the forest and papyraceous and erect rhizomes with higher values at the edge. In addition, there was a reduction in taxonomic and functional diversity towards the forest edge. The spatial characteristics of forest patches did not significantly influence the taxonomic and functional diversity of the community. Some forest fragments analyzed showed greater habitat loss and others were more isolated. Extinction debt was observed in forest fragments, because the fern community obtained relationships with the fragment area and number of patches in the past landscape and the forest specialist species had a faster response time. We conclude that the fern community occurring in these Atlantic Forest fragments suffered negative impacts due to forest fragmentation, resulting in loss of functional diversity, filtering of functional traits resistant to disturbed environments and debt of extinction. Therefore, landscape restoration actions are necessary to ensure the maintenance of fern diversity and avoid the extinction of species in the future.

Keywords: Anthropogenic impacts; loss of biodiversity; environmental filtration; Edge effect; extinction debt; Pteridophytes.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	8
2	FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA.....	10
2.1	FLORESTA ATLÂNTICA	10
2.2	FRAGMENTAÇÃO DO HABITAT.....	11
2.3	DÍVIDA DE EXTINÇÃO	13
2.4	DIVERSIDADE FUNCIONAL	14
2.5	EFEITOS DA FRAGMENTAÇÃO NA DIVERSIDADE FUNCIONAL E TAXONÔMICA DAS SAMAMBAIAS.....	16
3	EFEITOS DA FRAGMENTAÇÃO FLORESTAL NA DIVERSIDADE FUNCIONAL E TAXONÔMICA DE SAMAMBAIAS NA FLORESTA ATLÂNTICA, NORDESTE, BRASIL.	20
4	ATRASO DE RESPOSTA NA DIVERSIDADE FUNCIONAL E TAXONÔMICA DAS SAMAMBAIAS À PERDA E FRAGMENTAÇÃO DE HABITAT NA FLORESTA ATLÂNTICA, BRASIL.	56
5	CONCLUSÕES	85
	REFERÊNCIAS	86

1 INTRODUÇÃO

A redução da biodiversidade está relacionada principalmente com a fragmentação e perda de habitat natural, onde as espécies estão geralmente confinadas em remanescentes florestais em uma matriz que normalmente reflete a expansão do homem (PRIMACK; RODRIGUES, 2001). A Floresta Atlântica é reconhecida como umas das florestas tropicais mais importantes para conservação da biodiversidade (MYERS, 2000). Porém, devido a sua exploração histórica (DEAN, 1996), já perdeu cerca de 80% de seu território (RIBEIRO et al., 2009), resultando em uma paisagem altamente fragmentada e composta por manchas florestais de até 100 ha de área (HADDAD et al., 2015).

A fragmentação é a divisão de uma área contínua que resulta na redução da quantidade de habitat, aumento no número de fragmentos, diminuição nos tamanhos dos fragmentos e aumento no isolamento (FAHRIG, 2003). Isto altera a configuração e composição da paisagem (MCGARIGAL; MARKS, 1995) e promove o efeito de borda nos fragmentos florestais (FAHRIG, 2013) que geralmente é negativo para a maioria dos grupos biológicos, principalmente especialistas de interior florestal. Esses efeitos negativos da fragmentação podem ser causados pela redução da área total da mancha florestal (GROSS et al., 2018) e pelas alterações microclimáticas que distinguem os ambientes de borda e interior da floresta (GEHLHAUSEN et al., 2000), afetando a riqueza, composição, estrutura e função do ecossistema (ISBEL et al., 2011).

Além disso, as espécies podem responder de forma diferente e algumas características podem facilitar a sua resistência a essas mudanças do habitat (HYLANDER; EHRLÉN, 2013; HENLE et al., 2004), retardando a sua resposta e promovendo uma dívida de extinção (TILMAN et al., 1994). A presença da dívida de extinção pode ser observada por exemplo, quando a riqueza atual de espécies é mais bem explicada por variáveis da paisagem do passado (KUUSSAARI et al., 2009).

A Floresta Atlântica abriga 79% das espécies de samambaias encontradas no Brasil e quase metade delas são endêmicas desse ambiente (PRADO et al., 2015). No entanto, já se tem evidências dos efeitos negativos da fragmentação na riqueza, abundância e diversidade de espécies deste grupo de plantas (SILVA et al., 2011; SILVA et al., 2014; PEREIRA et al., 2014). Porém, estudos que abordaram a diversidade e composição funcional são extremamente escassos, destacando Rocha-Uriarte et al. (2016) que encontraram padrões de distribuição de traços e diversidade funcional em diferentes níveis de condições de habitat. Além disso,

respondem às alterações ambientais e condições abióticas mais diretamente (PACIÊNCIA; PRADO, 2005; PEREIRA et al., 2014).

Desta forma, este trabalho teve como objetivo geral investigar as respostas da diversidade funcional e taxonômica das samambaias frente aos principais efeitos causados pela fragmentação do habitat na Floresta Atlântica. O capítulo I teve como objetivo realizar uma síntese sobre os efeitos da fragmentação com abordagem tanto em escala local (efeito de borda) como em escala espacial (características das manchas) na diversidade taxonômica e funcional de samambaias. O capítulo II buscou analisar a dívida de extinção na comunidade de samambaias em resposta a fragmentação florestal.

2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

2.1 FLORESTA ATLÂNTICA

A Floresta Atlântica é reconhecida como umas das florestas tropicais mais importantes para conservação da biodiversidade, considerada um *Hotspot* devido à sua grande diversidade, elevado número de espécies endêmicas e maior grau de ameaçada (MYERS, 2000). Abriga um total de 2.330 (732 endêmicos) espécies de vertebrados e 20.000 (8.000 endêmicas) espécies de plantas (MITTERMEIER et al., 2011), incluindo 883 (339 endêmicas) espécies de samambaias e licófitas (PRADO et al., 2015).

Está localizada ao longo da costa leste brasileira, estendendo-se a oeste em direção ao Paraguai e Argentina (TABARELLI et al., 2010). É considerada uma das maiores florestas tropicais das Américas, cobrindo originalmente cerca de 150 milhões de ha estendendo-se por regiões tropicais e subtropicais (RIBEIRO et al., 2009). Esta diferenciação climática, principalmente pela distribuição das chuvas, possibilitou ter um mosaico de formações de vegetação que incluem florestas perenes, semidecíduais e florestas decíduas (JOLY et al., 2014), além de manguezais, pântanos, restingas, pastagens de altitude, florestas mistas de pinheiros de Araucária e brejos de altitudes do Nordeste do Brasil (CAMARA, 2003; OLIVEIRA-FILHO; FONTES, 2000).

As florestas como um todo, apresentam uma grande importância na manutenção do clima, dos ciclos biogeoquímicos e da biodiversidade (GROSS et al., 2018). Dentre os serviços ecossistêmicos prestados pela Floresta Atlântica estão o fornecimento de água, seja para consumo ou energia elétrica, fornecimento de alimento, contribuição para a distribuição das chuvas, importância cultural, recreativa e estabilidade do solo que protege as encostas. Além disso, é habitat para polinizadores importantes para a agricultura (JOLY et al., 2014).

A extensão da Floresta Atlântica é ocupada por 65% de área antropizada (REZENDE et al., 2018) onde vivem mais de 125 milhões de habitantes incluindo os principais centros urbanos da América do Sul (JOLY et al., 2014). Este desenvolvimento resultou na perda de extensas áreas naturais e na fragmentação destas florestas, sendo a superexploração dos recursos florestais (extração de madeira, frutos, lenha e caça) e a exploração da terra para uso humano (pastos, agricultura e silvicultura) como sendo as principais causas imediatas da perda do habitat (DEAN, 1996). No Nordeste brasileiro, Ranta et al. (1998) ilustraram que o processo de fragmentação florestal teve início com a exploração madeireira com a chegada dos portugueses, porém o extrativismo deu lugar ao cultivo de cana-de-açúcar que rapidamente dominou a economia nordestina e ocupou grande parte das áreas florestais.

Como resultado dessa histórica exploração, a Floresta Atlântica já perdeu grande parte de sua vegetação original. Algumas estimativas da vegetação nativa remanescente já foram realizadas ao longo dos anos, dentre as mais recentes, Ribeiro et al. (2009), utilizando imagens de satélite de 2005 e com resolução de 50 m, estimaram uma área de aproximadamente 16.377.472 ha, equivalente a 11,4% a 16% da vegetação. Rezende et al. (2018), utilizando imagens de satélite de 2013 e com resolução de 5 m, estimam 28% de vegetação nativa remanescente. Mesmo com estimativas divergentes, o resultado desta fragmentação é uma paisagem altamente fragmentada e composta principalmente por fragmentos de até 100 ha (HADDAD et al., 2015) e no Nordeste brasileiro com manchas florestais menores que 10 ha, na sua maioria (RANTA et al., 1998).

Este processo de fragmentação causa inúmeros efeitos negativos e tem como ponto de partida a “secundarização” da floresta, isto é, a substituição da flora antiga altamente diversificada por um pequeno conjunto de espécies nativas estrategistas-r e ecologicamente redundantes. Em seguida, ocorre a extirpação de fauna associada à flora primitiva, como grandes vertebrados frugívoros, polinizadores e herbívoros especializados (JOLY et al., 2014). Se a legislação for devidamente seguida e respeitada e as matas ciliares regeneradas, a cobertura da vegetação da Floresta Atlântica poderia alcançar 33-35% (REZENDE et al., 2018) chegando próximo a um cenário aceitável (40%) para a manutenção da biodiversidade (ARROYO-RODRÍGUEZ et al., 2020).

2.2 FRAGMENTAÇÃO DO HABITAT

A fragmentação do habitat se baseia em duas teorias ecológicas que levaram em consideração escalas espaciais: 1) a teoria de meta-população criada por Richard Levins em 1969, a qual se fundamenta na dinâmica entre diferentes populações e entre fragmentos florestais (conectividade) e 2) a biogeografia de ilhas que é uma analogia entre as manchas florestais e ilhas oceânicas, a qual leva em consideração o tamanho da ilha e a distância do continente (MACARTHUR; WILSON, 1967). Essa última ideia foi utilizada por muito tempo como base para os estudos de fragmentação, porém não é totalmente verdadeira, isso porque as ilhas oceânicas possuem um ambiente completamente hostil em seu entorno e são regidos por processos biogeográficos, ao contrário das manchas florestais que podem ser circundadas por um ambiente que pode ser permeável para algumas espécies. Além disso, seus processos ecológicos são influenciados por diversas maneiras, inclusive por interações com esse ambiente de entorno (HAILA, 2002).

Ao longo dos anos, o termo fragmentação foi utilizado de diferentes formas, levando a uma extensa discussão do uso do termo. Neste estudo assumimos que a fragmentação *per se* do habitat é a divisão de uma área contínua que implica em quatro efeitos: (a) redução na quantidade de habitat, (b) aumento no número de fragmentos, (c) diminuição nos tamanhos dos fragmentos e (d) aumento no isolamento desses fragmentos, os quais formam a base da maioria das medidas quantitativas de fragmentação do habitat (FAHRIG, 2003). Estes fragmentos florestais são envoltos por uma matriz altamente modificada (SAUNDERS et al., 1991).

Fischer e Lindenmayer (2007) ilustraram em sua revisão duas abordagens principais mais usadas para indicar os efeitos da fragmentação, 1) “espécie-orientada” é focada nas espécies que respondem individualmente ao seu ambiente e 2) “padrão-orientado” focada a partir de padrões de paisagem e sua correlação com a diversidade de espécies, as quais incluem a quantidade e condição da vegetação nativa, efeitos de borda, conectividade, heterogeneidade da matriz e da paisagem e cascatas de extinção.

A paisagem é definida sendo um mosaico heterogêneo formado por unidades interativas, sendo esta heterogeneidade existente para pelo menos um fator, segundo um observador e numa determinada escala de observação (METZGER, 2001). Para McGarigal e Marks (1995), a estrutura de uma paisagem pode ser dividida em: 1) composição, que se refere a presença e quantidade de cada tipo de classe na paisagem e 2) configuração, que se refere a distribuição física das classes na paisagem, como o arranjo espacial, posição ou orientação.

Esses dois componentes da paisagem podem, de forma independente ou em combinação, afetar os processos ecológicos dos organismos (McGARIGAL; MARKS, 1995), e para verificar essa influência são utilizadas métricas que podem ser mensuradas em escala da mancha, da classe e da paisagem, por exemplo: tamanho, forma, densidade de borda e grau de isolamento são características a nível de mancha que afetam a riqueza, composição, estrutura e a dispersão das espécies (McGARIGAL, 2015). O tipo de matriz na paisagem é uma análise na escala de classe que pode influenciar na conectividade e permeabilidade entre os fragmentos (METZGER, 2001) e cobertura florestal de uma paisagem ilustra a quantidade de habitat disponível para as espécies, influenciando na colonização e riqueza (FAHRIG, 2013).

Uma das principais consequências da fragmentação é a formação de borda florestal, portanto, quanto mais fragmentada for a paisagem maior é a quantidade de borda em contato com a matriz (FAHRIG, 2003). O chamado “efeito de borda” é a exposição dos organismos a condições bióticas e abióticas diferentes oriundas de um ecossistema circunvizinho, o qual possui três efeitos principais: 1) mudanças nas condições ambientais como luminosidade,

umidade, temperatura, velocidade do vento e alterações químicas do solo, 2) efeitos biológicos diretos causados pelas condições físicas como mudanças na estrutura, distribuição e composição de espécies e 3) efeitos biológicos indiretos, como mudanças nas interações entre espécies, por exemplo predação, parasitismo, competição, herbivoria, polinização e dispersão (MURCIA, 1995).

Gehlhausen et al. (2000) demonstraram que a maioria das variáveis microclimáticas analisadas apresentaram mudanças significativas com a distância da borda, o que resultou em alterações nos padrões de distribuição de espécies. Em fragmentos que apresentam maior efeito de borda, as espécies mais sensíveis (espécies especialistas) são as primeiras a sofrer com essas variações ambientais (HENLE et al., 2004) em uma realidade onde grande parte dos fragmentos florestais restantes do mundo tem menos de 10 ha e metade deles estão a 500m da borda (HADDAD et al., 2015), a conservação dessas espécies se torna desafiadora.

2.3 DÍVIDA DE EXTINÇÃO

Já foi visto que a fragmentação florestal e a perda de habitat são consideradas as principais causadoras da redução da biodiversidade. No entanto, nem sempre é fácil de detectar os efeitos da degradação do habitat, por exemplo, a extração seletiva de árvores pode mascarar a perda de espécies dependentes dessas árvores e algumas espécies têm ciclos de vida muito lentos, portanto podem persistir por um período prolongado em uma área de habitat degradado (LINDENMAYER; FISCHER, 2006).

A permanência das espécies em uma área pode ser resultado de processos que atuam em diferentes níveis hierárquicos. Por exemplo, taxas de sobrevivência nos diferentes ciclos de vida e características reprodutivas de cada indivíduo, tamanho e estrutura populacional, interações bióticas e colonização de espécies entre fragmentos (conectividade) influenciam a persistência das espécies em nível de indivíduos, populações e metapopulações (HYLANDER; EHRLÉN, 2013).

Além disso, as espécies podem responder de forma diferente às mudanças do habitat. Aquelas espécies que requerem microhabitats específicos (i.e. especialistas) tendem a ter um maior risco de extinção, pois é mais provável que seu nicho seja afetado pelas alterações ambientais. Por outro lado, as espécies generalistas apresentam uma distribuição mais contínua, e a chance de seu habitat estar disponível após a perturbação é maior (HENLE et al., 2004).

Assim, embora a extinção possa ocorrer quase imediatamente após o impacto antropogênico, algumas espécies podem permanecer no ambiente por longos períodos após a

degradação do habitat (LINDENMAYER; FISCHER, 2006). Então, como essas extinções podem ocorrer ao longo de gerações após a fragmentação do habitat, elas representam um custo ecológico futuro, chamado de dívida de extinção (TILMAN et al., 1994).

Assim como a fragmentação florestal, o conceito de dívida de extinção foi baseado a partir das teorias da biogeografia de ilhas e de metapopulação. Primeiramente, Diamond (1972) se baseou na teoria da biogeografia de ilhas para abordar o termo “tempo de relaxamento” o qual definiu sendo o tempo em que uma espécie retorna ao valor de equilíbrio após a perturbação, seu estudo resultou em um aumento no tempo de relaxamento com o aumento da área e menor isolamento. Em seguida, Tilman et al. (1994) basearam-se em uma extensão dos modelos de metapopulações, competição multiespécie, para abordar o termo “dívida de extinção”, prevendo que a destruição do habitat pode causar extinção seletiva.

A presença de dívida de extinção pode ser observada quando a riqueza atual de espécies de uma determinada área é mais bem explicada por variáveis da paisagem do passado (KUUSAAARI et al., 2009). Portanto, embora as espécies estejam presentes no habitat, as variáveis ambientais encontradas na atualidade podem não ser mais as adequadas para sua persistência (LINDBORG; ERIKSSON, 2004).

A presença de dívidas de extinção já foi evidenciada em espécies de plantas de pastagens temperadas seminaturais, apresentando relações com a área e conectividade histórica (LINDBORG; ERIKSSON, 2004; BOMMARCO et al., 2014). Espécies de plantas especialistas e de vida longa em florestas temperadas na América do Sul obtiveram relações significativas com o tamanho do fragmento histórico (NOH et al., 2019). As plantas herbáceas na savana norte-americana apresentaram dívida de extinção afetada pela dimensão fractal (ALOFS et al., 2014).

No Brasil, a perda de habitat e a fragmentação florestal já resultaram em dívidas de extinção para angiospermas, aves, mamíferos e anfíbios na Floresta Atlântica (METZGER et al., 2009; UEZU; METZGER, 2016) e briófitas, mamíferos, aves e anfíbios na Floresta Amazônica (WEARN et al., 2012; SIERRA et al., 2009). Porém, para samambaias não há registro de estudos.

2.4 DIVERSIDADE FUNCIONAL

A diversidade funcional é um dos componentes da diversidade biológica e é definida como a variedade e o valor das espécies e características dos organismos que influenciam no funcionamento do ecossistema (TILMAN, 2001). Portanto, a diversidade funcional pode afetar

a dinâmica dos recursos do ecossistema em curto prazo e a estabilidade do ecossistema em longo prazo (DÍAZ; CABIDO, 2001).

Medir a diversidade funcional é quantificar a distribuição das unidades funcionais em um espaço multidimensional (VILLÉGER et al., 2008), podendo assim, acessar o nicho ocupado pelas espécies, uma vez que essas unidades funcionais (traços funcionais) estão relacionadas às condições ambientais e competição por recursos (HUTCHINSON, 1957; LAVOREL et al., 2007). Desta forma, investigar a diversidade funcional e seus componentes oferece uma alternativa para prever as consequências funcionais da mudança biótica causada por humanos (PETCHEY; GASTON, 2006).

Esses traços funcionais podem ser morfológicos, fisiológicos ou fenológicos e correspondem as principais funções das plantas, podendo se transformar em características de resposta e/ou efeito em detrimento a mudanças ambientais (LAVOREL ET AL., 2007). Ribeiro et al. (2019), demonstraram que a perturbação antropogênica crônica reduziu a diversidade e composição funcional em diferentes estágios de crescimento de espécies de plantas na Caatinga. Rocha-Santos et al. (2019) reportam a influência positiva de florestas conservadas e da quantidade de cobertura florestal da paisagem sob a riqueza e divergência funcional em espécies lenhosas de Floresta Atlântica.

Alguns traços funcionais encontrados nas samambaias já foram relacionados com as condições ambientais, a exemplo das formas de vida que correspondem à posição da gema em relação ao solo e estão associadas com sua proteção em condições adversas (RAUNKIAER, 1934). Os tricomas e as escamas possuem função de facilitar a absorção da água (MORAN, 2004). A forma de crescimento está associada com a produção fotossintética e condições climáticas, a altura da planta e área foliar estão relacionadas com a disponibilidade de nutrientes do solo e a divisão foliar com estratégias de captação de luz e defesa de herbivoria (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013).

Alguns estudos que abordaram a diversidade funcional das samambaias buscaram responder a distribuição de traços e diversidade funcional em resposta a diferentes condições ambientais. Tanaka e Sato (2015) avaliaram a diversidade taxonômica, filogenética e funcional das samambaias e licófitas ao longo de um gradiente altitudinal e afirmam que a diversidade funcional para samambaias e para os polipódios foram influenciados pela filtragem ambiental.

Jin et al. (2021) observaram que variáveis climáticas como temperatura, precipitação e umidade explicaram variações de traços foliares nas samambaias em florestas na China. Aros-Mualin et al. (2021) observaram que a diversidade funcional de samambaias e licófitas variou

com relação a diferentes níveis de elevação e com variáveis microclimáticas de umidade e macroclimáticas de temperatura e precipitação nas florestas do Equador, México, Papua Nova Guiné e Uganda.

2.5 EFEITOS DA FRAGMENTAÇÃO NA DIVERSIDADE FUNCIONAL E TAXONÔMICA DAS SAMAMBAIAS

A relação entre a fragmentação com a riqueza, composição e estrutura das samambaias são encontradas principalmente em estudos que abordam o efeito de borda e análise da paisagem. Estudos florísticos, apesar de não abordarem especificamente as respostas das samambaias frente aos efeitos da fragmentação, podem trazer comentários sobre o local onde cada espécie e/ou indivíduo foram registrados, demonstrando as condições do habitat em que são capazes de suportar e comumente são encontradas. Grande parte desses trabalhos documentaram uma preferência da maioria das espécies por ambientes de interior florestal, porém algumas espécies como *Pteridium arachnoideum* (Kaulf.) Maxon e *Anemia villosa* Humb. & Bonpl. ex Willd. preferem ambientes mais impactados como borda de mata (XAVIER; BARROS, 2005; FIGUEIREDO; SALINO, 2005; SCHMITT; GOETZ, 2010; GOETZ et al., 2012; SOUZA et al., 2012; BECKER et al., 2013).

As samambaias de modo geral são geralmente consideradas ótimas bioindicadoras, isso porque são plantas independentes de polinizadores e dispersores e são relativamente estáveis em relação ao estabelecimento de propágulos, desta forma respondendo às alterações nas condições abióticas mais diretamente (PACIÊNCIA; PRADO, 2005; PEREIRA et al., 2014). O estudo realizado por Rodríguez-Loinaz et al. (2012) em florestas mistas de carvalho testou se a configuração da paisagem (tamanho, forma e isolamento dos fragmentos) afetam os diferentes componentes da vegetação (herbáceas, samambaias, trepadeiras, arbustos e árvores). Este estudo resultou em influências significativas entre a riqueza e diversidade de samambaias, tanto para todo o grupo quanto para somente as especialistas florestais (interior da floresta). Esta relação foi negativa com o grau de isolamento e positiva em relação à área, e ainda identificaram as espécies *Polystichum setiferum* (Forssk.) T. Moore ex Woyn. e *Dryopteris affinis* (Lowe) Fraser-Jenk. como indicadores de grandes fragmentos.

O estudo realizado por Murakami et al. (2005) também reportou influências da fragmentação na comunidade de samambaias em florestas fragmentadas em Kyoto. Os autores concluíram que o número de espécies aumentou com a área do fragmento e que o isolamento das manchas gerou impactos negativos na sua diversidade. Quando comparado com as plantas

lenhosas, os autores não evidenciaram diferenças entre elas em relação à área do fragmento, porém a área mínima de conservação necessária para a abundância de espécies de samambaias foi maior do que para as plantas lenhosas.

Silva et al. (2014) encontraram uma relação positiva da riqueza, abundância e diversidade das samambaias em relação ao tamanho do fragmento e ilustraram que há uma tendência de formar um grupo de composição similar em fragmentos menores. Em contraste, o tipo de matriz e o grau de isolamento não obtiveram influência na comunidade. Os autores citam que apesar dos esporos de samambaias conseguirem alcançar longas distâncias na sua dispersão, as características microclimáticas do ambiente são determinantes para sua colonização. Este estudo revelou ainda que o efeito de borda causou uma diminuição na riqueza, abundância e diversidade, formando grupos distintos nos dois tipos de ambientes analisados borda/interior.

Em contrapartida, para o estudo realizado por Paciência e Prado (2005), o tamanho das áreas florestais e o isolamento não parecem afetar a riqueza e abundância das samambaias. Porém, atribuíram os efeitos de borda e a diferenciação na qualidade da matriz como determinantes da diversidade local. Além disso, destacam que as espécies podem responder aos efeitos das atividades antrópicas de maneira diferente, nocivamente para espécies mais sensíveis (*Lindsaea lancea* (L.) Bedd., *Lomagramma guianensis* (Aubl.) Ching, *Lomariopsis marginata* (Schrad.) Kuhn, *Triplophyllum funestum* (Kunze) Holttum) ou favorecendo espécies mais resistentes (*Lygodium volubile* Sw.).

Paciencia e Prado (2004), em sua pesquisa na região de Una (BA), não encontraram relação entre a riqueza e a abundância de samambaias com o tamanho do fragmento. No entanto, a riqueza foi afetada negativamente pelo efeito de borda, com redução de espécies já nos primeiros 20m de distância da matriz. Com relação a abundância, não foram detectadas influências significativas, porém houve uma tendência ao aumento no número de indivíduos em direção ao interior. Desta forma, os autores concluem que de fato a fragmentação causa uma pronunciada perda de espécies causada principalmente pelo efeito de borda, uma vez que a área não apresentou influências.

Silva et al. (2018), nas florestas mexicanas, destacaram que Hymenophyllaceae, Cyatheaceae e o gênero *Elaphoglossum* foram os táxons principalmente restritos ao interior da floresta. Evidenciaram ainda uma forte influência negativa do efeito de borda na comunidade de samambaias (composição e abundância) em florestas montanas, o oposto ao encontrado nas florestas tropicais de terras baixas, sendo possível inferir que os efeitos de borda podem

depender fortemente dos tipos de florestas, levando em consideração florestas montanas e de terras baixas.

Silva et al. (2011) realizaram um estudo em um fragmento de Floresta Atlântica de Terras Baixas em Pernambuco, e evidenciaram diferença significativa na riqueza entre borda/interior e uma composição distinta entre esses ambientes. Embora a abundância tenha sido maior no interior, não se diferiu estatisticamente. Os autores atribuíram como preditores para a diferença na riqueza entre os dois ambientes, a heterogeneidade de micro-habitat e a disponibilidade hídrica, características evidentes do interior florestal.

Resultados contrários foram encontrados por Pereira et al. (2014) em um fragmento de floresta atlântica em Bonito (PE). Os autores evidenciaram um efeito negativo significativo apenas para a abundância, sendo maior no interior florestal, e a riqueza e diversidade das samambaias não foram influenciadas pelo efeito de borda. Os autores ilustraram que esta diferença de resultados pode estar relacionada aos tipos diferentes de vegetação, uma vez que este estudo foi desenvolvido em um brejo de altitude, que pode apresentar características que favorecem mais o estabelecimento das samambaias comparativamente aos fragmentos de terras baixas.

Desta forma, através desses resultados, tanto florísticos quanto de estudos sobre efeitos da fragmentação, nota-se que alguns traços funcionais podem indicar uma preferência por determinados habitats. Por exemplo, *Pteridium arachnoideum* (Kaulf.) Maxon é uma espécie geófito, o qual é altamente resistente ao fogo e ao pastejo (WINDISCH, 1992), sendo comumente encontrada em ambientes de borda florestal e áreas abertas (SILVA et al., 2011). Ao contrário da maioria das espécies Hymenophyllaceae, que possuem lâmina foliar com apenas uma única camada celular e textura membranosa, tornando-as mais sensíveis a dessecação (WINDISCH, 2015) e, portanto, mais frequente no interior florestal.

Até o momento não se tem estudos que abordaram a diversidade e composição funcional das samambaias diretamente em resposta a fragmentação florestal. No entanto, três estudos documentaram a distribuição desses fatores em diferentes níveis de perturbação. Rocha-Uriarte et al. (2016) analisaram os padrões funcionais das samambaias e licófitas epifíticas e encontraram uma maior diversidade funcional e plantas rosuladas no ambiente mais conservado, o que permite uma maior retenção de água e de serrapilheira. Nos ambientes menos preservados, os autores encontraram uma maior incidência de epífitos reptantes, o que confere uma maior resistência a dessecação e maior incidência de folhas dimórficas, proporcionando uma maior exposição ao vento e facilitando a dispersão dos esporos. Dai et al. (2020)

encontraram um padrão de distribuição da diversidade funcional decrescente com o aumento dos graus e perturbação analisados. Por outro lado, Carvajal-Hernández et al. (2018) não encontraram relações consistentes da diversidade funcional com a perturbação de uso da floresta.

Todos esses estudos ilustram que os efeitos da fragmentação afetam de diferentes formas a riqueza, composição e abundância de samambaias. Além disso, é possível observar que determinadas espécies preferem ambientes mais preservados e outras são mais resistentes a áreas impactadas. No entanto, não se pode observar um padrão de distribuição das espécies frente aos efeitos da fragmentação, devido às diferentes respostas obtidas pelos estudos, e principalmente se faz necessário estudos que abordem a diversidade funcional das samambaias com respostas dos traços funcionais ao ambiente.

**3 EFEITOS DA FRAGMENTAÇÃO FLORESTAL NA DIVERSIDADE
FUNCIONAL E TAXONÔMICA DE SAMAMBAIAS NA FLORESTA ATLÂNTICA,
NORDESTE, BRASIL.**

Manuscrito a ser submetido na revista Biodiversity and Conservation

Efeitos da fragmentação florestal na diversidade funcional e taxonômica de samambaias na Floresta Atlântica, Nordeste, Brasil.

Milena Nunes Bernardes Goetz¹, Lucas Erickson Nascimento da Costa¹, Iva Carneiro Leão Barros¹

¹ Programa de Pós Graduação em Biologia Vegetal, Universidade Federal de Pernambuco, Av da Engenharia, s/n, Cidade Universitária, Recife, Pernambuco CEP: 50.740-600, Brazil

e-mail: milenabernardes@yahoo.com.br – ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-0335-8692>

Resumo

As atividades humanas tem alterado intensamente as Florestas, causando perda de habitat e fragmentação, que aumentam o número de bordas e de isolamento dos fragmentos. O objetivo deste estudo foi analisar os efeitos da fragmentação na diversidade taxonômica e funcional de samambaias na Floresta Atlântica. A nossa hipótese foi que o efeito de borda, pode atuar como um filtro ambiental e modelar a distribuição dos traços funcionais e assim como fragmentos menores, mais isolados e com elevada complexidade de forma irão reduzir a diversidade funcional e taxonômica das samambaias. Os dados foram coletados a partir da revisão de literatura, bem como de coleta em remanescentes de Floresta Atlântica Nordestina, Brasil. Foram obtidos traços funcionais relacionados a mudanças ambientais e estratégias de defesa contra perda de água e armazenamento de recursos. Um total de 170 espécies foram registradas, 147 no interior (52 exclusivas) e 118 na borda (23 exclusivas) dos fragmentos. A distribuição dos traços funcionais apresentou alta sobreposição no espaço funcional entre borda e interior. Porém, o efeito de borda selecionou textura foliar papirácea e rizoma ereto para o ambiente de borda e presença de tricomas, escamas e textura foliar cartácea mais relacionadas ao interior da floresta. Além disso, foi observada uma redução na diversidade taxonômica e funcional em direção à borda florestal e esses dois componentes não diferem entre si, sugerindo que os dois índices estão relacionados na montagem da comunidade de samambaias. Nenhuma das características espaciais das manchas florestais estudadas influenciaram significativamente a diversidade taxonômica e funcional. Nosso trabalho mostrou que as samambaias apresentam limitações funcionais devido ao efeito de borda. Além disso, a distribuição dos traços funcionais indicou que o interior dos fragmentos florestais está sendo afetado pela fragmentação.

Palavras-chave: Impactos antrópicos; perda de biodiversidade; filtragem ambiental; efeito de borda; Pteridófitas.

Introdução

As florestas são de grande importância na manutenção do clima, dos ciclos biogeoquímicos e da biodiversidade (Gross et al. 2018). No entanto, as atividades humanas alteram esses ambientes naturais causando perda de habitat e fragmentação (Hargreaves 2019). Os resultados dessas atividades geraram um cenário altamente fragmentado (Haddad et al. 2015).

A fragmentação é a divisão de grandes áreas de floresta contínua, resultando em efeitos de borda, redução de manchas e aumento do isolamento dos fragmentos florestais (Fahrig 2003). O efeito de borda altera o microclima do fragmento afetando negativamente as espécies mais sensíveis (Murcia 1995) e manchas menores e mais isoladas podem causar extinções de espécies raras e limitar a imigração e emigração (Hunter e Gibbs 2007).

Além de impactar diretamente as espécies, essas mudanças ambientais podem afetar o funcionamento do ecossistema com os impactos gerados nas características funcionais (Isbel et al. 2011). Traços funcionais são características morfológicas, fisiológicas ou fenológicas que estão relacionadas às principais funções das plantas, podendo se tornar características de resposta às mudanças ambientais (Lavorel et al. 2007) e, assim, contribuir para a montagem da comunidade (Kraft et al. 2008). Portanto, o ambiente pode atuar como um filtro, selecionando apenas as espécies que possuem características funcionais que lhes permitem suportar tais condições ambientais (Keddy 1992).

A Floresta Atlântica possui apenas 9% de seus remanescentes com mais de 1km de distância da borda (Haddad et al. 2015) e as espécies encontradas nesses remanescentes vêm sofrendo com a fragmentação ao longo dos anos (Oliveira et al. 2004; Santos et al., 2008; Magnago et al. 2015). No entanto, para o grupo de samambaias as respostas a esses efeitos ainda são inconclusivas (Paciencia e Prado 2004; Pereira et al. 2014; Silva et al. 2011; Silva et al. 2014; Silva et al. 2018a). Assim, estudos que visem esclarecer as diferentes respostas dos efeitos da fragmentação para diferentes grupos biológicos, neste caso samambaias, permitem compreender de forma mais completa a situação de conservação dos fragmentos florestais.

As samambaias são consideradas excelentes bioindicadores, pois são plantas independentes de polinizadores e dispersores, respondendo mais diretamente às mudanças nas condições abióticas (Paciencia e Prado 2005; Pereira et al. 2014). Além disso, apresentam uma grande variedade de características morfológicas que proporcionam versatilidade, flexibilidade e eficiência adaptativa, podendo se estabelecer em diferentes tipos de ambientes (Page et al 2002).

Estudos que avaliaram os impactos da fragmentação em samambaias mostraram que a riqueza, diversidade e composição de espécies podem ser afetadas negativamente pelo efeito de borda (Paciencia e Prado 2004; Silva et al. 2011; Pereira et al. 2014; Silva et al. 2014; Silva e Schmitt 2015; Silva et al. 2018a; Silva et al. 2018b), bem como o tamanho da área e o grau de isolamento (Murakami et al. 2005; Rodríguez-Loinaz et al. 2012; Silva et al. 2014). Esses estudos tiveram como foco o componente taxonômico, enquanto o componente funcional permanece inexplorado, apesar de sua importância no entendimento do papel da perda de espécies no funcionamento desse ecossistema (McGill et al. 2006).

Até o momento, nenhum estudo abordou os efeitos da fragmentação em qualquer componente funcional de samambaias. No entanto, as respostas da diversidade funcional e de alguns traços foram utilizadas para responder aos filtros ambientais de altitude (Kluge e Kessler 2011; Tanaka e Sato 2015; Carvajal-Hernández et al. 2018), umidade (Creese et al. 2011) e gradiente de perturbação (Dai et al. 2020; Rocha-Uriarte et al. 2016; Carvajal-Hernández et al. 2018).

Nesse sentido, o objetivo deste trabalho foi analisar o papel dos efeitos da fragmentação na diversidade de samambaias na Floresta Atlântica, tanto do ponto de vista taxonômico quanto funcional. Assim, analisamos se os efeitos de borda estão relacionados aos efeitos deletérios na diversidade taxonômica e funcional, bem como, filtragem de espécies e de traços funcionais nos ambientes de borda. Além disso, investigamos se as características espaciais das manchas influenciam na diversidade funcional, taxonômica e de espécies especialistas da comunidade de samambaias.

A distribuição e abundância das samambaias podem ser limitadas por filtros ambientais (Tuomisto et al. 2003), principalmente em relação as condições de umidade e temperatura dos habitats, as quais estão intimamente relacionadas (Page 2002) e tendem a variar em ambientes impactados. Assim, nossa hipótese é que as diferenças microclimáticas criadas pelo efeito de borda, podem atuar como um filtro ambiental e modelar a distribuição dos traços funcionais e que as características espaciais das manchas influenciam negativamente a comunidade com níveis crescentes de fragmentação. Assim, esperamos que o ambiente de borda selecione traços funcionais que favoreçam a resistência à dessecação e que ocorra uma redução da diversidade funcional, acompanhada pela perda de espécies em direção à borda da floresta e em fragmentos menores, mais isoladas e com alto grau de complexidade de forma.

Métodos

Coleção de dados

Os dados foram coletados a partir da literatura e de coleta em remanescentes de Floresta Atlântica. Os dados de literatura foram levantados a partir de busca sistemática nas seguintes bases de dados: Scientific Electronic Library Online (ScieELO), Web of Science (WoS) e Science Direct, utilizando as seguintes palavras-chave: Ferns + Pteridophyte + Edge Effect + Forest Fragmentation. Para a seleção dos artigos, houve três critérios de exclusão: 1) não apresentar lista de espécies de samambaias e sua abundância 2) não usar metodologia de parcelas e 3) não distinguir espécies de borda e de interior da floresta. Ao final, foram selecionados seis artigos (Figura 1, Tabela S1).

Sete fragmentos de Floresta Atlântica foram amostrados localizados nos estados de Pernambuco e Alagoas (Figura 1, Tabela S1). Em cada fragmento florestal foram demarcadas parcelas de 400m² (20x20m) com distância mínima de 100m, distribuídas 21 na borda e 36 no interior. Foram considerados ambientes de borda as parcelas com até 60m da borda do fragmento e ambientes internos com distância superior a 100m da borda do fragmento, distância também considerada nos estudos selecionados. As espécies foram identificadas, classificadas as espécies florestais especialistas (SE) e os indivíduos contados. Foram considerada SE as espécies encontradas apenas no interior dos fragmentos coletados e com registros na literatura neste ambiente, sendo desconsiderada especialista quando encontrada em qualquer outro ambiente que não seja o interior da floresta. A abundância foi representada pelo número de indivíduos de cada espécie, com exceção dos trabalhos de Silva et al. (2018a) e Silva e Schmitt (2015) que utilizaram o índice de cobertura. A identificação das espécies foi realizada de acordo com a literatura especializada e classificadas seguindo o Grupo de Filogenia das Pteridófitas I (PPG I 2016). Informações sobre as áreas amostradas estão disponíveis na Tabela S1.

Os traços funcionais foram obtidos seguindo os protocolos de Cornelissen et al. (2003) e Pérez-Harguindeguy et al. (2013), onde foram avaliados: forma de vida: hemicriptófita, caméfito, fanerófita, geófita, epífita, hemiepífita, helófita; forma de crescimento: arborescente, pendente, rosulado, rastejante, escandente, ereto; traços foliares: textura (papirácea, cartácea, coriácea, herbácea, membranácea), divisão (simples, pinada, bipinada, tripinada (+)), dimórfica e presença de tricomas, escamas, indúcio/sinângio; traços de esporos: clorofilado, não clorofilado.

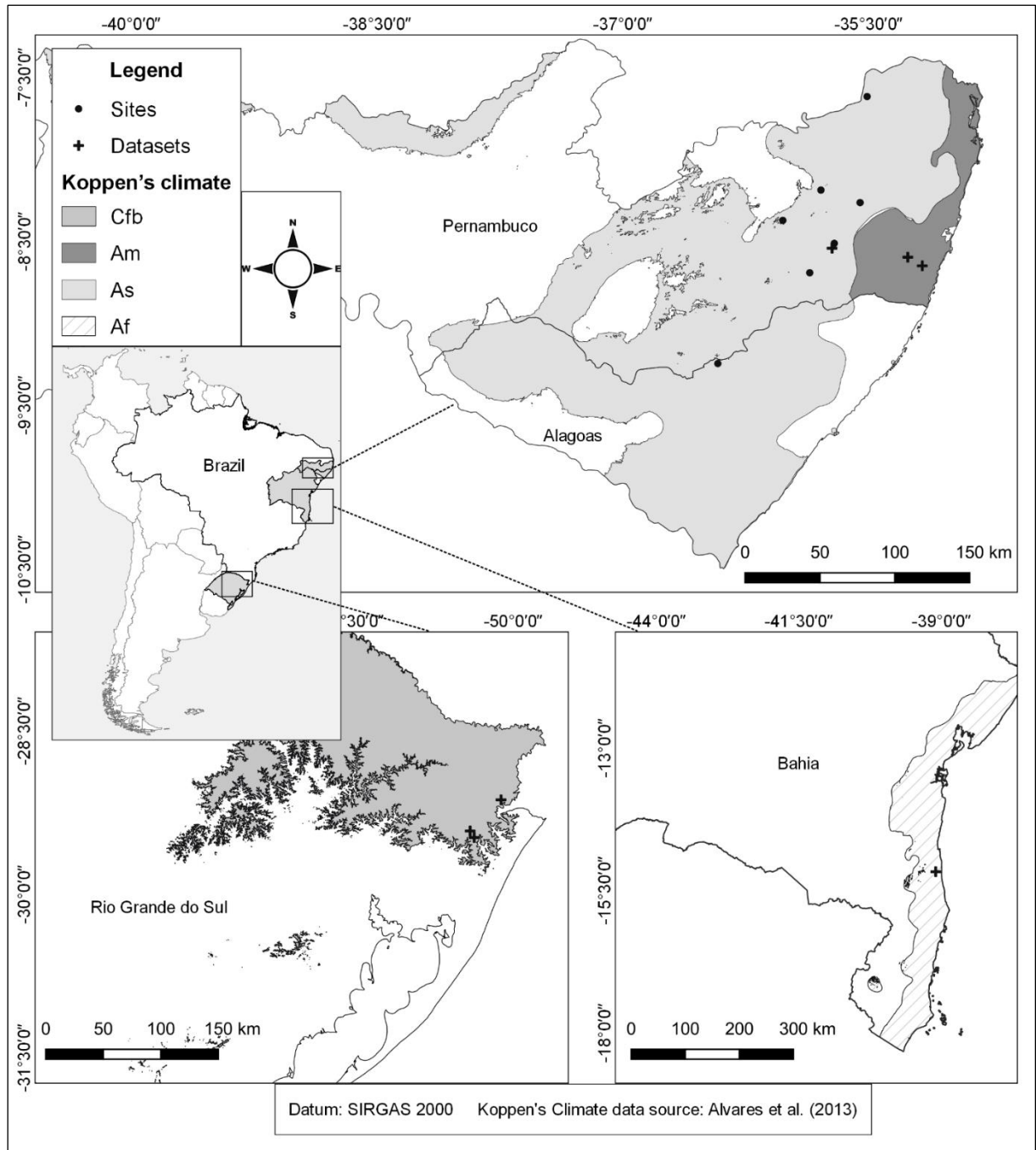


Figura 1. Localização das áreas amostradas e banco de dados incluídos no estudo.

Esses traços funcionais são categóricos e foram escolhidos por estarem relacionados a mudanças ambientais e estratégias de defesa e armazenamento de recursos. Por exemplo, tricomas e escamas protegem contra a dessecação, facilitam a absorção de água e refletem a luz (Creese et al. 2011) e a divisão das folhas está relacionada à estratégia de captura de luz (Pérez-Harguindeguy et al. 2013). Para obter mais informações sobre as características funcionais adotadas e seu significado ecológico, consulte (Tabela S2). As formas de vida foram classificadas de acordo com Mueller-Dombois e Ellemberg (1974). Espécies definidas como

profundamente pinatífidas e/ou pinatisecta foram consideradas pinadas. A elaboração da tabela com as características funcionais foi realizada a partir de observações das espécies coletadas e de estudos taxonômicos.

As características de cada fragmento florestal foram: área da mancha (área), índice da forma (forma), área do núcleo (núcleo) e índice de proximidade (prox). Essas métricas foram medidas utilizando os dados de uso/cobertura do solo fornecido pela Mapbiomas (<http://mapbiomas.org>; coleção 5), que usa mosaicos do satélite Landsat de resolução de 30 m. As imagens foram reclassificadas para uma classificação binária e, para isso, foi utilizada a classe de formação florestal e todas as demais classes de uso do solo foram consideradas como matriz (não florestal).

Essas métricas podem influenciar a comunidade biótica, por exemplo: 1) a área total de um fragmento é importante, pois algumas espécies são sensíveis à redução de área; 2) o índice de forma mede a complexidade do formato da mancha, quanto mais irregular é o fragmento, maior é a influência da matriz; 3) a área núcleo refere-se à área interna das manchas excluindo a borda, que neste caso é de 60 m, esta métrica ilustra a área de habitat disponível para espécies especialistas; 4) o índice de proximidade usa o tamanho e a distância das manchas vizinhas, portanto quanto maior o valor do índice, menor o grau de isolamento, ele tem influência na dispersão das espécies.

Análise de dados

Para acessar diferentes aspectos da diversidade taxonômica e funcional de samambaias entre os ambientes de borda e interior dos fragmentos, foi utilizado a composição, a abundância e as características funcionais das espécies para calcular a média ponderada (CWM) de cada característica e o índice de entropia quadrática de Rao (Rao 1982).

O CWM é a média ponderada pela abundância de características funcionais presentes na comunidade (Lavorel et al. 2008). Seu valor expressa a composição funcional e é usado para relacionar suas mudanças aos filtros ambientais (Ricotta e Moretti 2011). Rao como uma medida de diversidade funcional (RaoF) representa uma mistura entre riqueza funcional e divergência, permitindo múltiplas interpretações dentro do mesmo índice e é independente do componente taxonômico (Mouchet et al. 2010; Mason et al. 2013). O RaoF foi medido como um complemento da similaridade de Gower e a diversidade de Rao para o componente taxonômico (RaoT) foi calculada com base no índice de Gini-Simpson.

Usamos uma análise de componentes principais (PCA) com valores CWM para investigar se os efeitos de borda levariam a uma mudança funcional entre a borda e o interior dos fragmentos com base em covariações de características. Para examinar as características que tiveram a maior contribuição, a função `envfit` foi executada com 999 permutações.

Usamos modelos lineares gerais (GLMs) para analisar os efeitos de borda e características da mancha na riqueza de espécies especialistas (SE), diversidade funcional e taxonômica. Assim, SE, RaoT e RaoF foram as variáveis de resposta, enquanto o tipo de ambiente florestal (ou seja, interior e borda) e as métricas da mancha (área, forma, núcleo e prox) foram o efeito fixo. Nosso conjunto de dados compilou estudos com diferentes esforços de amostragem, localizados em diferentes partes da Floresta Atlântica, portanto, também abordamos a área de coleta como o efeito aleatório. O GLM com a área de coleta como efeito aleatório também foi aplicado para investigar se a relação entre RaoT e RaoF covariava de acordo com o tipo de ambiente florestal (borda/interior).

Realizamos uma análise de variância multivariada permutacional (PERMANOVA) para investigar se os efeitos de borda levariam a mudanças na composição das comunidades de samambaias. A distância florística com base no índice de similaridade de Sørensen foi a variável de resposta e o tipo de ambiente (ou seja, interior e borda) foi o efeito fixo. A área de coleta foi incluída como efeito aleatório pelos motivos mencionados acima. Escala multidimensional não métrica (NMDS) foi utilizada para exibir a distribuição das espécies e complementarmente, aplicamos um `envfit` para identificar as espécies responsáveis pela diferenciação florística entre os ambientes.

Todas as análises foram realizadas em R (R Core Team, 2014). RaoT e RaoF foram calculados usando a função `rao.diversity` no pacote SYNCSA e os valores gerados variaram entre 0 e 1 (Bello et al. 2010). A PCA foi executada com a função `prcomp` in `factoextra` package. PERMANOVA com efeito aleatório, NMDS e `envfit` foram analisados com as funções `adonis`, `metaMDS` e `envfit` no pacote `vegan`.

Resultados

Um total de 170 espécies distribuídas em 71 gêneros e 25 famílias foram amostradas. No interior dos fragmentos, foram registradas 147 espécies, sendo 52 exclusivas e na borda 118 espécies, sendo 23 exclusivas desse ambiente. Polypodiaceae apresentou maior riqueza de espécies (29), seguida por Pteridaceae (24) e Dryopteridaceae (22) e os gêneros mais ricos

foram *Asplenium* L. (12), *Adiantum* L. (11) e *Cyathea* J.Sm. (7). Um total de 44 espécies foram consideradas especialistas florestais (Tabela 1).

Tabela 1. Lista das espécies de samambaias registradas e abundância/cobertura no interior (I) e borda (B) nos fragmentos florestais de Floresta Atlântica. Espécies florestais especialistas (*). Silva e Schmitt (2015) (A9). Silva et al. (2018a) (A10).

Família / Espécie	Abundância		Cobertura			
	Coletas + Literatura		A9 (m ²)		A10 (%)	
	I	B	I	B	I	B
Anemiaceae						
<i>Anemia hirta</i> (L.) Sw.	14	54	0	0	0	0
<i>Anemia phyllitidis</i> (L.) Sw.	3	4	2	2	0	0
<i>Anemia villosa</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	0	2	0	0	0	0
Aspleniaceae						
<i>Asplenium auriculatum</i> Sw.	0	7	0	0	0	0
<i>Asplenium auritum</i> Sw. *	5	0	0	0	0	0
<i>Asplenium claussenii</i> Hieron.	0	26	22	1	1.4	0.2
<i>Asplenium cristatum</i> Lam. *	12	0	0	0	0	0
<i>Asplenium formosum</i> Willd.	374	433	0	0	0	0
<i>Asplenium gastonis</i> Fée	0	0	2	0	0.09	0.09
<i>Asplenium harpeodes</i> Kunze	0	0	21.5	0	3.09	3.7
<i>Asplenium martianum</i> C.Chr.	0	0	6	1	1.9	0.8
<i>Asplenium pumilum</i> Sw.	0	5	0	0	0	0
<i>Asplenium salicifolium</i> L.	603	24	0	0	0	0
<i>Asplenium serra</i> Langsd. & Fisch. *	0	0	0	0	4.09	0
<i>Asplenium serratum</i> L.	304	105	0	0	0	0
Athyriaceae						
<i>Deparia petersenii</i> (Kunze) M.Kato	0	0	2	0	1.19	0.7
<i>Diplazium cristatum</i> (Desr.) Alston *	23	0	1	0	0	0
<i>Diplazium plantaginifolium</i> (L.) Urb. *	13	0	0	0	0	0
Blechnaceae						
<i>Blechnum austrobrasillianum</i> de la Sota	0	0	0	3	0.09	0.2
<i>Blechnum occidentale</i> L.	664	1636	0	0	0	0
<i>Lomaria spannagelii</i> (Rosenst.) Gasper & V.A.O. Dittrich	0	0	0	0	0	1
<i>Lomaridium plumieri</i> (Desv.) C. Presl	0	0	356	75	52.3	3.09
<i>Neoblechnum brasiliense</i> (Desv.) Gasper & V.A.O. Dittrich	470	257	0	25	0	0.09
<i>Salpichlaena volubilis</i> (Kaulf.) J.Sm. *	54	0	0	0	0	0
<i>Telmatoblechnum serrulatum</i> (Rich.) Perrie, D.J. Ohlsen & Brownsey	49	0	0	0	0	0
Cyatheaceae						
<i>Alsophila setosa</i> Kaulf.	0	0	0	2	0	0

<i>Alsophila sternbergii</i> (Sternb.) D.S.Conant *	17	0	0	0	0	0
<i>Cyathea abbreviata</i> I.Fern.	57	0	0	0	0	0
<i>Cyathea atrovirens</i> (Langsd. & Fisch.) Domin	0	0	0	0	3.09	2.9
<i>Cyathea corcovadensis</i> (Raddi) Domin	153	117	0	0	0	0
<i>Cyathea microdonta</i> (Desv.) Domin	57	69	0	0	0	0
<i>Cyathea phalerata</i> Mart. *	79	56	0	0	0	0
<i>Cyathea praecincta</i> (Kunze) Domin *	42	0	0	0	0	0
<i>Cyathea pungens</i> (Willd.) Domin *	7	1	0	0	0	0
Dennstaedtiaceae						
<i>Dennstaedtia dissecta</i> T.Moore *	0	0	2	0	0	0
<i>Dennstaedtia globulifera</i> (Poir.) Hieron.	0	0	2	1	129.6	0.18
<i>Histiopteris incisa</i> (Thunb.) J.Sm.	0	0	0	0	5	0
<i>Hypolepis repens</i> (L.) C.Presl	4	5	0	0	0	0
<i>Pteridium esculentum</i> subsp. <i>arachnoideum</i> (Kaulf.) Thomson	0	64	0	0	0	0
Dicksoniaceae						
<i>Dicksonia sellowiana</i> Hook.	0	0	257	22	464.7	125.3
Didymochlaenaceae						
<i>Didymochlaena truncatula</i> (Sw.) J.Sm. *	7	0	0	0	0	0
Dryopteridaceae						
<i>Ctenitis distans</i> (Brack.) Ching	182	104	0	0	0	0
<i>Ctenitis falciculata</i> (Raddi) Ching *	19	0	0	0	0	0
<i>Ctenitis paranaensis</i> (C.Chr.) Lellinger *	6	0	0	0	0	0
<i>Ctenitis submarginalis</i> (Langsd. & Fisch.) Ching	0	0	33.5	15.5	0	0
<i>Cyclodium heterodon</i> (Schrad.) T.Moore	662	756	0	0	0	0
<i>Cyclodium meniscioides</i> (Willd.) C.Presl *	270	21	0	0	0	0
<i>Elaphoglossum consobrinum</i> (Kunze) T.Moore *	1	0	0	0	0	0
<i>Elaphoglossum iguapense</i> Brade *	5	0	0	0	0	0
<i>Elaphoglossum glabellum</i> J.Sm.	0	7	0	0	0	0
<i>Elaphoglossum macrophyllum</i> (Mett. ex Kuhn) Christ	2	4	0	0	0	0
<i>Elaphoglossum pteropus</i> C.Chr.	29	2	0	0	0	0
<i>Elaphoglossum sellowianum</i> (Klotzsch ex Kuhn) T. Moore	0	0	2	0	0.4	0.1
<i>Lastreopsis amplissima</i> (C.Presl) Tindale	49	0	6	0	1137	1124.4
<i>Megalastrum eugenii</i> (Brade) A.R.Sm. & R.C.Moran	7	12	0	0	0	0
<i>Megalastrum oreocharis</i> (Sehnem) Salino & Ponce	0	0	81.5	17	0	0
<i>Mickelia guianensis</i> (Aubl.) R.C.Moran, Labiak & Sundue	669	2201	0	0	0	0
<i>Mickelia scandens</i> (Raddi) R.C.Moran, Labiak & Sundue	61	67	0	0	0	0
<i>Olfersia cervina</i> (L.) Kunze *	2	0	0	0	0	0

<i>Polybotrya cylindrica</i> Kaulf.	409	110	0	0	0	0
<i>Polybotrya osmundacea</i> Willd.	93	12	0	0	0	0
<i>Polystichum platylepis</i> Fée	0	0	7	105	2.1	3.6
<i>Rumohra adiantiformis</i> (G.Forst.) Ching	0	0	1	0	7.6	23.5
Hemidictyaceae						
<i>Hemidictyum marginatum</i> (L.) C.Presl *	15	0	0	0	0	0
Hymenophyllaceae						
<i>Crepidomanes pyxidiferum</i> (L.) Dubuisson & Ebihara *	0	0	0	0	1.1	0
<i>Didymoglossum krausii</i> (Hook. & Grev.) C. Presl	53	17	0	0	0	0
<i>Didymoglossum ovale</i> E.Fourn. *	0	0	0	0	0.09	0
<i>Hymenophyllum caudiculatum</i> Mart.	0	0	2	1	0	0
<i>Hymenophyllum hirsutum</i> (L.) Sw.	0	7	0	0	0	0
<i>Polyphlebium angustatum</i> (Carmich.) Ebihara & Dubuisson	0	0	0	0	0.7	0.09
<i>Trichomanes crispum</i> L. *	2	0	0	0	0	0
<i>Trichomanes elegans</i> Rich.	16	47	0	0	0	0
<i>Trichomanes pedicellatum</i> Desv.	3	10	0	0	0	0
<i>Trichomanes pinnatum</i> Hedw.	44	91	0	0	0	0
<i>Trichomanes polypodioides</i> L.	9	8	0	0	0	0
Lindsaeaceae						
<i>Lindsaea botrychioides</i> A.St.-Hil.	0	0	0	6.5	0	0
<i>Lindsaea falcata</i> Dryand.	32	17	0	0	0	0
<i>Lindsaea guianensis</i> (Aubl.) Dryand. *	1	0	0	0	0	0
<i>Lindsaea lancea</i> (L.) Bedd.	95	74	0	0	0	0
<i>Lindsaea macrophylla</i> Kaulf. *	11	14	0	0	0	0
Lomariopsidaceae						
<i>Lomariopsis marginata</i> (Schrad.) Kuhn	229	320	0	0	0	0
Lygodiaceae						
<i>Lygodium venustum</i> Sw.	5	10	0	0	0	0
<i>Lygodium volubile</i> Sw.	98	148	0	0	0	0
Marattiaceae						
<i>Danaea geniculata</i> Raddi	129	10	0	0	0	0
<i>Danaea nodosa</i> (L.) Sm.	76	16	0	0	0	0
<i>Eupodium kaulfussii</i> (J.Sm.) J.Sm. *	0	0	6	0	0	0
Metaxyaceae						
<i>Metaxya rostrata</i> (Kunth) C.Presl	4	0	0	0	0	0
Nephrolepidaceae						
<i>Nephrolepis pectinata</i> (Willd.) Schott	17	183	0	0	0	0
<i>Nephrolepis rivularis</i> (Vahl) Mett. ex Krug	21	0	0	0	0	0
Ophioglossaceae						
<i>Botrypus virginianus</i> (L.) Michx. *	0	0	0	0	0.09	0
Osmundaceae						
<i>Osmunda regalis</i> L.	0	0	0	0	13	0

Polypodiaceae

<i>Campyloneurum aphanophlebium</i> (Kunze) T.Moore	0	0	1	0	0	0
<i>Campyloneurum nitidum</i> (Kaulf.) C.Presl	0	0	10	0	0	0.3
<i>Campyloneurum phyllitidis</i> (L.) C.Presl	178	95	0	0	0	0
<i>Campyloneurum repens</i> (Aubl.) C.Presl *	2	0	0	0	0	0
<i>Cochlidium linearifolium</i> (Desv.) Maxon ex C.Chr.	0	2	0	0	0	0
<i>Cochlidium serrulatum</i> (Sw.) L.E.Bishop	0	4	0	0	0	0
<i>Microgramma geminata</i> (Schrad.) R.M.Tryon & A.F.Tryon	3	5	0	0	0	0
<i>Microgramma lycopodioides</i> (L.) Copel.	3	21	0	0	0	0
<i>Microgramma squamulosa</i> (Kaulf.) de la Sota	30	28	0	0	0.18	0
<i>Microgramma vacciniifolia</i> (Langsd. & Fisch.) Copel.	52	44	0	0	0	0
<i>Niphidium crassifolium</i> (L.) Lellinger	16	3	0	0	0	0
<i>Pecluma pectinatiformis</i> (Lindm.) M.G.Price	171	5	0	0	0.09	0
<i>Pecluma pilosa</i> (A.M.Evans) M.Kessler & A.R.Sm.	81	32	0	0	0	0
<i>Pecluma plumula</i> (Willd.) M.G.Price	0	3	0	0	0	0
<i>Pecluma robusta</i> (Fée) M.Kessler & A.R.Sm. *	1	0	0	0	0	0
<i>Pecluma recurvata</i> (Kaulf.) M.G.Price	0	0	0	0	1.09	0.59
<i>Pecluma sicca</i> (Lindm.) M.G.Price	0	0	2	2	0.09	0.09
<i>Phlebodium pseudoaureum</i> (Cav.) Lellinger	44	28	0	0	0	0
<i>Pleopeltis astrolepis</i> (Liebm.) E.Fourn.	19	61	0	0	0	0
<i>Pleopeltis desvauxii</i> (Klotzsch) Salino *	64	1	0	0	0	0
<i>Pleopeltis furcata</i> (L.) A.R.Sm.	0	2	0	0	0	0
<i>Pleopeltis hirsutissima</i> (Raddi) de la Sota	3	0	0	0	0.1	0.1
<i>Pleopeltis pleopeltidis</i> (Fée) de la Sota *	0	0	0	0	0.09	0
<i>Pleopeltis polypodioides</i> (L.) Andrews & Windham	0	1	0	0	0	0
<i>Serpocaulon catharinae</i> (Langsd. & Fisch.) A.R.Sm.	9	0	0	0	0.3	0.1
<i>Serpocaulon latipes</i> (Langsd. & Fisch.) A.R.Sm.	0	1	0	0	0	0
<i>Serpocaulon menisciifolium</i> (Langsd. & Fisch.) A.R.Sm.	26	3	0	0	0	0
<i>Serpocaulon triseriale</i> (Sw.) A.R.Sm.	0	2	0	0	0	0
<i>Serpocaulon xpubescens</i> (Rosenst.) Schwartzb. & A.R. Sm.	22	0	0	0	0	0

Pteridaceae

<i>Acrostichum danaeifolium</i> Langsd. & Fisch.	0	6	0	0	0	0
<i>Adiantopsis radiata</i> (L.) Fée	22	22	0	0	0	0
<i>Adiantum dolosum</i> Kunze	3	24	0	0	0	0
<i>Adiantum glaucescens</i> Klotzsch *	12	0	0	0	0	0
<i>Adiantum latifolium</i> Lam.	7	24	0	0	0	0

<i>Adiantum lucidum</i> (Cav.) Sw.	77	12	0	0	0	0
<i>Adiantum obliquum</i> Willd.	26	21	0	0	0	0
<i>Adiantum pectinatum</i> Kunze ex Baker	7	9	0	0	0	0
<i>Adiantum petiolatum</i> Desv.	2	21	0	0	0	0
<i>Adiantum pulverulentum</i> L.	4	0	0	0	0	0
<i>Adiantum raddianum</i> C.Presl	0	7	2	0	0	0
<i>Adiantum terminatum</i> Kunze ex Miq.	37	48	0	0	0	0
<i>Adiantum tetraphyllum</i> Willd.	50	10	0	0	0	0
<i>Doryopteris pentagona</i> Pic.Serm.	77	0	0	0	0	0
<i>Doryopteris sagittifolia</i> (Raddi) J.Sm. *	57	0	0	0	0	0
<i>Hemionitis palmata</i> L.	5	137	0	0	0	0
<i>Pityrogramma calomelanos</i> (L.) Link	10	29	0	0	0	0
<i>Polytaenium citrifolium</i> (L.) Schuettp.	21	0	0	0	0	0
<i>Polytaenium lineatum</i> (Sw.) Kaulf. *	11	0	0	0	0	0
<i>Pteris deflexa</i> Link	0	0	32.5	24.5	0	0
<i>Pteris propinqua</i> J.Agardh *	19	0	0	0	0	0
<i>Pteris splendens</i> Kaulf. *	6	4	0	0	0	0
<i>Vittaria graminifolia</i> Kaulf. *	16	0	0	0	0	0
<i>Vittaria lineata</i> (L.) Sm. *	36	0	0	0	0.09	0
Saccolomataceae						
<i>Saccoloma elegans</i> Kaulf. *	21	0	0	0	0	0
Schizaeaceae						
<i>Schizaea elegans</i> (Vahl) Sw.	4	4	0	0	0	0
<i>Schizaea fluminensis</i> Miers ex J.W.Sturm *	7	0	0	0	0	0
Tectariaceae						
<i>Tectaria incisa</i> Cav.	71	137	0	0	0	0
<i>Triplophyllum dicksonioides</i> (Fée) Holttum	137	12	0	0	0	0
<i>Triplophyllum funestum</i> (Kunze) Holttum	180	75	0	0	0	0
Thelypteridaceae						
<i>Amauropelta decurtata</i> (Link) Salino & T.E.Almeida	0	0	1	0	0	0
<i>Amauropelta recumbens</i> (Rosenst.) Salino & T.E.Almeida	0	0	3	2	8.29	3.79
<i>Amauropelta retusa</i> (Sw.) Pic.Serm.	0	0	0	0	9.8	0.19
<i>Amauropelta stierii</i> (Rosenst.) Salino & T.E.Almeida *	0	0	0	0	1.6	0
<i>Christella conspersa</i> (Schrad.) Á.Löve & D.Löve	0	1	0	0	0	0
<i>Christella dentata</i> (Forssk.) Brownsey & Jermy	1	0	0	0	0	0
<i>Christella hispidula</i> (Decne.) Holttum	0	89	0	0	0	0
<i>Christella patens</i> (Sw.) Pic.Serm.	0	12	0	0	0	0
<i>Cyclosorus interruptus</i> (Willd.) H. Ito	0	15	0	0	0	0
<i>Goniopteris abrupta</i> (Desv.) A.R.Sm. *	59	12	0	0	0	0
<i>Goniopteris biolleyi</i> (Christ) Pic.Serm. *	3	0	0	0	0	0

<i>Goniopteris jamesonii</i> (Hook.) Salino & T.E.Almeida *	40	0	0	0	0	0
<i>Goniopteris riograndensis</i> (Lindm.) Ching	0	0	8.5	0	0	0
<i>Goniopteris scabra</i> (C.Presl) Brade *	0	0	8.5	0	0	0
<i>Macrothelypteris torresiana</i> (Gaudich.) Ching	0	0	0	0	0	8.9
<i>Meniscium angustifolium</i> Willd.	30	5	0	0	0	0
<i>Meniscium longifolium</i> Desv.	2	0	0	0	0	0
<i>Meniscium macrophyllum</i> Kunze	55	11	0	0	0	0
<i>Meniscium serratum</i> Cav.	0	45	0	0	0	0
<i>Steiropteris polypodioides</i> (Raddi) Salino & T.E. Almeida	17	5	0	0	0	0
Número de espécies (Total:170)	109	89	28	17	32	25

Os dois primeiros eixos da PCA explicaram 41,5% da variância e denotaram a alta sobreposição entre samambaias de interior e borda florestal em relação aos traços funcionais mensurados (Figura 2). O primeiro eixo foi explicado principalmente por textura foliar papirácea e cartácea, presença de tricomas e forma de vida epífita, enquanto presença de indúcio/sinângio, forma de vida hemiepífita, dimorfismo foliar e presença de escamas foram os traços que mais explicaram o segundo eixo (Figura 2). As características que mais contribuíram significativamente para a distribuição funcional dos ambientes foram presença de tricomas ($r^2 = 0.818$, $p < 0,001$), textura cartácea ($r^2 = 0.787$, $p < 0,001$) e presença de escamas ($r^2 = 0.761$, $p < 0,001$) com maiores valores de CWM no interior da floresta e papirácea ($r^2 = 0.742$, $p < 0,001$) e forma de crescimento ereto ($r^2 = 0.685$, $p < 0,001$) com valores maiores na borda (Tabela S3).

O fragmento florestal A13 apresentou os maiores valores de espécies especialistas (SE) (12), RaoT (0.905) e um dos menores índice de forma (7.388). A12 o maior valor de RaoF (0.470) e A8 possui a maior área florestal (27066.367 ha), área núcleo (2382,57 ha) e uma das maiores riquezas de SE (8) (Tabela 2).

O interior da floresta apresentou maior média de riqueza funcional e taxonômica (0.383 ± 0.086 ; 0.773 ± 0.174 , respectivamente) em relação à borda (0.327 ± 0.086 ; 0.675 ± 0.161 , respectivamente). RaoF e RaoT obtiveram valores máximos de 0.461 e 0.911 no interior e 0.424 e 0.809 na borda da floresta, respectivamente. No entanto, não observamos diferenças significativas em RaoT e RaoF entre os dois ambientes (Figura 3a, b). RaoF foi positivamente correlacionado com RaoT e esta relação não variou de acordo com a borda e interior florestal (Tabela 3, Figura 3c). A composição florística também não apresentou diferenças significativas entre os dois ambientes, mas diferiu entre as áreas amostradas (PERMANOVA: Pseudo- $F_{1-29} = 1.0118$; $p = 0,002$, $R^2 = 0.11363$; Figura 4). Porém, algumas espécies contribuíram significativamente para a distribuição entre os tipos de ambientes (Tabela S4), como

Amauropelta recumbens, *Dicksonia sellowiana*, *Deparia petersenii*, que foram associadas com o interior da floresta e *Blechnum occidentale*, *Polybotrya cylindrica* e *Asplenium formosum* que foram associadas à borda da floresta (Figura 4).

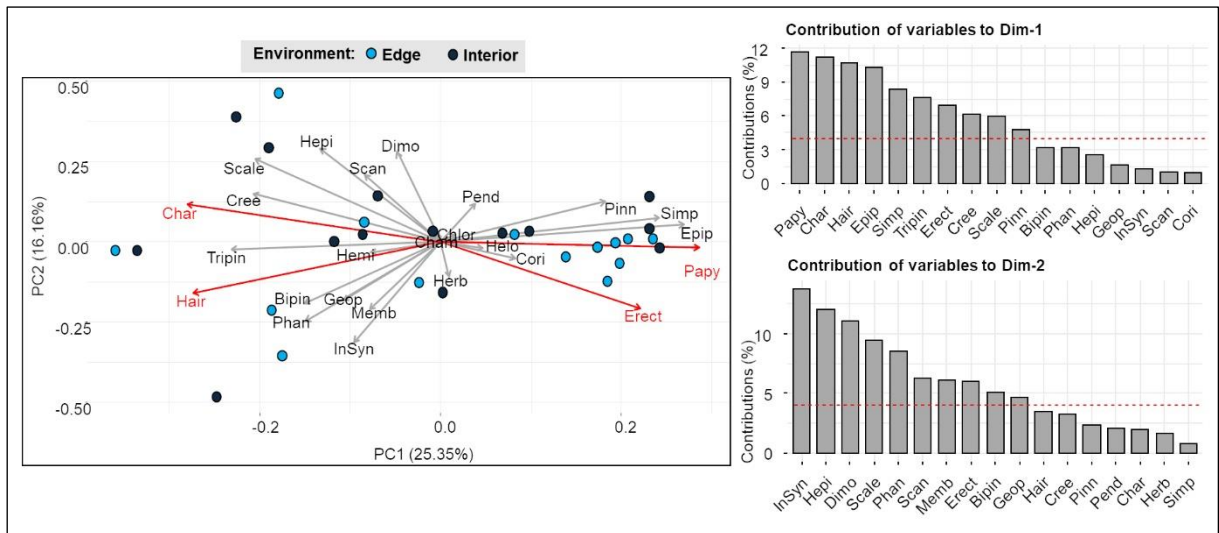


Figura 2. Análise de coordenadas principais (PCA) mostrando a distribuição dos traços funcionais das espécies de samambaias registradas nos fragmentos de Floresta Atlântica. Hemicriptófita (Hemi), caméfito (Cham), fanerófita (Phan), geófita (Geop), epífita (Epip), hemiepífita (Hepi), helófita (Helo), pendente (Pend), reptante (Cree), escandente (Scan), ereto (Erect), tricomas (Hair), escamas (Scale), dimórfica (Dimo), simples (Simp), pinada (Pinn), bipinada (Bipin), tripinada(+) (Tripin), papirácea (Papy), cartácea (Char), coriácea (Cori), herbácea (Herb), membranácea (Memb), indúcio/sinângio (InSyn) e clorofilado (Chlor).

Tabela 2. Resultados das variáveis respostas e métricas de paisagem por fragmento florestal de Floresta Atlântica. Índice de diversidade funcional (RaoF), índice de diversidade taxonômica (RaoT), espécies florestais especialistas (SE), área do fragmento (AREA – ha), índice de forma (SHAPE), área central (CORE – m²) e índice de proximidade (PROX).

Fragmento	SE	RaoF	RaoT	AREA	SHAPE	CORE	PROX
A5	5	0.314	0.725	1601.550	13.206	884.970	667.586
A1	2	0.345	0.772	4239.990	20.182	2491.020	3784.944
A2	3	0.404	0.815	5075.100	23.646	2771.280	5577.601
A3	8	0.452	0.905	2016.090	9.880	1388.520	254.190
A6	3	0.400	0.874	1448.550	12.063	838.170	3119.975
A4	2	0.457	0.890	4357.350	8.395	3514.410	248.708
A7	1	0.408	0.849	81.900	8.426	12.060	54.466
A8	8	0.357	0.769	27066.366	13.905	23822.569	226.024
A9	4	0.444	0.791	8820.660	19.946	6375.201	581.388
A10b	7	0.266	0.486	7376.583	10.339	6048.250	1300.286
A10a	2	0.136	0.260	19255.788	21.763	15156.754	513.662
A11	3	0.419	0.856	888.202	6.685	626.982	136.983
A13	12	0.433	0.905	1482.866	7.388	1089.339	313.025
A12	5	0.470	0.856	3534.862	16.746	2168.769	3835.821

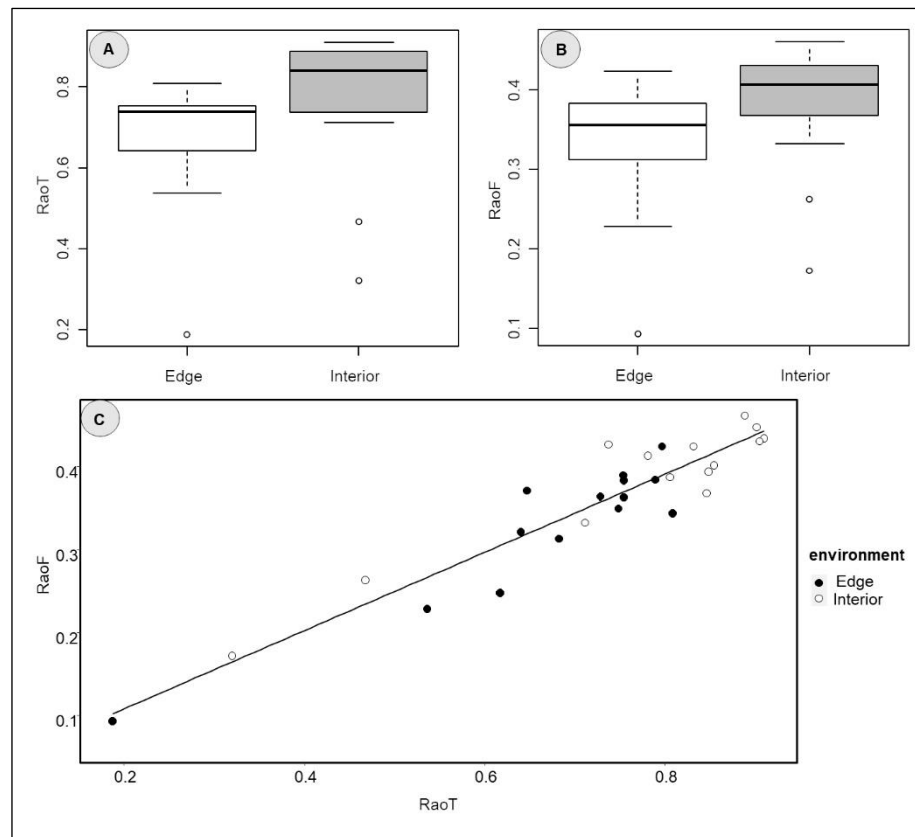


Figura 3. A e B – Valores médios do Índice de Diversidade Funcional (RaoF) e do Índice de Diversidade Taxonômica (RaoT) no interior e na borda dos fragmentos de Floresta Atlântica. C - Modelo de regressão relacionando RaoF e RaoT.

Os ambientes de interior e borda dos fragmentos influenciaram tanto a diversidade funcional quanto a diversidade taxonômica (Tabela 3), mas o modelo que inclui a diversidade funcional apresentou maior poder explicativo (Tabela 4). Embora RaoT tenha sido a única variável diferente do modelo nulo, as características da mancha não influenciaram significativamente a distribuição das espécies de samambaias nas áreas amostradas (Tabela 3).

Tabela 3. Resultados dos modelos lineares generalizados (GLMs) para o índice de diversidade funcional (RaoF), índice de diversidade taxonômica (RaoT) e espécies florestais especialistas (SE) de samambaias em relação aos ambientes de borda/interior e métricas de paisagem dos fragmentos de Floresta Atlântica. Análise de covariância (ANCOVA) entre RaoF, RaoT e borda/interior. * = não difere do modelo nulo. Valores significativos em negrito.

	AIC	β	SE	p-value	Intervalo de confiança	
					baixo	alto
AMBIENTE BORDA / INTERIOR						
ANCOVA						
RaoT		0.4996	0.0520	0.0000	0.3924	0.6069

Nulo	-5.092	0.76800	0.04850	7.07E-10	0.6729	0.8630
AREA	-9.706	-0.00040	0.00019	0.06397	-0.0008	0.0000
SHAPE		0.03794	0.02865	0.21810	-0.0182	0.0941
CORE		0.00043	0.00021	0.06735	0.0000	0.0008
PROX		0.00000	0.00004	0.92638	-0.0001	0.0001

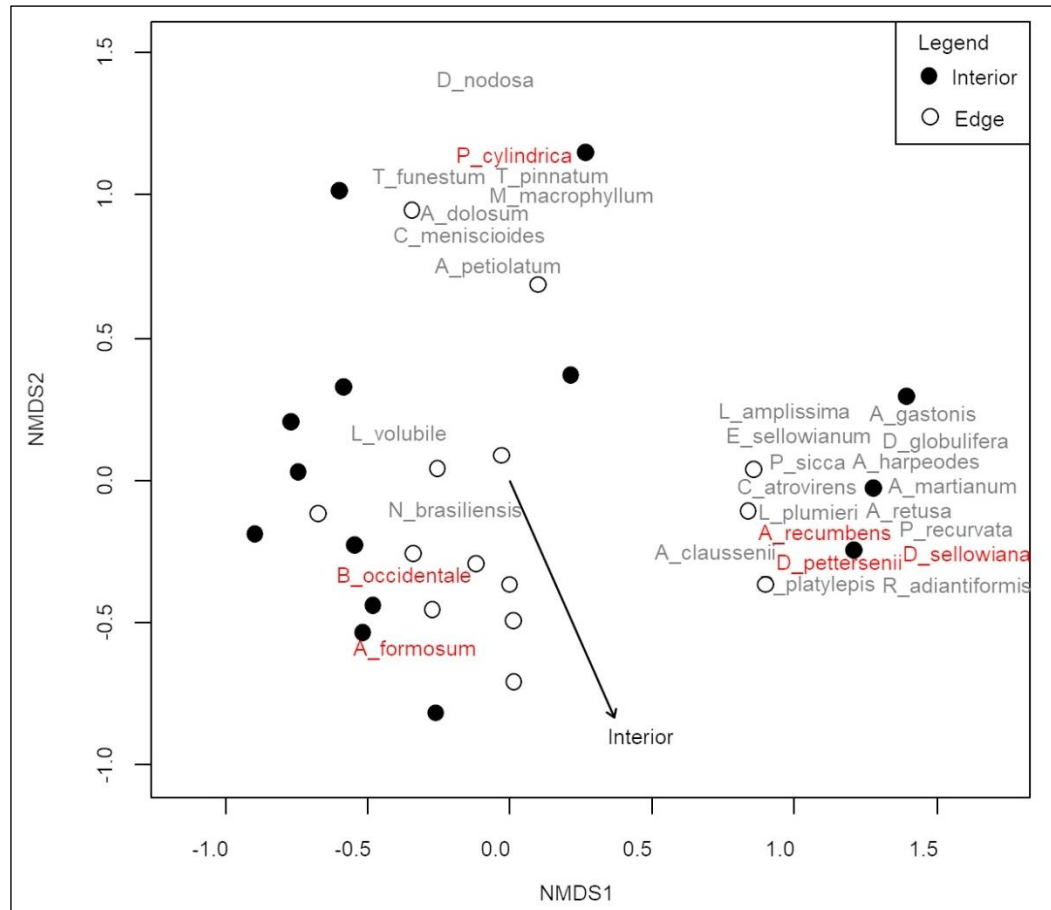


Figura 4. Escala multidimensional não métrica (NMDS) com espécies de samambaias indicadoras do interior e borda dos fragmentos de Floresta Atlântica. Apenas espécies $p < 0,01$ adicionadas.

Tabela 4. Valores de AICc e dAIC dos modelos lineares generalizados (GLMs) gerados.

Variáveis	AICc	dAIC	R ² .adj
Ambiente borda / interior			
RaoF (environment + Site)	-44.9	0.0	0.81313
RaoT (environment + Site)	-5.3	40.1	0.80719
Características das manchas			
RaoT	2.3	0.0	0.41328

Discussão

O interior dos fragmentos apresentou maior riqueza de espécies e maior número de espécies exclusivas. As samambaias estão intimamente relacionadas a ambientes úmidos e apresentam baixas taxas de evaporação sendo, portanto, muitas vezes limitadas pela disponibilidade de água e umidade do ar (Page 2002). Essas características, juntamente com o sombreamento do dossel, fornecem um habitat favorável para o seu crescimento (Xavier e Barros 2005). Tais características são encontradas no interior da floresta e justificam a maior riqueza encontrada neste ambiente no presente estudo.

A distribuição dos traços no espaço funcional apresentou alta sobreposição entre os ambientes (interior e borda). Qualquer biota nativa pode ser vulnerável ao efeito de “substituição vencedor-perdedor” e homogeneização biótica em resposta a distúrbios antropogênicos (Tabarelli et al. 2012). Desta forma, áreas com alto efeito de borda pode ser dominadas por espécies nativas tolerantes a distúrbios (Laurance et al. 2006), causando uma homogeneização biótica (Lôbo et al. 2011) e funcional (Santos et al. 2008).

A seleção dos traços folha papirácea e rizoma ereto (borda) e presença de tricomas, folha cartácea e presença de escamas (interior) como as características que mais explicam a distribuição no espaço funcional, mostra que o interior dos fragmentos de Floresta Atlântica analisados estão sendo afetados pelo efeito de borda, uma vez que essas características refletem adaptações a condições adversas (como estresse hídrico e alta evapotranspiração) (Page 2002; Kluge e Kessler 2007; Pérez-Harguindeguy et al. 2013), condições acentuadas em um ambiente de borda de floresta.

O rizoma ereto produz uma roseta compacta de frondes que serve como um coletor e funil de serapilheira e umidade, transformando-a em um reservatório de nutrientes para a planta (Sharpe e Mehlreter 2010), enquanto texturas laminares mais rígidas, como papirácea e cartácea e a presença de escamas e tricomas laminares são consideradas estratégias de proteção contra a perda de água em ambientes com condições climáticas severas (Kluge e Kessler 2007).

Os índices de riqueza funcional e taxonômica apresentaram maiores médias no interior da floresta, porém não apresentaram diferenças significativas. Este resultado corrobora com os achados em florestas tropicais no México, onde não houve relação consistente entre a diversidade funcional de samambaias com a perturbação do habitat (Carvajal-Hernández et al. 2018). No entanto, reduções na diversidade funcional em gradientes de perturbação já foram observadas para samambaias epífitas no sul do Brasil (Rocha-Uriarte et al. 2016) e samambaias no sul da China (Dai et al. 2020).

A ausência de distinção entre riqueza funcional e taxonômica sugere que ambos os índices estão associados na comunidade de samambaias. A diversidade funcional é, pelo menos em parte, relacionada com padrões de diversidade de espécies (Pavoine e Bonsall 2011) e esta evidência também foi comprovada por Li et al (2018), onde as comunidades eram mais diversificadas funcionalmente em comunidades ricas em espécies do que em comunidades pobres em espécies.

Com a criação da borda dos fragmentos, grupos de espécies tolerantes à sombra estão em desvantagem e são gradualmente substituídos por espécies tolerantes à luz, de modo que o efeito de borda, embora limite à distribuição de espécies sensíveis, também pode favorecer o desenvolvimento de espécies mais resistentes (Laurance et al., 2006; Tabarelli et al. 2008). No presente estudo, as espécies selecionadas para o interior dos fragmentos também são encontradas em ambientes impactados (Fernandes 2000; Mallman et al. 2018; Silva et al. 2018a), o que demonstra que pode haver uma substituição de espécies sensíveis por espécies mais resistentes.

A Floresta Atlântica é considerada um *hotspots* devido a sua grande biodiversidade e alto grau de endemismo (Myers et al. 2000), porém é altamente fragmentada (Haddad et al. 2015) e este processo leva a efeitos negativos causados principalmente pela redução das manchas, maior isolamento e efeito de borda (Farig 2003). Essa influência foi observada no presente estudo, principalmente com o efeito de borda, que é considerado um dos processos mais nocivos à biodiversidade tropical (Gascon et al. 2000). Parra-Sanchez e Banks-Leite (2020) também encontraram um alto impacto do efeito de borda em direção ao interior florestal (>500 m), causando alterações na comunidade de epífitos vasculares e na estrutura da floresta, tornando-a mais homogênea.

As características individuais de cada área foram decisivas para a diferenciação do efeito de borda, porém os atributos avaliados para cada mancha não influenciaram nas samambaias. Isso demonstra que outros fatores, como tipo de matriz (Silva et al. 2018a), tipos de substrato, condições edáficas (Tuomisto e Poulsen 1996, Tuomisto et al. 2002), topografia (Bernabe et al. 1999), estrutura da floresta (por exemplo, estágios sucessionais e estrutura vertical) (Arens e Baracaldo 1998) e disponibilidade de água (Costa et al. 2018) podem estar influenciando a distribuição das espécies.

Fatores como quantidade e qualidade do habitat e isolamentos dos fragmentos são importantes na manutenção das populações e metapopulações, pois influenciam nas taxas de sobrevivência dos indivíduos e na colonização entre populações (Hylander e Ehrlén, 2013). No

entanto, as espécies podem ter diferentes tempos de resposta à perturbação do habitat, causando um atraso nessa resposta e não sendo diretamente influenciadas pelas características da paisagem atual (Lindenmayer e Fischer 2006; Lindborg e Eriksson 2004).

Conclusão

O efeito de borda é o principal responsável pelos efeitos deletérios encontrados na diversidade taxonômica e funcional da comunidade de samambaias em fragmentos de Floresta Atlântica, além de selecionar espécies vencedoras de ambientes impactados, corroborando a hipótese inicial de efeito de borda nestes dois componentes da diversidade de samambaias. A hipótese de que o tamanho, o isolamento e a forma dos fragmentos influenciariam a comunidade de samambaias não foi confirmada.

Foi possível observar a ação do filtro ambiental selecionando características como rizoma ereto e papirácea na borda da floresta, corroborando com a hipótese da seleção de características mais resistentes relacionadas ao déficit hídrico.

O presente estudo fornece uma síntese das respostas taxonômicas e funcionais ao efeito da fragmentação para a Floresta Atlântica, demonstrando que as samambaias podem ter suas funções ecossistêmicas limitadas neste ambiente, que permanece ameaçado e que perdeu grande parte da sua cobertura original (Ribeiro et al. 2009; Rezende et al. 2018). Estudos futuros que abordem outros fatores como composição e configuração da paisagem, dados filogenéticos e em diferentes escalas, devem trazer mais respostas, esclarecendo lacunas sobre a diversidade funcional das samambaias e a constituição da comunidade na Floresta Atlântica.

Agradecimentos. Os autores agradecem à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) por conceder a bolsa de pesquisa (Cod. 001). Aos administradores e guias de campo pela autorização e apoio nas coletas de campo (PNM Mata da Chuva, Mata do Estado, RPPN Pedra D'Anta, REBIO Pedra Talhada, PNM Professor João Vasconcelos Sobrinho, RPPN Serra do Contento e Mata Vertentes). A Mayara Magna e Wanessa Vieira pela ajuda em campo.

Referências

Arens NC, Baracaldo PS (1998) Distribution of tree ferns (Cyatheaceae) across the successional mosaic in an Andean cloud forest, Narino, Colombia. *American Fern Journal* 60-71

- Bello F, Lavorel S, Díaz S et al (2010) Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity and Conservation* 19(10):2873-2893. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9850-9>
- Bernabe N, Williams-Linera G, Palacios-Rios M (1999) Tree Ferns in the Interior and at the Edge of a Mexican Cloud Forest Remnant: Spore Germination and Sporophyte Survival and Establishment 1. *Biotropica* 31(1):83-88. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.1999.tb00118.x>
- Carvajal-Hernández CI, Gómez-Díaz JA, Kessle M, Krömer T (2018) Influence of elevation and habitat disturbance on the functional diversity of ferns and lycophytes. *Plant Ecology & Diversity* 11(3):335-347. <https://doi.org/10.1080/17550874.2018.1484526>
- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E et al (2003) A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian journal of Botany* 51(4):335-380.
- Costa LEN, Farias RP, Santiago ACP, Silva IAA, Barros ICL (2018) Abiotic factors drives floristic variations of fern's metacommunity in an Atlantic Forest remnant. *Braz J Biol* 78(4):736-741. <https://doi.org/10.1590/1519-6984.175633>
- Creese C, Lee A, Sack L (2011) Drivers of morphological diversity and distribution in the Hawaiian fern flora: trait associations with size, growth form, and environment. *American Journal of Botany* 98(6):956-966. <https://doi.org/10.3732/ajb.1000237>
- Dai X, Chen C, Li Z, Wang X (2020) Taxonomic, Phylogenetic, and Functional Diversity of Ferns at Three Differently Disturbed Sites in Longnan County, China. *Diversity* 12(4):135. <https://doi.org/10.3390/d12040135>
- Fahrig L (2003) Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 34(1):487-515. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419>
- Fernandes I (2000) Taxonomia dos representantes de Dicksoniaceae no Brasil. *Pesquisas Botânica* 50(1).
- Gascon C, Williamson GB, Fonseca GA (2000) Receding forest edges and vanishing reserves. *Science* 288(5470):1356-1358.

- Gross A, Silva AC, Cruz AP et al (2018) Fragmentation as a key driver of tree community dynamics in mixed subtropical evergreen forests in Southern Brazil. *Forest Ecology and Management* 411:20-26. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.01.013>
- Haddad NM, Brudvig LA, Clobert J et al (2015) Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Sci. Adv.* 1:e1500052.
- Hargreaves A (2019) Lasting signature of forest fragmentation. *Science* 366(6470):1196-1197
- Hunter Jr, M L, Gibbs JP (2007). *Fundamentals of conservation biology*. John Wiley & Sons.
- Hylander K, Ehrlén J (2013) The mechanisms causing extinction debts. *Trends in ecology & evolution* 28(6): 341-346. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.01.010>
- Isbell F, Calcagno V, Hector A et al (2011) High plant diversity is needed to maintain ecosystem services. *Nature*, 477:199-202. <https://doi.org/10.1038/nature10282>
- Keddy PA (1992) Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of vegetation science* 3:157-164. <https://doi.org/10.2307/3235676>
- Kluge J, Kessler M (2007) Morphological characteristics of fern assemblages along an elevational gradient: patterns and causes. *Ecotropica* 13:27-43
- Kluge, J, Kessler, M (2011) Phylogenetic diversity, trait diversity and niches: species assembly of ferns along a tropical elevational gradient. *J Biogeogr* 38(2):394-405. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02433.x>
- Kraft NJ, Valencia R, Ackerly DD (2008) Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian Forest. *Science* 322(5901):580-582
- Laurance WF, Nascimento HEM, Laurance SG et al (2006) Rain Forest fragmentation and the proliferation of successional trees. *Ecology* 87:469–482. <https://doi.org/10.1890/05-0064>
- Lavorel S, Díaz S, Cornelissen JHC et al (2007). Plant functional types: are we getting any closer to the Holy Grail? In: Canadell JG, Pataki DE, Pitelka LF (ed) *Terrestrial ecosystems in a changing world*. Springer, Berlin, pp 149-164
- Lavorel S, Grigulis K, McIntyre S et al (2008). Assessing functional diversity in the field—methodology matters! *Functional Ecology* 22(1):134-147. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01339.x>

- Li Y, Shipley B, Price JN et al (2018) Habitat filtering determines the functional niche occupancy of plant communities worldwide. *Journal of Ecology* 106(3):1001-1009. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12802>
- Lindenmayer DB, Fischer J (2006) *Habitat fragmentation and landscape change: an ecological and conservation synthesis*. Island Press.
- Lindborg R, Eriksson O (2004) Historical landscape connectivity affects present plant species diversity. *Ecology* 85(7): 1840-1845. <http://www.jstor.org/stable/3450357>
- Lôbo D, Leão T, Melo FP et al (2011) Forest fragmentation drives Atlantic Forest of northeastern Brazil to biotic homogenization. *Diversity and Distributions* 17(2):287-296. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00739.x>
- Magnago LFS, Rocha MF, Meyer L et al (2015) Microclimatic conditions at forest edges have significant impacts on vegetation structure in large Atlantic Forest fragments. *Biodiversity and Conservation* 24(9):2305-2318. <https://doi.org/10.1007/s10531-015-0961-1>
- Mallmann IT, Silva VLD, Schmitt JL (2018) Inventory of ferns and lycophytes within forest fragments of *Araucaria* in southern Brazil. *Biota Neotropica* 18(4). <http://dx.doi.org/10.1590/1676-0611-bn-2017-0348>
- Mason NW, de Bell F, Mouillot D, et al (2013) A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological gradients. *Journal of Vegetation Science* 24(5):794-806. <https://doi.org/10.1111/jvs.12013>
- McGill BJ, Enquist BJ, Weiher E, Westoby M (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends Ecol Evol* 21:178–185. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.002>
- Mouchet MA, Villéger S, Mason NW, Mouillot D (2010) Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology* 24(4):867-876. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01695.x>
- Mueller-Dombois D, Ellenberg H (1974) *Aims and methods of vegetation ecology*. Wiley.
- Murcia C (1995) Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *TREE* 10(2):58-62

- Murakami K, Maenaka H, Morimoto Y (2005) Factors influencing species diversity of ferns and fern allies in fragmented forest patches in the Kyoto city area. *Landscape and Urban Planning* 70(3-4): 221-229. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2003.10.019>
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG et al (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853-858. <https://doi.org/10.1038/35002501>
- Oliveira MA, Grillo AS, Tabarelli M (2004) Forest edge in the Brazilian Atlantic Forest: drastic changes in tree species assemblages. *Oryx* 38(4):389-394. <https://doi.org/10.1017/S0030605304000754>
- Paciencia MLB, Prado J (2004) Efeitos de borda sobre a comunidade de pteridófitas na Mata Atlântica da região de Una, sul da Bahia, Brasil. *Braz J Bot* 27(4):641-653. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042004000400005>
- Paciencia MLB, Prado J (2005) Effects of forest fragmentation on pteridophyte diversity in a tropical rain forest in Brazil. *Plant Ecol* 180:87-104. <https://doi.org/10.1007/s11258-005-3025-x>
- Page CN (2002) Ecological strategies in fern evolution: a neopteridological overview. *Rev Palaeobot Palynol* 119(1-2):1-33. [https://doi.org/10.1016/S0034-6667\(01\)00127-0](https://doi.org/10.1016/S0034-6667(01)00127-0)
- Parra-Sanchez E, Banks-Leite C (2020) The magnitude and extent of edge effects on vascular epiphytes across the Brazilian Atlantic Forest. *Scientific reports* 10(1):1-11. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-75970-1>
- Pavoine S, Bonsall MB (2011) Measuring biodiversity to explain community assembly: a unified approach. *Biological Reviews* 86(4):792-812. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2010.00171.x>
- Pereira AFN, Silva IAA, Santiago ACP, Barros ICL (2014) Efeito de borda sobre a comunidade de samambaias em fragmento de Floresta Atlântica (Bonito, Pernambuco, Brasil). *Interciencia* 39(4):281-287.
- Pérez-Harguindeguy N, Diaz S, Gamier E et al (2013) New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61:167-234. <https://doi.org/10.1071/BT12225>

- PPG I (2016) A community-derived classification for extant lycophytes and ferns. *Journal of Systematics and Evolution* 54(6):563-603. <https://doi.org/10.1111/jse.12229>
- Rao CR (1982) Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. *Theoretical population biology* 21(1):24-43. [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(82\)90004-1](https://doi.org/10.1016/0040-5809(82)90004-1)
- R Core Team (2014) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. www.Rproject.org.
- Rezende CL, FR Scarano, ED Assad et al (2018) From hotspot to hopespot: An opportunity for the Brazilian Atlantic Forest. *Perspectives in ecology and conservation* 16(4):208-214. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2018.10.002>
- Ribeiro MC, Metzger JP, Martensen AC et al (2009) The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological conservation* 142(6):1141-1153. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.02.021>
- Ricotta C, Moretti M (2011) CWM and Rao's quadratic diversity: a unified framework for functional ecology. *Oecologia* 167(1):181-188. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-1965-5>
- Rocha-Uriarte L, Becker DF, Graeff V et al (2016) Functional patterns and species diversity of epiphytic vascular spore-producing plants in riparian forests with different vegetation structure from southern Brazil. *Plant Ecology and Evolution* 149(3):261-271.
- Rodríguez-Loinaz G, Amezaga I, Onaindia M (2012) Does forest fragmentation affect the same way all growth-forms? *Journal of Environmental Management* 94: 125-131. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2011.06.024>
- Santos BA, Peres CA, Oliveira MA et al (2008) Drastic erosion in functional attributes of tree assemblages in Atlantic Forest fragments of northeastern Brazil. *Biol Conserv* 141:249–260. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.09.018>
- Sharpe JM, Mehltreter K (2010) Ecological insights from fern population dynamics. In: Mehltreter K, WALKER LR, Sharpe JM (ed) *Fern ecology*. Cambridge University Press, New York, pp 61-110

Silva IAA, Pereira AFN, Barros ICL (2011) Edge effects on fern community in an Atlantic Forest remnant of Rio Formoso, PE, Brazil. *Braz J Biol* 71(2):421-430. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842011000300011>

Silva IAA, Pereira AFN, Barros ICL (2014). Fragmentation and loss of habitat: consequences for the fern communities in Atlantic Forest remnants in Alagoas, north-eastern Brazil. *Plant Ecology & Diversity* 7(4):509-517. <https://doi.org/10.1080/17550874.2013.862750>
0

a_Silva VL, Mallmann IT, Graeff V et al (2018) Phytosociological contrast of ferns and lycophytes from forest fragments with different surroundings matrices in southern Brazil. *Braz J Biol* 79(3):495-504. <https://doi.org/10.1590/1519-6984.186077>

b_Silva VL, Mehltreter K, Schmitt JL (2018) Ferns as potential ecological indicators of edge effects in two types of Mexican forests. *Ecological indicators* 93:669-676. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.05.029>

Silva VLD, Schmitt JL (2015) The effects of fragmentation on Araucaria Forest: analysis of the fern and lycophyte communities at sites subject to different edge conditions. *Acta Bot Bras* 29(2):223-230. <https://doi.org/10.1590/0102-33062014abb3760>

Tabarelli M, Lopes AV, Peres CA (2008) Edge-effects drive tropical forest fragments towards an early-successional system. *Biotropica* 40(6):657-661.

Tabarelli M, Peres CA, Melo FP (2012) The ‘few winners and many losers’ paradigm revisited: emerging prospects for tropical forest biodiversity. *Biological Conservation*, 155:136-140. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.06.020>

Tanaka T, Sato T (2015) Taxonomic, phylogenetic and functional diversities of ferns and lycophytes along an elevational gradient depend on taxonomic scales. *Plant ecol* 216:1597-1609. <https://doi.org/10.1007/s11258-015-0543-z>

Tuomisto H, Poulsen AD (1996) Influence of edaphic specialization on the distribution of pteridophytes in neotropical forests. *Journal of Biogeography* 23:283-293.

Tuomisto H, Ruokolainen K, Poulsen AD et al (2002) Distribution and diversity of pteridophytes and melastomataceae along edaphic gradients in Yasuní National Park,

Ecuadorian Amazonia1. *Biotropica* 34(4):516-533. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2002.tb00571.x>

Tuomisto H, Ruokolainen K, Yli-Halla M (2003) Dispersal, environment, and floristic variation of western Amazonian forests. *Science* 299(5604):241-244

Xavier SRS, Barros ICL (2005) Pteridoflora e seus aspectos ecológicos ocorrentes no Parque Ecológico João Vasconcelos Sobrinho, Caruaru, PE, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 19(4):775-781. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062005000400013>

Material Suplementar

Tabela S1. Lista dos fragmentos de Floresta Atlântica amostradas e lista do banco de dados incluídos no estudo, bem como, precipitação (P), temperatura (T) e altitude média. PE = Pernambuco; AL = Alagoas; BA = Bahia; RS = Rio Grande do Sul. Temperatura e precipitação de acordo com o clima de Koopen (Alvares et al. 2013).

Sigla	Área/Banco de dados	Coordenadas	Município (Estado)	P (mm)	T (°C)	Altitude (m)
A1	PNM Mata da Chuva	8°30'53.10"S, 35°42'58.00"W	Bonito (PE)	1000	24	768
A2	Mata do Estado	7°36'58.30"S, 35°30'33.90"W	São Vicente Ferrer (PE)	1000	24	544
A3	RPPN Pedra D'Anta	8°41'28.2"S, 35°51'31.3"W	Lagoa dos Gatos (PE)	1000	24	650
A4	REBIO Pedra Talhada	9°14'57.24"S, 36°25'12.57"W	Quebrangulo (AL)	1000	24	684
A5	PNM Professor João Vasconcelos Sobrinho	8°22'19.56"S, 36°1'25.98"W	Caruaru (PE)	1000	24	886
A6	RPPN Serra do Contente	8°15'42.4"S, 35°33'05.8"W	Gravatá (PE)	1000	24	641
A7	Mata Vertentes	8°11'13.2"S, 35°47'28.6"W	Bezerros (PE)	1000	24	936
A8	Paciência e Prado (2004)	15°10'31"S, 39°03'59"W	Una (BA)	2.800	25	100
A9	Silva e Schmitt (2015)	29°25'08"S, 50°23'44"W	São Francisco de Paula (RS)	1.800	17	960
A10 a e b	Silva et al. (2018)	29°28'31"S, 50°20'59"W 29°07'58"S, 50°06'43"W	Cambará do Sul e São Francisco de Paula (RS)	1.800	17	1.032 925
A11	Costa et al. (2018)	8°38'58"S, 35°10'21"W	Rio Formoso (PE)	2.500	26	100
A12	Pereira et al. (2014)	08°32'20"S, 35°43'22"W	Bonito (PE)	1000	24	750
A13	Silva et al. (2011)	8°35'49"S, 35°15'39"W	Rio Formoso (PE)	2.500	26	100

Tabela S2. Traços funcionais das samambaias utilizados com suas funções associadas.

Traço	Funções associadas	Referência
Forma de vida Hemicriptófita, Caméfitas, Fanerófita, Geófita, Epífita, Hemiepífita, Helófita.	Defesa contra condições climáticas adversas e perturbações.	Raunkiaer (1937)
Forma de crescimento/posição do rizoma Reptante, Pendente, Escandente, Ereto.	Estratégia de absorção de nutrientes e umidade.	Pérez-Harguindeguy et al. (2013); Sharpe and Mehltreter (2010)
Tricomas e escamas	Fotoproteção e eficiência na absorção de água.	Kluge and Kessler (2007)
Dimórfica	Estratégia de captura de luz.	Wagner and Wagner (1977)
Divisão foliar Simples, Pinada, Bipinada, Tripinada (+)	Estratégia de captura de luz e defesa contra dessecação.	Pérez-Harguindeguy et al. (2013); Li et al. (2012)
Textura foliar Papirácea, Cartácea, Coriácea, Herbácea, Membranácea	Estratégia contra perda de água.	Kluge and Kessler (2007)
Indúcio; Sinângio	Mecanismo de defesa. Viabilidade, germinação e associação com disponibilidade de água.	Kluge and Kessler (2007) Sundue et al. (2011)
Clorofilado		

Tabela S3. Valores de CWM médios $\pm$ desvios padrão e análise de coordenadas principais (PCA) com características funcionais das samambaias encontradas nos fragmentos de Floresta Atlântica. Valores significativos em negrito

	Edge	Interior	PC1	PC2	r ²	Pr(>r)
Hemicriptófita	0.551 $\pm$ 0.174	0.409 $\pm$ 0.276	-0.922	-0.386	0.060	0.472
Caméfitas	0.050 $\pm$ 0.107	0.051 $\pm$ 0.072	-0.142	0.990	0.005	0.941
Fanerófita	0.069 $\pm$ 0.170	0.119 $\pm$ 0.182	-0.521	-0.854	0.546	0.001
Geófita	0.036 $\pm$ 0.100	0.036 $\pm$ 0.076	-0.511	-0.860	0.292	0.025
Epífita	0.225 $\pm$ 0.225	0.279 $\pm$ 0.337	0.979	0.205	0.672	0.001
Hemiepífita	0.069 $\pm$ 0.175	0.106 $\pm$ 0.158	-0.416	0.909	0.648	0.001
Helófita	0.000 $\pm$ 0.002	0.000 $\pm$ 0.000	0.925	-0.380	0.022	0.733
Pendente	0.000 $\pm$ 0.000	0.005 $\pm$ 0.008	0.301	0.954	0.097	0.291
Reptante	0.390 $\pm$ 0.321	0.444 $\pm$ 0.198	-0.810	0.587	0.519	0.001
Escandente	0.016 $\pm$ 0.019	0.046 $\pm$ 0.110	-0.372	0.928	0.317	0.011
Ereto	0.595 $\pm$ 0.323	0.505 $\pm$ 0.221	0.731	-0.682	0.685	0.001
Tricoma	0.378 $\pm$ 0.317	0.468 $\pm$ 0.285	-0.866	-0.500	0.818	0.001
Escama	0.367 $\pm$ 0.303	0.527 $\pm$ 0.266	-0.622	0.783	0.761	0.001
Dimórfica	0.147 $\pm$ 0.171	0.179 $\pm$ 0.165	-0.171	0.985	0.468	0.003
Simples	0.118 $\pm$ 0.152	0.163 $\pm$ 0.181	0.953	0.303	0.562	0.001
Pinada	0.619 $\pm$ 0.285	0.519 $\pm$ 0.242	0.821	0.571	0.394	0.007
Bipinada	0.158 $\pm$ 0.252	0.193 $\pm$ 0.179	-0.620	-0.785	0.411	0.006
Tripinada	0.105 $\pm$ 0.254	0.125 $\pm$ 0.239	-0.995	-0.095	0.484	0.003

Papirácea	0.400±0.333	0.286±0.258	0.998	-0.058	0.742	0.001
Cartácea	0.425±0.320	0.575±0.294	-0.922	0.387	0.787	0.001
Coriácea	0.084±0.116	0.040±0.085	0.857	-0.515	0.076	0.338
Herbácea	0.047±0.088	0.039±0.048	0.085	-0.996	0.066	0.405
Membranácea	0.044±0.075	0.059±0.110	-0.353	-0.936	0.303	0.013
Indúσιο/ Sinângio	0.773±0.173	0.745±0.165	-0.294	-0.956	0.639	0.001
Clorofilado	0.014±0.020	0.011±0.017	0.538	0.843	0.005	0.925

Tabela S4. Resultado da escala multidimensional não métrica (NMDS) para cada espécie de samambaia encontrada nos fragmentos de Floresta Atlântica. Valores significativos em negrito

	NMDS1	NMDS2	r ²	Pr(>r)
<i>Acrostichum danaeifolium</i> Langsd. & Fisch.	-0.747	-0.665	0.011	0.88
<i>Adiantopsis radiata</i> (L.) Fée	-0.459	-0.888	0.105	0.25
<i>Adiantum dolosum</i> Kunze	-0.361	0.933	0.368	0.01
<i>Adiantum glaucescens</i> Klotzsch	-0.919	0.393	0.001	1.00
<i>Adiantum latifolium</i> Lam.	-0.997	0.074	0.075	0.32
<i>Adiantum lucidum</i> (Cav.) Sw.	-0.355	0.935	0.141	0.16
<i>Adiantum obliquum</i> Willd.	-0.358	0.934	0.057	0.49
<i>Adiantum pectinatum</i> Kunze ex Baker	-0.243	-0.970	0.065	0.46
<i>Adiantum petiolatum</i> Desv.	-0.538	0.843	0.320	0.01
<i>Adiantum pulverulentum</i> L.	-0.474	-0.880	0.012	0.86
<i>Adiantum raddianum</i> C.Presl	0.891	-0.455	0.032	0.76
<i>Adiantum terminatum</i> Kunze ex Miq.	-1.000	0.020	0.026	0.75
<i>Adiantum tetraphyllum</i> Willd.	-0.327	-0.945	0.022	0.82
<i>Alsophila setosa</i> Kaulf.	0.943	0.332	0.090	0.34
<i>Alsophila sternbergii</i> (Sternb.) D.S.Conant	-0.033	0.999	0.282	0.04
<i>Amauropelta decurtata</i> (Link) Salino & T.E.Almeida	0.901	0.435	0.123	0.25
<i>Amauropelta recumbens</i> (Rosenst.) Salino & T.E.Almeida	0.999	0.033	0.806	0.00
<i>Amauropelta retusa</i> (Sw.) Pic.Serm.	0.973	-0.232	0.330	0.01
<i>Amauropelta stierii</i> (Rosenst.) Salino & T.E.Almeida	0.943	-0.332	0.228	0.03
<i>Anemia hirta</i> (L.) Sw.	-0.687	-0.726	0.159	0.12
<i>Anemia phyllitidis</i> (L.) Sw.	0.337	0.942	0.251	0.03
<i>Anemia villosa</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	-0.966	0.258	0.057	0.55
<i>Asplenium auriculatum</i> Sw.	-0.747	-0.665	0.011	0.88
<i>Asplenium auritum</i> Sw.	-0.474	-0.880	0.012	0.86
<i>Asplenium claussenii</i> Hieron.	0.997	-0.080	0.394	0.01
<i>Asplenium cristatum</i> Lam.	0.060	-0.998	0.073	0.45
<i>Asplenium formosum</i> Willd.	-0.302	-0.953	0.522	0.00
<i>Asplenium gastonis</i> Fée	0.999	0.044	0.315	0.01
<i>Asplenium harpeodes</i> Kunze	0.999	-0.050	0.461	0.00
<i>Asplenium martianum</i> C.Chr.	0.992	0.126	0.458	0.00
<i>Asplenium pumilum</i> Sw.	-0.474	-0.880	0.012	0.86

<i>Asplenium salicifolium</i> L.	-0.370	-0.929	0.135	0.15
<i>Asplenium serra</i> Langsd. & Fisch.	0.943	-0.332	0.228	0.03
<i>Asplenium serratum</i> L.	-0.949	-0.316	0.113	0.26
<i>Blechnum austrobrasillianum</i> de la Sota	1.000	0.008	0.364	0.01
<i>Blechnum occidentale</i> L.	-0.580	-0.814	0.607	0.00
<i>Botrypus virginianus</i> (L.) Michx.	0.926	-0.377	0.097	0.31
<i>Campyloneurum aphanophlebium</i> (Kunze) T.Moore	0.901	0.435	0.123	0.25
<i>Campyloneurum nitidum</i> (Kaulf.) C.Presl	0.968	0.250	0.215	0.05
<i>Campyloneurum phyllitidis</i> (L.) C.Presl	-0.152	-0.988	0.210	0.06
<i>Campyloneurum repens</i> (Aubl.) C.Presl	-0.120	0.993	0.097	0.25
<i>Christella conspersa</i> (Schrader) Á.Löve & D.Löve	-0.222	0.975	0.136	0.13
<i>Christella dentata</i> (Forssk.) Brownsey & Jerny	-0.120	0.993	0.097	0.25
<i>Christella hispidula</i> (Decne.) Holttum	-0.978	-0.210	0.175	0.09
<i>Christella patens</i> (Sw.) Pic.Serm.	-0.415	-0.910	0.135	0.19
<i>Cochlidium linearifolium</i> (Desv.) Maxon ex C.Chr.	-0.966	0.258	0.057	0.55
<i>Cochlidium serrulatum</i> (Sw.) L.E.Bishop	-0.966	0.258	0.057	0.55
<i>Crepidomanes pyxidiferum</i> (L.) Dubuisson & Ebihara	0.926	-0.377	0.097	0.31
<i>Ctenitis distans</i> (Brack.) Ching	-0.963	-0.268	0.033	0.68
<i>Ctenitis falciculata</i> (Raddi) Ching	-0.840	0.543	0.031	0.74
<i>Ctenitis paranaensis</i> (C.Chr.) Lellinger	-0.840	0.543	0.031	0.74
<i>Ctenitis submarginalis</i> (Langsd. & Fisch.) Ching	0.921	0.389	0.220	0.04
<i>Cyathea abbreviata</i> I.Fern.	-0.131	0.991	0.061	0.48
<i>Cyathea atrovirens</i> (Langsd. & Fisch.) Domin	0.973	-0.232	0.330	0.01
<i>Cyathea corcovadensis</i> (Raddi) Domin	-0.175	0.985	0.240	0.03
<i>Cyathea microdonta</i> (Desv.) Domin	-0.821	-0.571	0.247	0.03
<i>Cyathea phalerata</i> Mart.	-0.264	0.965	0.219	0.04
<i>Cyathea praecincta</i> (Kunze) Domin	-0.063	0.998	0.151	0.10
<i>Cyathea pungens</i> (Willd.) Domin	-0.091	0.996	0.290	0.02
<i>Cyclodium heterodon</i> (Schrader) T.Moore	-0.679	0.734	0.253	0.02
<i>Cyclodium meniscioides</i> (Willd.) C.Presl	-0.080	0.997	0.485	0.00
<i>Cyclosorus interruptus</i> (Willd.) H. Ito	-0.747	-0.665	0.011	0.88
<i>Danaea geniculata</i> Raddi	-0.946	0.325	0.038	0.63
<i>Danaea nodosa</i> (L.) Sm.	-0.113	0.994	0.522	0.00
<i>Dennstaedtia dissecta</i> T.Moore	0.901	0.435	0.123	0.25
<i>Dennstaedtia globulifera</i> (Poir.) Hieron.	1.000	0.025	0.581	0.00
<i>Deparia petersenii</i> (Kunze) M.Kato	1.000	-0.022	0.672	0.00
<i>Dicksonia sellowiana</i> Hook.	0.999	0.033	0.806	0.00
<i>Didymochlaena truncatula</i> (Sw.) J.Sm.	-0.683	0.730	0.010	0.93
<i>Didymoglossum krausii</i> (Hook. & Grev.) C. Presl	-0.848	-0.530	0.028	0.71
<i>Didymoglossum ovale</i> E.Fourn.	0.926	-0.377	0.097	0.31

<i>Diplazium cristatum</i> (Desr.) Alston	0.208	0.978	0.192	0.06
<i>Diplazium plantaginifolium</i> (L.) Urb.	-0.033	0.999	0.282	0.04
<i>Doryopteris pentagona</i> Pic.Serm.	-0.275	-0.962	0.037	0.63
<i>Doryopteris sagittifolia</i> (Raddi) J.Sm.	-0.488	-0.873	0.019	0.82
<i>Elaphoglossum consobrinum</i> (Kunze) T.Moore	-0.120	0.993	0.097	0.25
<i>Elaphoglossum iguapense</i> Brade	-0.001	1.000	0.008	0.96
<i>Elaphoglossum glabellum</i> J.Sm.	-0.415	-0.910	0.135	0.19
<i>Elaphoglossum macrophyllum</i> (Mett. ex Kuhn) Christ	-0.175	0.985	0.240	0.03
<i>Elaphoglossum pteropus</i> C.Chr.	-0.175	0.985	0.240	0.03
<i>Elaphoglossum sellowianum</i> (Klotzsch ex Kuhn) T. Moore	0.999	0.044	0.315	0.01
<i>Eupodium kaulfussii</i> (J.Sm.) J.Sm.	0.901	0.435	0.123	0.25
<i>Goniopteris abrupta</i> (Desv.) A.R.Sm.	-0.969	0.245	0.080	0.32
<i>Goniopteris biolleyi</i> (Christ) Pic.Serm.	-0.033	0.999	0.282	0.04
<i>Goniopteris jamesonii</i> (Hook.) Salino & T.E.Almeida	-0.033	0.999	0.282	0.04
<i>Goniopteris riograndensis</i> (Lindm.) Ching	0.901	0.435	0.123	0.25
<i>Goniopteris scabra</i> (C.Presl) Brade	0.901	0.435	0.123	0.25
<i>Hemidictyum marginatum</i> (L.) C.Presl	-0.033	0.999	0.282	0.04
<i>Hemionitis palmata</i> L.	-0.327	-0.945	0.022	0.82
<i>Histiopteris incisa</i> (Thunb.) J.Sm.	0.926	-0.377	0.097	0.31
<i>Hymenophyllum caudiculatum</i> Mart.	0.921	0.389	0.220	0.04
<i>Hymenophyllum hirsutum</i> (L.) Sw.	-0.415	-0.910	0.135	0.19
<i>Hypolepis repens</i> (L.) C.Presl	-0.997	0.074	0.075	0.32
<i>Lastreopsis amplissima</i> (C.Presl) Tindale	0.929	0.371	0.321	0.01
<i>Lindsaea botrychioides</i> A.St.-Hil.	0.943	0.332	0.090	0.34
<i>Lindsaea falcata</i> Dryand.	-0.175	0.985	0.240	0.03
<i>Lindsaea guianensis</i> (Aubl.) Dryand.	-0.120	0.993	0.097	0.25
<i>Lindsaea lancea</i> (L.) Bedd.	-0.234	0.972	0.208	0.03
<i>Lindsaea macrophylla</i> Kaulf.	-0.175	0.985	0.240	0.03
<i>Lomaria spannagelii</i> (Rosenst.) Gasper & V.A.O. Dittrich	0.998	0.065	0.170	0.08
<i>Lomaridium plumieri</i> (Desv.) C. Presl	0.994	0.111	0.670	0.00
<i>Lomariopsis marginata</i> (Schrader) Kuhn	-0.252	0.968	0.169	0.08
<i>Lygodium venustum</i> Sw.	-0.366	-0.931	0.125	0.18
<i>Lygodium volubile</i> Sw.	-0.874	0.485	0.404	0.00
<i>Macrothelypteris torresiana</i> (Gaudich.) Ching	0.998	0.065	0.170	0.08
<i>Megalastrum eugenii</i> (Brade) A.R.Sm. & R.C.Moran	-0.995	0.095	0.033	0.72
<i>Megalastrum oreocharis</i> (Sehnem) Salino & Ponce	0.921	0.389	0.220	0.04
<i>Meniscium angustifolium</i> Willd.	-0.995	0.097	0.014	0.86
<i>Meniscium longifolium</i> Desv.	-0.120	0.993	0.097	0.25
<i>Meniscium macrophyllum</i> Kunze	-0.056	0.998	0.449	0.00
<i>Meniscium serratum</i> Cav.	-0.683	-0.731	0.090	0.30

<i>Metaxya rostrata</i> (Kunth) C.Presl	-0.120	0.993	0.097	0.25
<i>Mickelia guianensis</i> (Aubl.) R.C.Moran, Labiak & Sundue	-0.175	0.985	0.240	0.03
<i>Mickelia scandens</i> (Raddi) R.C.Moran, Labiak & Sundue	-0.999	0.051	0.016	0.87
<i>Microgramma geminata</i> (Schrad.) R.M.Tryon & A.F.Tryon	-0.175	0.985	0.240	0.03
<i>Microgramma lycopodioides</i> (L.) Copel.	-0.247	0.969	0.280	0.02
<i>Microgramma squamulosa</i> (Kaulf.) de la Sota	0.263	-0.965	0.112	0.23
<i>Microgramma vacciniifolia</i> (Langsd. & Fisch.) Copel.	-0.508	-0.861	0.055	0.50
<i>Neoblechnum brasiliense</i> (Desv.) Gasper & V.A.O. Dittrich	-0.988	-0.157	0.012	0.84
<i>Nephrolepis pectinata</i> (Willd.) Schott	-0.361	0.933	0.107	0.24
<i>Nephrolepis rivularis</i> (Vahl) Mett. ex Krug	-0.919	0.393	0.001	1.00
<i>Niphidium crassifolium</i> (L.) Lellinger	-0.605	-0.796	0.041	0.60
<i>Olfersia cervina</i> (L.) Kunze	-0.033	0.999	0.282	0.04
<i>Osmunda spectabilis</i> Willd.	0.957	-0.291	0.124	0.23
<i>Pecluma pectinatiformis</i> (Lindm.) M.G.Price	0.103	-0.995	0.026	0.75
<i>Pecluma pilosa</i> (A.M.Evans) M.Kessler & A.R.Sm.	-0.675	-0.738	0.110	0.27
<i>Pecluma plumula</i> (Willd.) M.G.Price	-0.516	0.857	0.145	0.13
<i>Pecluma robusta</i> (Fée) M.Kessler & A.R.Sm.	-0.120	0.993	0.097	0.25
<i>Pecluma recurvata</i> (Kaulf.) M.G.Price	0.973	-0.232	0.330	0.01
<i>Pecluma sicca</i> (Lindm.) M.G.Price	0.993	0.117	0.426	0.00
<i>Phlebodium pseudoaureum</i> (Cav.) Lellinger	-0.268	-0.964	0.018	0.81
<i>Pityrogramma calomelanos</i> (L.) Link	-0.997	0.074	0.075	0.32
<i>Pleopeltis astrolepis</i> (Liebm.) E.Fourn.	-0.251	-0.968	0.066	0.43
<i>Pleopeltis desvauxii</i> (Klotzsch) Salino	-0.338	0.941	0.075	0.41
<i>Pleopeltis furcata</i> (L.) A.R.Sm.	-0.966	0.258	0.057	0.55
<i>Pleopeltis hirsutissima</i> (Raddi) de la Sota	0.992	-0.122	0.172	0.08
<i>Pleopeltis pleopeltidis</i> (Fée) de la Sota	0.926	-0.377	0.097	0.31
<i>Pleopeltis polypodioides</i> (L.) Andrews & Windham	-0.222	0.975	0.136	0.13
<i>Polybotrya cylindrica</i> Kaulf.	-0.070	0.998	0.574	0.00
<i>Polybotrya osmundacea</i> Willd.	-0.681	-0.732	0.018	0.82
<i>Polyphlebium angustatum</i> (Carmich.) Ebihara & Dubuisson	0.981	-0.196	0.191	0.06
<i>Polytaenium citrifolium</i> (L.) Schuettp.	-0.848	-0.530	0.021	0.82
<i>Polytaenium lineatum</i> (Sw.) Kaulf.	-0.120	-0.993	0.022	0.82
<i>Polystichum platylepis</i> Fée	0.999	0.038	0.667	0.00
<i>Pteridium esculentum</i> subsp. <i>arachnoideum</i> (Kaulf.) Thomson	-0.600	0.800	0.304	0.02
<i>Pteris deflexa</i> Link	0.921	0.389	0.220	0.04
<i>Pteris propinqua</i> J.Agardh	-0.919	0.393	0.001	1.00
<i>Pteris splendens</i> Kaulf.	-0.155	0.988	0.211	0.05

<i>Rumohra adiantiformis</i> (G.Forst.) Ching	1.000	-0.022	0.672	0.00
<i>Salpichlaena volubilis</i> (Kaulf.) J.Sm.	-0.040	0.999	0.168	0.09
<i>Saccoloma elegans</i> Kaulf.	-0.063	0.998	0.151	0.10
<i>Schizaea elegans</i> (Vahl) Sw.	-0.175	0.985	0.240	0.03
<i>Schizaea fluminensis</i> Miers ex J.W.Sturm	-0.120	0.993	0.097	0.25
<i>Serpocaulon catharinae</i> (Langsd. & Fisch.) A.R.Sm.	0.997	0.074	0.134	0.15
<i>Serpocaulon latipes</i> (Langsd. & Fisch.) A.R.Sm.	-0.222	0.975	0.136	0.13
<i>Serpocaulon menisciifolium</i> (Langsd. & Fisch.) A.R.Sm.	-0.175	0.985	0.240	0.03
<i>Serpocaulon triseriale</i> (Sw.) A.R.Sm.	-0.516	0.857	0.145	0.13
<i>Serpocaulon xpubescens</i> (Rosenst.) Schwartsb. & A.R. Sm.	-0.488	-0.873	0.019	0.82
<i>Steiropteris polypodioides</i> (Raddi) Salino & T.E. Almeida	-0.843	0.538	0.027	0.75
<i>Tectaria incisa</i> Cav.	-0.440	0.898	0.168	0.09
<i>Trichomanes crispum</i> L.	-0.120	0.993	0.097	0.25
<i>Trichomanes elegans</i> Rich.	-0.175	0.985	0.240	0.03
<i>Trichomanes pedicellatum</i> Desv.	-0.175	0.985	0.240	0.03
<i>Trichomanes pinnatum</i> Hedw.	-0.361	0.933	0.368	0.01
<i>Trichomanes polypodioides</i> L.	-0.175	0.985	0.240	0.03
<i>Telmatoblechnum serrulatum</i> (Rich.) Perrie, D.J. Ohlsen & Brownsey	-0.474	-0.880	0.012	0.86
<i>Triplophyllum dicksonioides</i> (Fée) Holttum	-0.815	-0.580	0.030	0.70
<i>Triplophyllum funestum</i> (Kunze) Holttum	-0.361	0.933	0.368	0.01
<i>Vittaria graminifolia</i> Kaulf.	-0.724	-0.690	0.007	0.95
<i>Vittaria lineata</i> (L.) Sm.	0.452	0.892	0.039	0.63

Referências

- Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC et al (2013) Köppen's climate classification map for Brazil. Meteorologische Zeitschrift 22(6):711-728. <https://dx.doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>
- Costa LEN, Farias RP, Santiago ACP, Silva IAA, Barros ICL (2018) Abiotic factors drives floristic variations of fern's metacommunity in an Atlantic Forest remnant. Braz J Biol 78(4):736-741. <https://doi.org/10.1590/1519-6984.175633>
- Kluge J, Kessler M (2007) Morphological characteristics of fern assemblages along an elevational gradient: patterns and causes. Ecotropica 13:27-43

Li Y, Lu Q, Wu B et al (2012). A review of leaf morphology plasticity linked to plant response and adaptation characteristics in arid ecosystems. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36(1):88-98.

Paciencia ML, Prado J (2004) Efeitos de borda sobre a comunidade de pteridófitas na Mata Atlântica da região de Una, sul da Bahia, Brasil. *Braz J Bot* 27(4):641-653. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042004000400005>

Pereira AFN, Silva IAA, Santiago ACP, Barros ICL (2014) Efeito de borda sobre a comunidade de samambaias em fragmento de Floresta Atlântica (Bonito, Pernambuco, Brasil). *Interciencia* 39(4):281-287.

Pérez-Harguindeguy N, Diaz S, Gamier E et al (2013) New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61:167-234. <https://doi.org/10.1071/BT12225>

Raunkiaer C (1937) *Plant life forms*. The Clarendon Press

Sundue M, Vasco A, Moran RC (2011) Cryptochlorophyllous spores in ferns: nongreen spores that contain chlorophyll. *International Journal of Plant Sciences* 172(9):1110-1119.

Sharpe JM, Mehltreter K (2010) Ecological insights from fern population dynamics. In: Mehltreter K, WALKER LR, Sharpe JM (ed) *Fern ecology*. Cambridge University Press, New York, pp 61-110

Silva IAA, Pereira AFN, Barros ICL (2011) Edge effects on fern community in an Atlantic Forest remnant of Rio Formoso, PE, Brazil. *Braz J Biol* 71(2):421-430

Silva VLD, Schmitt, J L (2015) The effects of fragmentation on Araucaria Forest: analysis of the fern and lycophyte communities at sites subject to different edge conditions. *Acta Bot Bras* 29(2):223-230. <https://doi.org/10.1590/0102-33062014abb3760>

Silva VL, Mallmann IT, Graeff V et al (2018) Phytosociological contrast of ferns and lycophytes from forest fragments with different surroundings matrices in southern Brazil. *Braz J Biol* 79(3):495-504. <https://doi.org/10.1590/1519-6984.186077>

Wagner WHJr, Wagner FS (1977) Fertile-sterile leaf dimorphy in ferns. *Gard. Bull. Straits Settle.* 30:251-267

**4 ATRASO DE RESPOSTA NA DIVERSIDADE FUNCIONAL E
TAXONÔMICA DAS SAMAMBAIAS À PERDA E FRAGMENTAÇÃO DE
HABITAT NA FLORESTA ATLÂNTICA, BRASIL.**

Manuscrito a ser submetido na revista Biological Conservation

Atraso de resposta na diversidade funcional e taxonômica de samambaias à perda e fragmentação de habitat na Floresta Atlântica, Brasil.

Milena Nunes Bernardes Goetz¹, Iva Carneiro Leão Barros¹

¹ Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal, Universidade Federal de Pernambuco, Av da Engenharia, s/n, Cidade Universitária, Recife, Pernambuco CEP: 50.740-600, Brazil

e-mail: milenabernardes@yahoo.com.br – ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-0335-8692>

Resumo

A fragmentação é considerada uma das principais ameaças à biodiversidade, porém, embora a extinção ocorra quase que imediatamente ao impacto antrópico, algumas espécies podem permanecer no meio ambiente por longos períodos resultando em uma dívida de extinção. O objetivo deste estudo é verificar se existe um atraso nas respostas das samambaias em relação aos efeitos da fragmentação e perda de habitat. Parcelas de 400 m² foram demarcadas em sete fragmentos de Floresta Atlântica. As espécies foram classificadas como riqueza total (TR) e riqueza de espécies especialistas (RS), e a diversidade funcional dos fragmentos (RaoF) também foi medida. Essas variáveis foram utilizadas para avaliar sua relação entre a área do fragmento (área), índice de proximidade (prox) e o número de manchas na paisagem (np), e estes foram medidos em uma escala temporal (1989, 1999, 2009 e 2019) e escala espacial (1, 3, 5 e 10 km de buffer). Para avaliar se há atraso na resposta da espécie e verificar com qual escala temporal e espacial a comunidade de samambaias está mais relacionada, foram utilizados modelos lineares generalizados (GLM). Ao longo das décadas analisadas, o processo de fragmentação alterou as paisagens, alguns fragmentos sofreram mais com a perda de habitat e outros ficaram mais isolados, principalmente devido ao aumento do cultivo da cana-de-açúcar. A comunidade de samambaias obteve relações com a área do fragmento e número de manchas na paisagem do passado e o TR e RaoF tiveram um tempo de resposta maior do que o SR. Características como a reprodução clonal, encontrada em algumas samambaias generalistas, podem atrasar o tempo dessas espécies, da mesma forma que espécies especialistas são mais sensíveis a alterações, causando um tempo de resposta mais rápido. As samambaias são importantes componentes do sub-bosque florestal e mudanças nesta comunidade podem afetar o ecossistema, dessa forma, a conservação e restauração da cobertura florestal torna-se importante para conter a dívida de extinção encontrado.

Palavras-chave: Dívida de extinção, Perda de biodiversidade, Diversidade funcional, Pteridófitas, Florestas Tropicais.

Introdução

As florestas são de grande importância na manutenção do clima, dos ciclos biogeoquímicos e da biodiversidade, porém, as atividades humanas vêm alterando a paisagem e fragmentando grandes áreas naturais (Gross et al. 2018). Esta fragmentação da floresta está associada à perda de habitat e aumento do isolamento do fragmento (Laurance 2000; Fahrig 2003) e é considerada uma das principais ameaças à biodiversidade, pois além de causar efeitos ao alterar a riqueza, composição e estrutura das comunidades, também pode afetar a diversidade funcional, alterando assim o funcionamento do ecossistema (Isbell et al. 2011).

A Floresta Atlântica possui uma das maiores riquezas de espécies e índices de endemismo (Myers et al. 2010) e abriga 79% das espécies de samambaias encontradas no Brasil, metade delas endêmicas (Prado et al. 2015). No entanto, seu processo histórico de fragmentação resultou em uma paisagem altamente fragmentada com manchas, na maioria, menores que 100 ha e com uma distância de até 500m até a borda (Haddad et al. 2015). Mundialmente, estudos revelaram que as samambaias são afetadas por fatores como tamanho da área, grau de isolamento (Murakami et al. 2005; Rodríguez-Loinaz et al. 2012; Silva et al. 2014) e o efeito de borda (Silva et al. 2011; Silva e Schmitt 2015; Silva et al. 2018a; Silva et al. 2018b).

Embora a extinção possa ocorrer quase imediatamente após o impacto antropogênico, algumas espécies podem permanecer no ambiente por longos períodos após a degradação do habitat (Lindenmayer e Fischer 2006). Este atraso na extinção de uma espécie após a mudança da paisagem é chamado de dívida de extinção e pode afetar principalmente as espécies com baixa taxa de colonização, ou seja, melhores competidoras (Tilman et al. 1994). Embora essas espécies estejam presentes no habitat, as condições ambientais para sua persistência podem não ser mais as adequadas (Lindborg e Eriksson 2004).

A persistência de longo prazo das espécies em uma área pode depender de certas características, como estágio de crescimento resistente a perturbações, longevidade da planta, reprodução clonal e dormência (Hylander e Ehrlén 2013). Além disso, as espécies podem responder de forma diferente às mudanças de habitat. Por exemplo, grupos de espécies mais sensíveis respondem de forma diferente do que as espécies generalistas (Henle et al. 2004).

A presença da dívida de extinção pode ser encontrada através de modelagem espacial, comparações de riqueza em escala temporal, comparações entre habitat estáveis e instáveis ou

comparação entre as características do habitat do passado com a do presente (Kuussaari et al. 2009). Esta última, foi a metodologia utilizada no presente estudo e assume que a dívida de extinção é presente se a riqueza de espécies é melhor descrita pelas características do passado do que as características atuais (Kuussaari et al. 2009).

A presença de dívidas de extinção já foi evidenciada em espécies de plantas de pastagens temperadas seminaturais (Lindborg e Eriksson 2004; Bommarco et al. 2014), em plantas florestais temperadas na América do Sul (incluindo samambaias) (Noh et al. 2019) e na savana norte-americana (Alof et al. 2014). No Brasil, a fragmentação florestal já resultou em dívidas de extinção em vários grupos taxonômicos de animais (Metzger et al. 2009; Wearn et al. 2012; Uezu e Metzger 2016), Angiospermas (Metzger et al. 2009) e Briófitas (Sierra et al. 2009), porém, para samambaias não há registro de estudos.

Assim, o objetivo deste estudo é verificar se existe um atraso nas respostas das samambaias em relação aos efeitos da fragmentação e perda de habitat. Além disso, descrever as condições da paisagem histórica e atual das áreas de Floresta Atlântica do Nordeste analisadas. Alterações na estrutura funcional de samambaias e licófitas epífitas frente a diferentes condições ambientais já foram evidenciadas (Rocha-Uriarte et al. 2016; Dai et al. 2020). Assim, testamos a hipótese de que os atributos taxonômicos e de diversidade funcional das samambaias estarão relacionadas as características passadas da paisagem e que as espécies especialistas apresentarão uma resposta mais rápida comparado com a riqueza total, pois são mais sensíveis às mudanças de habitat.

Materiais e Métodos

Área de estudo

Sete fragmentos de Floresta Atlântica localizados nos estados de Pernambuco e Alagoas no Nordeste do Brasil foram amostrados. Todos os fragmentos florestais estão acima de 500 m de altitude acima do mar, classificados em submontana (100 - 600m) e montana (>600 m) (Veloso et al. 1991). Estão inseridos no clima As da classificação de Köppen com precipitação média de 1000 mm e temperatura média de 24°C (Alvares et al. 2013) (Fig. 1; Material eletrônico suplementar, Tabela S1).

Os fragmentos analisados estão inseridos no Centro de Endemismo Pernambucano (Silva e Casteleti 2003) e vêm sofrendo exploração florestal desde a chegada dos primeiros colonizadores europeus, mas grande parte da cobertura florestal foi substituída para uso agrícola, principalmente cultivo de cana-de-açúcar (Ranta et al. 1998).

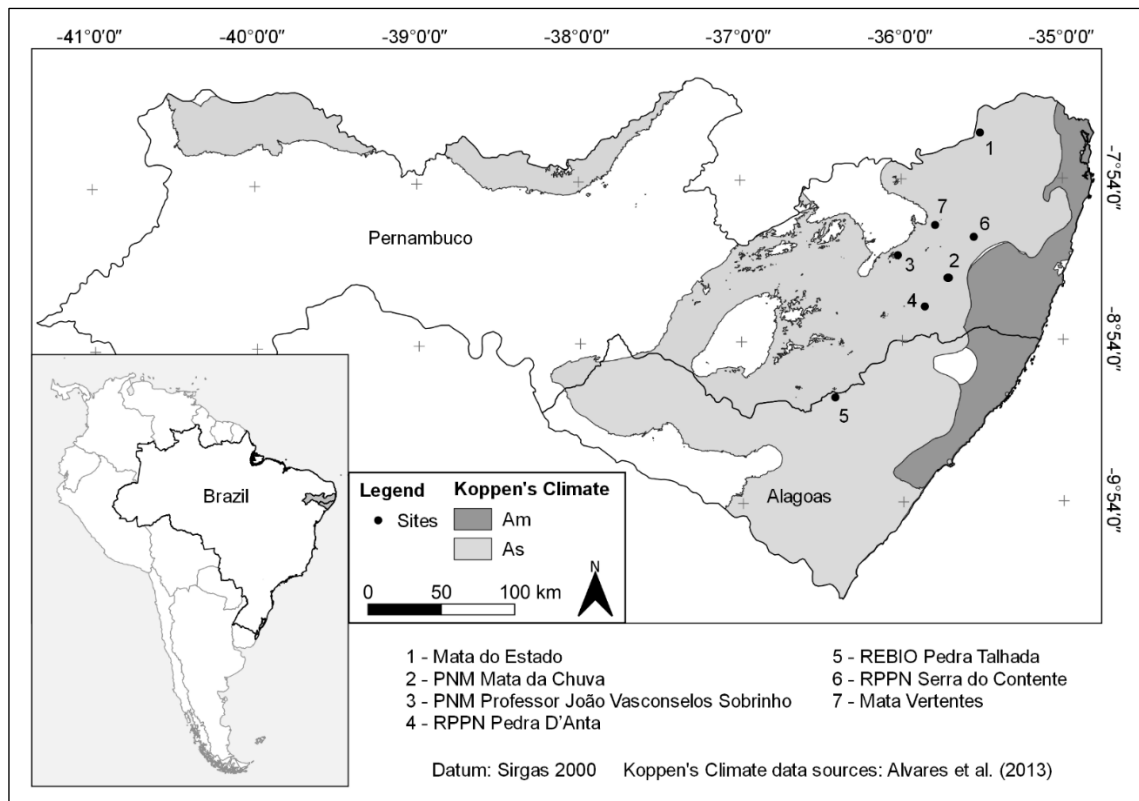


Figura 1. Localização das áreas de Floresta Atlântica Nordestina.

Coleta de dados e diversidade funcional

Em cada fragmento florestal, parcelas de 400 m² (20x20m) foram demarcadas entre si com pelo menos 100m de distância. Em cada parcela, as espécies foram identificadas e os indivíduos contados. A abundância foi representada pelo número de indivíduos de cada espécie e para espécies reptantes, clonais e escandentes foram considerados o agrupamento de frondes. A riqueza expressa o número de espécies encontradas e foi separada em dois grupos, Riqueza Total (TR) que é o número total de espécies e Riqueza de Espécies Especialistas (RS) que é o número de espécies encontradas apenas no interior da floresta. A especialidade da espécie foi confirmada na literatura e retirada da categoria quando encontrada em qualquer outro ambiente que não o interior da floresta. A identificação das espécies foi realizada de acordo com a literatura especializada e classificada de acordo com a Filogenia de Pteridófitas Grupo I - PPG I (2016).

As características funcionais foram coletadas seguindo os protocolos de Cornelissen et al. (2003) e Pérez-Harguindeguy et al. (2013), onde foram avaliados: forma de vida: hemicriptófito, caméfito, fanerófito, geófito, epífita, hemiepífita e helófito; forma de crescimento/posição do rizoma: reptante, pendente, escandente, ereto; traços da lâmina: textura

(papirácea, cartácea, coriácea, herbácea, membranácea), divisão (simples, pinada, bipinada, tripinada (+)), dimorfismo e presença de tricomas, escamas e indúcio/sinângio; traços dos esporos: presença de clorofila. Essas características funcionais são categóricas e foram escolhidas porque estão relacionadas a mudanças ambientais e estratégias de defesa contra dessecação e armazenamento de nutrientes (material eletrônico suplementar, Tabela S2). As formas de vida foram classificadas de acordo com Mueller-Dombois e Elleberg (1974). Espécies definidas como profundamente pinatífidas e/ou pinatissectas foram consideradas pinadas. A elaboração da tabela com os caracteres funcionais foi realizada a partir de observações das espécies coletadas e trabalhos taxonômicos.

Para acessar a diversidade funcional dos fragmentos florestais, foi calculado o índice de entropia quadrática de Rao (Rao 1982) utilizando o banco de dados de composição de espécies, abundância e características funcionais. O Rao como medida de diversidade funcional (RaoF) representa uma mistura entre riqueza funcional e divergência, permitindo múltiplas interpretações dentro de um mesmo índice e é independente do componente taxonômico, pouco sensível à riqueza de espécies (Mouchet et al. 2010; Mason et al. 2013), permitindo múltiplos traços quantitativos, categóricos e binários (Rao 1982; Leps et al. 2006). O RaoF foi medido como um complemento da similaridade de Gower, o que gerou dados de distância de Gower com propriedades métricas euclidianas.

Métricas de paisagem

Os fragmentos florestais foram mapeados para quatro escalas de tempo diferentes: 1989, 1999, 2009 e 2019. Foi utilizada a coleção de dados de uso/cobertura do solo fornecida pelo Mapbiomas (<http://mapbiomas.org>; coleção 5), os quais usam um mosaico de imagens do Satélite Landsat com resolução de 30m. Para cada ano, as imagens foram reclassificadas para uma classificação binária, e para isso, foi utilizada a classe de formação florestal e todas as demais classes de uso do solo foram consideradas como matriz (não florestais).

As análises foram realizadas em quatro escalas espaciais diferentes: 1, 3, 5 e 10km, com o objetivo de buscar analisadas todas possíveis relações, incluindo as dependentes de escala (Alofs et al. 2014). Os buffers foram determinados a partir do centróide dos limites de cada unidade de conservação ou da área de floresta explorada. Para a caracterização da paisagem foi utilizado o buffer de 10 km.

Para cada escala temporal e espacial, os atributos medidos foram: 1) área da mancha amostrada (área), 2) índice de proximidade (prox), quanto maior o valor menor é o grau de

isolamento, 3) número de manchas na paisagem (np) que é uma medida de subdivisão (fragmentação), 4) quantidade de habitat na paisagem (hab), área total de cobertura florestal na paisagem (McGarigal 2015). Essas métricas ilustram a composição e configuração dos fragmentos florestais e foram escolhidas porque demonstram o processo de fragmentação e perda de habitat. No entanto, a quantidade de habitat apresentou alta correlação entre as outras métricas e entre os anos (Material Suplementar Eletrônico, Tabela S3), sendo usada apenas para caracterização da paisagem.

Análise de dados

Para avaliar se há atraso na resposta da espécie e verificar com qual escala temporal e espacial a comunidade de samambaias está mais relacionada, foram utilizados modelos lineares generalizados (GLM). Assim, os dados de TR, RS e RaoF foram as variáveis de resposta e as métricas da paisagem (área, np e prox) foram as variáveis explicativas.

Os modelos foram realizados individualmente para cada variável resposta. Posteriormente, eles foram comparados com o modelo nulo, a fim de verificar se a distribuição das espécies apresentava diferença significativa em relação à distribuição aleatória. Diante dessa diferença, o modelo foi testado por meio da ANOVA para verificar as relações de cada variável explicativa. A escolha do modelo que melhor explica a distribuição das variáveis de resposta baseou-se na análise do AIC, AICc, dAIC e R^2 utilizando o pacote AICctab.

Todas as análises estatísticas dos valores de diversidade funcional (RaoF) foram realizadas em R (R Core Team, 2014). As métricas da paisagem foram medidas usando FRAGSTAT v4.2.1 (McGarigal, 2015) e QGis v3.4 foi usado para reclassificar as imagens raster e determinar a área de buffer.

Resultados

Caracterização da Paisagem

Os processos de fragmentação, ocorridos principalmente na primeira década analisada, alteraram a configuração da paisagem. Alguns fragmentos sofreram mais com a perda de habitat e outros tornaram-se mais isolados com o tempo. A1 e A4 eram os maiores fragmentos florestais, mas sofreram com o desmatamento ao longo dos anos e perderam mais de 50% de sua área florestal. Em contrapartida, A2 destaca-se por um aumento considerável na sua cobertura (84%). Atualmente, os maiores fragmentos florestais são a A1 (5.075 ha), A5 (4.357 ha) e a A2 (4.239 ha). (Fig. 2, Material eletrônico suplementar, Tabela S4).

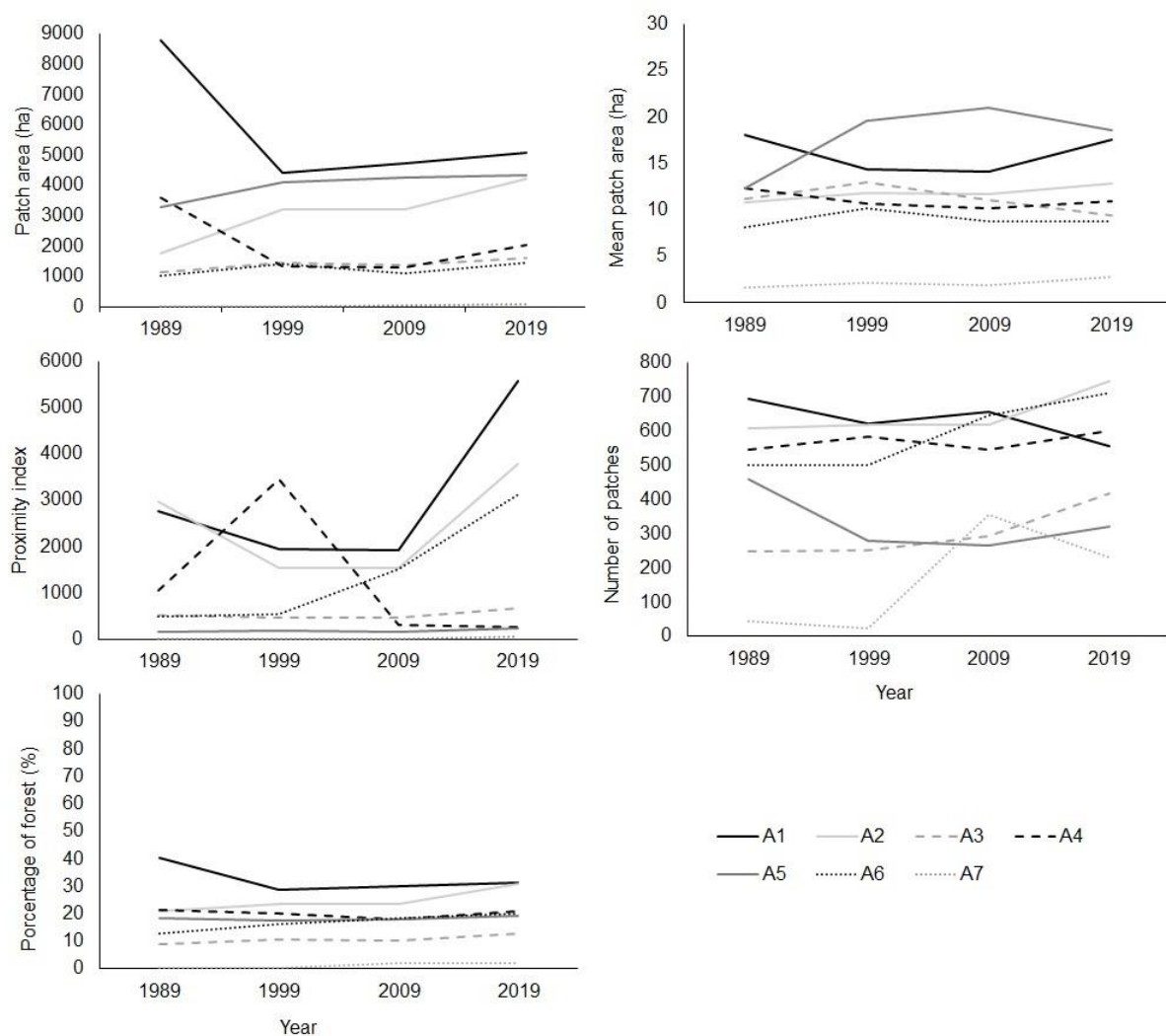


Figura 2. Variação ao longo do tempo na área do fragmento, área média dos fragmentos na paisagem, índice de proximidade do fragmento, número de fragmentos na paisagem e porcentagem de floresta na paisagem dentro do buffer de 10 km.

Os fragmentos florestais da A1 e da A2 apresentaram um aumento no isolamento já nos primeiros dez anos de amostragem. Apesar disso, eles são os fragmentos menos isolados hoje. Por outro lado, A4 apresentou queda considerável em seu índice de proximidade, e junto com A5 e A7 são os fragmentos mais isolados em 2019. A6 destaca-se pela redução do grau de isolamento nas últimas duas décadas (Fig. 2, Material eletrônico suplementar, Tabela S4).

A paisagem que compõem A5 se destaca por apresentar os maiores valores médios de área dos fragmentos florestais ao longo dos anos (Fig. 2). A dinâmica da paisagem com relação ao número de fragmentos florestais obteve variações ao longo dos anos, as paisagens que compõem a A1 e A2 apresentaram maior quantidade de fragmentos no início da amostragem e

A2 e A6 tornaram-se as paisagens mais fragmentadas na atualidade (Fig. 2, Material eletrônico suplementar, Tabela S4). A porcentagem de habitat florestal presente nas paisagens não mudou ao longo dos anos, mas a quantidade não excede 31% da cobertura florestal disponível para as espécies em nenhuma das paisagens analisadas (Fig. 2, Material eletrônico suplementar, Fig. S1)

Diversidade e relações com variáveis

Um total de 77 espécies de samambaias foram registradas nos fragmentos florestais analisados, com as áreas A4, A1 e A6 apresentando a maior riqueza (37, 32 e 25 espécies, respectivamente). A1, A4 e A5 apresentaram o maior número de espécies exclusivas dessas áreas (9, 9 e 6, respectivamente). As espécies mais frequentes foram *Asplenium formosum* Willd. e *Blechnum occidentale* L. encontrados em todos os fragmentos e *Asplenium serratum* L., *Campyloneurum phyllitidis* (L.) C.Presl e *Pecluma pilosa* (A.M.Evans) M.Kessler & A.R.Sm. encontrado em seis fragmentos. Um total de 19 espécies especialistas foram registradas e as áreas com maior riqueza dessas espécies foram A4 (8), A3 (5), A1 e A6 (3, cada) (Tabela 1).

Tabela 1. Lista das espécies de samambaias registradas em áreas de Floresta Atlântica Nordestina, Brasil. * Espécies especialistas florestais

Família / Espécie	A1	A2	A3	A4	A5	A6	A7
Anemiaceae							
<i>Anemia hirta</i> (L.) Sw.		X				X	
<i>Anemia villosa</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.					X		
Aspleniaceae							
<i>Asplenium auriculatum</i> Sw.	X						
<i>Asplenium auritum</i> Sw. *					X		
<i>Asplenium claussenii</i> Hieron.							X
<i>Asplenium cristatum</i> Lam. *							X
<i>Asplenium formosum</i> Willd.	X	X	X	X	X	X	X
<i>Asplenium pumilum</i> Sw.					X		
<i>Asplenium salicifolium</i> L.		X		X		X	
<i>Asplenium serratum</i> L.	X	X		X	X	X	X
Athyriaceae							
<i>Diplazium cristatum</i> (Desr.) Alston *	X						
Blechnaceae							
<i>Blechnum occidentale</i> L.	X	X	X	X	X	X	X
<i>Neoblechnum brasiliense</i> (Desv.) Gasper & V.A.O. Dittrich	X	X		X	X	X	
<i>Salpichlaena volubilis</i> (Kaulf.) J.Sm. *					X		

<i>Telmatoblechnum serrulatum</i> (Rich.) Perrie, D.J. Ohlsen & Brownsey							X
Cyatheaceae							
<i>Cyathea abbreviata</i> I.Fern.			X	X			
<i>Cyathea microdonta</i> (Desv.) Domin	X	X	X		X	X	
<i>Cyathea phalerata</i> Mart. *			X				
<i>Cyathea praecincta</i> (Kunze) Domin *				X			
Didymochlaenaceae							
<i>Didymochlaena truncatula</i> (Sw.) J.Sm. *	X						
Dryopteridaceae							
<i>Ctenitis distans</i> (Brack.) Ching	X		X	X	X		
<i>Cyclodium heterodon</i> (Schrاد.) T.Moore		X		X			
<i>Cyclodium meniscioides</i> (Willd.) C.Presl *				X			
<i>Elaphoglossum iguapense</i> Brade *			X				
<i>Elaphoglossum glabellum</i> J.Sm.		X					
<i>Megalastrum eugenii</i> (Brade) A.R.Sm. & R.C.Moran	X						
<i>Mickelia scandens</i> (Raddi) R.C.Moran, Labiak & Sundue	X						
<i>Polybotrya osmundacea</i> Willd.	X			X	X		
Hymenophyllaceae							
<i>Didymoglossum krausii</i> (Hook. & Grev.) C. Presl	X		X	X		X	X
<i>Hymenophyllum hirsutum</i> (L.) Sw.		X					
Lindsaeaceae							
<i>Lindsaea lancea</i> (L.) Bedd.	X						
Lomariopsidaceae							
<i>Lomariopsis marginata</i> (Schrاد.) Kuhn	X			X			
Lygodiaceae							
<i>Lygodium venustum</i> Sw.				X	X	X	
<i>Lygodium volubile</i> Sw.	X		X	X	X		
Marattiaceae							
<i>Danaea geniculata</i> Raddi	X			X			
Nephrolepidaceae							
<i>Nephrolepis pectinata</i> (Willd.) Schott							X
<i>Nephrolepis rivularis</i> (Vahl) Mett. ex Krug				X			
Polypodiaceae							
<i>Campyloneurum phyllitidis</i> (L.) C.Presl	X	X		X	X	X	X
<i>Microgramma squamulosa</i> (Kaulf.) de la Sota		X	X	X		X	
<i>Microgramma vacciniifolia</i> (Langsd. & Fisch.) Copel.	X				X	X	X
<i>Nipidium crassifolium</i> (L.) Lellinger		X					
<i>Pecluma pectinatifolia</i> (Lindm.) M.G.Price		X					
<i>Pecluma pilosa</i> (A.M.Evans) M.Kessler & A.R.Sm.	X		X	X	X	X	X
<i>Phlebodium pseudoaureum</i> (Cav.) Lellinger			X	X	X		X
<i>Pleopeltis astrolepis</i> (Liebm.) E.Fourn.				X	X	X	X
<i>Pleopeltis desvauxii</i> (Klotzsch) Salino *			X	X		X	
<i>Pleopeltis hirsutissima</i> (Raddi) de la Sota				X			
<i>Serpocaulon catharinae</i> (Langsd. & Fisch.) A.R.Sm.			X	X			

<i>Serpocaulon xpubescens</i> (Rosenst.) Schwartzb. & A.R. Sm.		X		X			
Pteridaceae							
<i>Acrostichum danaeifolium</i> Langsd. & Fisch.	X						
<i>Adiantopsis radiata</i> (L.) Fée	X	X	X		X	X	
<i>Adiantum glaucescens</i> Klotzsch *				X			
<i>Adiantum lucidum</i> (Cav.) Sw.	X		X	X			
<i>Adiantum obliquum</i> Willd.	X						X
<i>Adiantum pectinatum</i> Kunze ex Baker				X		X	
<i>Adiantum pulverulentum</i> L.					X		
<i>Adiantum raddianum</i> C.Presl							X
<i>Adiantum terminatum</i> Kunze ex Miq.	X		X				
<i>Adiantum tetraphyllum</i> Willd.				X			
<i>Doryopteris pentagona</i> Pic.Serm.	X				X		X
<i>Doryopteris sagittifolia</i> (Raddi) J.Sm. *		X		X			
<i>Hemionitis palmata</i> L.				X			
<i>Polytaenium citrifolium</i> (L.) Schuettp.		X				X	
<i>Polytaenium lineatum</i> (Sw.) Kaulf. *						X	
<i>Pteris propinqua</i> J.Agardh *				X			
<i>Pteris splendens</i> Kaulf. *			X				
<i>Vittaria graminifolia</i> Kaulf. *		X	X				
<i>Vittaria lineata</i> (L.) Sm. *				X		X	
Saccolomataceae							
<i>Saccoloma elegans</i> Kaulf. *				X			
Tectariaceae							
<i>Triplophyllum dicksonioides</i> (Fée) Holttum	X	X		X			
Thelypteridaceae							
<i>Christella hispidula</i> (Decne.) Holttum		X	X			X	
<i>Christella patens</i> (Sw.) Pic.Serm.		X					
<i>Cyclosorus interruptus</i> (Willd.) H. Ito	X						
<i>Goniopteris abrupta</i> (Desv.) A.R.Sm. *	X						
<i>Meniscium angustifolium</i> Willd.	X			X			
<i>Meniscium serratum</i> Cav.	X					X	
<i>Steiropteris polypodioides</i> (Raddi) Salino & T.E. Almeida	X		X				
Total: 77 espécies	32	22	21	37	22	25	12

A riqueza total das espécies de samambaias teve o maior número de relações em todas as escalas espaciais. Porém, o modelo que melhor explica a riqueza é a escala de 3 km em 1989, tendo uma forte relação positiva com a área do fragmento e a quantidade de manchas na paisagem. As espécies especialistas são explicadas exclusivamente pelo número de manchas presentes na paisagem de 1999 que compõem a escala de 3 km e essa relação foi positiva (Tabela 2 e 3).

Para RaoF, o modelo que compõem as variáveis de 1989 e na escala de 10 km, foi o único que se diferiu do modelo nulo, mas não apresentou relações significativas com a diversidade funcional (Tabela 2 e 3). Nenhum dos fatores que caracterizam a comunidade de samambaias mostrou relações consideráveis com as variáveis atuais (2019).

Tabela 2. Resultado das relações entre riqueza total (TR), riqueza de especialistas (RS) e diversidade funcional (RaoF) das samambaias de Floresta Atlântica com as métricas de paisagem obtidas a partir de modelos lineares generalizados (GLMs). Legenda: Área do patch (area), índice de proximidade (prox) e número de manchas na paisagem (np).

		AIC	β	SE	p-value	Intervalo de confiança	
						baixo	alto
		TR					
1 km	Nulo	53.456	3.19575	0.07647	0.00000	3.04203	3.34198
	area89	48.307	0.00491	0.00170	0.00307	0.00164	0.00831
	prox89		-0.01829	0.01437	0.19782	-0.04710	0.00940
	np89		0.11126	0.05899	0.06232	-0.00581	0.22587
	area99	51.373	0.00357	0.00377	0.34620	-0.00392	0.01087
	prox99		-0.00116	0.03941	0.97660	-0.07778	0.07695
	np99		0.03463	0.16713	0.83610	-0.29703	0.35924
	area09	47.02	-0.00383	0.00291	0.19366	-0.00946	0.00199
	prox09		-0.02095	0.03424	0.53849	-0.08940	0.04521
	np09		-0.07497	0.03668	0.04063	-0.14733	-0.00320
	area19	53.951	0.00083	0.00039	0.79230	-0.01039	0.00807
	prox19		0.00058	0.00037	0.72390	-0.04577	0.06147
3 km	np19		0.02033	0.01117	0.37400	-0.18074	0.06782
	area89	45.098	0.00044	0.00015	0.00274	0.00015	0.00074
	prox89		-0.00009	0.00037	0.79787	-0.00083	0.00061
	np89		0.01590	0.00563	0.00483	0.00486	0.02695
	area99	46.329	0.00033	0.00016	0.03113	0.00003	0.00066
	prox99		0.00031	0.00045	0.49083	-0.00059	0.00117
5 km	np99		0.01521	0.00547	0.00431	0.00469	0.02620
	area89	48.776	0.00015	0.00007	0.03627	0.00001	0.00029
	prox89		-0.00014	0.00012	0.21928	-0.00038	0.00009
	np89		0.00482	0.00225	0.02654	0.00054	0.00942
	area99	48.993	-0.00001	0.00008	0.92720	-0.00018	0.00015
	prox99		0.00024	0.00037	0.51180	-0.00047	0.00098
10 km	np99		0.00223	0.00356	0.53150	-0.00480	0.00921
	area89	47.404	0.00002	0.00004	0.51744	-0.00005	0.00010
	prox89		-0.00012	0.00010	0.22228	-0.00032	0.00007
	np89		0.00160	0.00071	0.02125	0.00023	0.00304
	area99	46.133	0.00003	0.00007	0.65250	-0.00010	0.00016
	prox99		0.00015	0.00011	0.13720	-0.00005	0.00036

	np99		0.00050	0.00073	0.49580	-0.00095	0.00191
	area09	49.799	0.00012	0.00006	0.05387	0.00000	0.00024
	prox09		-0.00046	0.00024	0.05420	-0.00092	0.00001
	np09		0.00269	0.00101	0.00791	0.00071	0.00466
	area19	52.285	0.00008	0.00006	0.15039	-0.00003	0.00020
	prox19		-0.00006	0.00006	0.32938	-0.00017	0.00006
	np19		0.00118	0.00057	0.03756	0.00007	0.00232
SR							
	Nulo	31.581	1.23210	0.20410	0.00000	0.80348	1.60720
	area99	29.869	0.00056	0.00058	0.29977	-0.00048	0.00199
3 km	prox99		-0.00085	0.00144	0.54639	-0.00387	0.00183
	np99		0.04248	0.01765	0.00600	0.01132	0.08327
RaoF							
	Nulo	-17.052	0.40192	0.02196	0.00000	0.358875	0.44496
10 km	area89	-20.247	1.59E-05	0.00001	0.15357	0.00000	0.00003
	prox89		-0.00005	0.00002	0.09806	-0.00009	-0.00001
	np89		0.00005	0.00013	0.73642	-0.00021	0.00031

Tabela 3. Resultado das relações entre riqueza total (TR), riqueza de especialistas (RS) e diversidade funcional (RaoF) das samambaias de Floresta Atlântica com métricas de paisagem obtidas a partir dos melhores modelos lineares generalizados (GLMs) selecionados. * Indica o melhor modelo selecionado; + união de variáveis e (-) relação negativa. Legenda: Área do patch (area), índice de proximidade (prox) e número de patches na paisagem (np).

Variáveis independentes		AICc	dAIC	R ² .adj
TR				
10 km	np89	67.4	2.3	0.378
	area09+(-)prox09+np09	69.8	4.7	0.300
	np19	72.3	7.2	-0.314
5 km	area89+np89	68.8	3.7	0.157
3 km *	area89+np89	65.1	0	0.706
	area99+np99	66.3	1.2	0.651
1 km	area89	68.3	3.2	0.299
	np09	71.5	6.4	-0.194
SR				
3 km *	np99	49.9	0	0.651

Discussão

Caracterização da Paisagem e Diversidade

Dean (1996) atribuiu a exploração dos recursos florestais (extração de madeira, frutas, lenha e caça) e a exploração da terra para uso humano (pastagens, agricultura e silvicultura) como as principais causas imediatas da perda de habitat. No Nordeste do Brasil, Ranta et al. (1998) ilustraram que o processo de fragmentação florestal teve início com a chegada dos

portugueses, através da exploração madeireira, mas o extrativismo deu lugar ao cultivo da cana-de-açúcar que rapidamente dominou a economia nordestina e ocupou grande parte das áreas florestais.

Estima-se que as florestas ao norte do rio São Francisco ocupem uma área de 76.938 km² (Tabarelli e Santos 2004), porém em 1990 essas florestas foram reduzidas a 6% de sua cobertura florestal (Tabarelli et al. 2006), sofrendo ainda mais perdas até o ano de 2000, onde 11% dos fragmentos perderam em média 35% de suas áreas (Tabarelli et al. 2005).

A1 e A4 foram os fragmentos que mais perderam cobertura florestal e fazem parte de dois importantes complexos florestais para a conservação da biodiversidade, respectivamente a Serra das Mascarenhas e a Serra do Urubu. Porém, como a A1 não é uma unidade de conservação, fica mais difícil ter qualquer controle sobre os inúmeros impactos antrópicos. Esses impactos são principalmente atividades agrícolas e plantações de cana-de-açúcar e banana, além do uso de estradas dentro da floresta para o transporte de gado e práticas de extração ilegal de madeira (SEMAS 2014). A transformação da A4 em uma RPPN (CPRH / DPR nº 021/2011) pode ter sido a ação responsável pelo ganho de cobertura florestal a partir de 2009, mas ainda sofrem com a pressão antrópica, principalmente devido a uma matriz composta por atividades de pecuária e cultivo de cana-de-açúcar (AMANE 2012). Essa realidade de pressões antrópicas se estende à maioria das paisagens analisadas.

Os fragmentos explorados no presente estudo foram as maiores manchas florestais composta na paisagem, com uma área bem acima da média, o que ilustra que em seu entorno existem fragmentos muito pequenos. Ranta et al. (1998), em estudo realizado na Floresta Atlântica do Nordeste, caracterizou as paisagens como sendo compostas por pequenos fragmentos próximos uns dos outros. A cobertura florestal mínima indicada para uma paisagem é de 40%, sendo dividida em 10% em um grande fragmento e o restante em muitos pequenos fragmentos (Arroyo-Rodríguez et al. 2020). A realidade das paisagens analisadas não atinge esse limite, na verdade a maioria delas possui até 20% de cobertura florestal, estando distribuídas principalmente em um grande fragmento.

A restauração e criação de pequenos fragmentos podem ser importantes para reduzir o isolamento e ter conectividade entre fragmentos maiores (Arroyo-Rodríguez et al. 2020; Uezu et al. 2008). A maioria dos fragmentos florestais analisados aumentou seu grau de isolamento, seja pela perda de habitat ou mesmo pela supressão total de um pequeno fragmento. É necessária uma ação voltada à restauração dessas paisagens e à qualidade da matriz para garantir a sobrevivência das espécies nessas florestas.

Farias et al. (2017) listaram em seu estudo as 10 áreas mais ricas em samambaias e licófitas ao norte do rio São Francisco, que incluem A1, A2, A3 e A4. A atual riqueza de samambaias encontrada no presente estudo foi menor em comparação com levantamentos históricos para as mesmas áreas. No entanto, deve-se levar em consideração as diferenças de metodologias e esforço amostral (Tabela 4). Observando a dinâmica da paisagem, a A2 obteve menor perda de cobertura florestal e menor grau de isolamento no período analisado e, conseqüentemente, menor perda de espécies. Esses dois fatores, perda de habitat (redução na quantidade de habitat adequado) e fragmentação (separação de habitat e conectividade reduzida) alteram o equilíbrio entre as taxas de imigração e extinção, afetando assim a diversidade (Jackson e Sax 2010).

Tabela 4. Riqueza histórica e atual de samambaias nos locais amostrados em Floresta Atlântica. * riqueza histórica considerando o estudo realizado na RPPN Frei Caneca, mesma mancha florestal da A4. ** Riqueza atual adicionada à pesquisa realizada por Farias et al (2017).

Áreas	Riqueza histórica	Riqueza atual	Referência
A1	88	32	Pietrobon e Barros (2003)
A2	40	22	Santiago et al. (2004)
A3	46	21	Xavier e Barros (2005)
A4	132*	90**	Lopes (2003)

Relações com variáveis

A comunidade de samambaias no presente estudo respondeu de forma diferente às características da paisagem, tanto em escalas temporais quanto espaciais. Silva et al. (2014) utilizaram um buffer de 1 km para avaliar as influências da paisagem na riqueza, abundância e diversidade de samambaias, no entanto, apenas o tamanho do fragmento obteve relações, o grau de isolamento e o tipo de matriz não. No presente estudo, o buffer de 3 km respondeu melhor às variáveis riqueza e riqueza de especialista. Portanto, os efeitos das mudanças do habitat podem ser dependentes da escala e nenhuma escala única pode ser apropriada porque, por exemplo, a perda da cobertura florestal pode ter efeitos em uma escala temporal ou espacial diferente da fragmentação do habitat (Alofs et al. 2014).

As espécies de samambaias não responderam às características atuais da paisagem, mas foram melhor explicadas pelas características do passado. Kuussaari et al. (2009) afirmaram que se a riqueza atual de espécies é mais bem definida por variáveis da paisagem do passado do que as atuais, a presença de dívida de extinção pode ser assumida. No entanto, o tamanho dessa dívida de extinção ainda deve ser explorado.

A riqueza total de espécies foi mais bem explicada pela estrutura da paisagem de 1989, enquanto as espécies especialistas respondem melhor a 1999. Metzger et al. (2009) também encontraram respostas diferentes na Floresta Atlântica, onde as espécies arbóreas tolerantes à sombra tiveram um tempo de resposta mais curto do que as intolerantes. Essas diferenças estão relacionadas a uma maior tendência de extinção local de espécies especialistas devido à sua restrição de nicho e sensibilidade às mudanças ambientais (Henle et al. 2004). Características como reprodução clonal, encontradas em algumas samambaias, podem torná-las mais fortes a esses distúrbios (Sharpe e Mehlreter 2010), estas na maioria das vezes generalistas.

Os dois componentes que ilustram a riqueza de samambaias mostraram responder tanto as características da mancha (área do fragmento) quanto a estrutura da paisagem (número de manchas). Essas relações não foram observadas em um estudo realizado em florestas temperadas chilenas, mas as respostas encontradas não foram apenas para a riqueza de samambaias, os autores incluíram outros grupos taxonômicos na mesma análise (Noh et al. 2019). Um dos fatores que pode ter contribuído para a dívida de extinção é que apesar da perda de habitat ao longo dos anos, ainda existem grandes manchas, pelo menos a mancha amostrada, permitindo a permanência de espécies de samambaias.

Além da perda de habitat, a fragmentação pode resultar em um aumento no número de manchas, uma diminuição no tamanho das manchas e aumento do isolamento (Fahrig 2003). Tanto o total de espécies quanto a riqueza de especialistas foram positivamente influenciados pelo número de manchas na paisagem. O número de pequenas manchas pode reduzir o isolamento e melhorar a conexão entre as espécies (Arroyo-Rodríguez et al. 2020), possibilitando a colonização de espécies novas e tolerantes a condições ambientais adversas (Laurance et al. 2006).

Não foi observado uma dívida de extinção para a diversidade funcional (RaoF), neste caso, duas alternativas podem ser consideradas, a primeira é que as espécies foram capazes de persistir acima de seu limiar de extinção, e a outra é que a dívida de extinção já tenha sido paga (Kuussaari et al. 2009). Considerando que os fragmentos florestais nordestinos estão passando por um processo de homogeneização funcional (Goetz et al, dados não publicados) e que as espécies especialistas responderam de forma mais rápida as alterações da paisagem, acreditamos que a ausência da dívida de extinção relacionado aos traços funcionais já tenha sido paga, comprometendo a funcionalidade dos fragmentos florestais analisados.

As samambaias são componentes importantes do sub-bosque da floresta, e este estrato participa ativamente no estabelecimento e sobrevivência de mudas de árvores de dossel e abriga

diferentes grupos de animais (Oliveira et al. 2001; Oliveira e Amaral 2005). Se os fragmentos florestais continuarem a sofrer fragmentação e perda de cobertura de habitat, a dívida de extinção será paga e muitas espécies serão extintas, localmente, refletindo na redução da diversidade taxonômica e funcional e afetando diretamente a funcionalidade dos ecossistemas (Tilman 2001).

Conclusão

Nossos dados demonstram que há uma defasagem na resposta da riqueza total e de espécies especialistas de samambaias na Floresta Atlântica nordestina, então uma dívida de extinção pode ser assumida. Além disso, acreditamos que o processo de fragmentação da Floresta Atlântica comprometeu a diversidade funcional das samambaias. As samambaias responderam tanto às características da mancha quanto ao número de manchas na paisagem, o que demonstra que a disponibilidade de habitat na matriz também é importante para a manutenção dessas espécies, principalmente as especialistas florestais que tendem a ter uma resposta mais rápida ao habitat alterar. Neste cenário atual, se nenhuma ação de conservação e regeneração da cobertura florestal for realizada, as espécies de samambaias estarão em um caminho em direção a extinção local, mesmo que não ocorra mais perda de habitat. É necessário restabelecer a qualidade da matriz aumentando a cobertura florestal para que a conectividade entre as populações ocorra e o equilíbrio biótico se restabeleça, garantido a permanência das espécies e o estancamento da dívida de extinção, bem como a funcionalidade do ecossistema.

Referências

- Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC et al (2013) Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift* 22(6):711-728. <https://dx.doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>
- Alofs KM, González AV, Fowler NL (2014) Local native plant diversity responds to habitat loss and fragmentation over different time spans and spatial scales. *Plant Ecology* 215(10): 1139-1151. <https://doi.org/10.1007/s11258-014-0372-5>
- AMANE – Associação para proteção da Mata Atlântica do nordeste (2012) Plano de Manejo RPPN Pedra D'anta. Recife.

- Arroyo-Rodríguez V, Fahrig L, Tabarelli M et al. (2020) Designing optimal human-modified landscapes for forest biodiversity conservation. *Ecology letters* 23(9): 1404-1420. <https://doi.org/10.1111/ele.13535>
- Bommarco R, Lindborg R, Marini L, Öckinger E (2014) Extinction debt for plants and flower-visiting insects in landscapes with contrasting land use history. *Diversity and Distributions* 20(5): 591-599. <https://doi.org/10.1111/ddi.12187>
- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E et al (2003) A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian journal of Botany* 51(4):335-380. <https://doi.org/10.1071/BT02124>
- Dai X, Chen C, Li Z, Wang X (2020) Taxonomic, Phylogenetic, and Functional Diversity of Ferns at Three Differently Disturbed Sites in Longnan County, China. *Diversity* 12(4):135. <https://doi.org/10.3390/d12040135>
- Dean W (1996) *A ferro e fogo: a história e a devastação da Mata Atlântica brasileira*. São Paulo: Companhia das Letras.
- Farias R, Silva I, Pereira AF et al. (2017) Inventory of Ferns and Lycophytes of the RPPN Pedra D'Anta, Pernambuco state, northeastern Brazil. *Biota Neotropica* 17(4):e20170364. <https://doi.org/10.1590/1676-0611-BN-2017-0364>
- Fahrig L (2003) Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 34(1):487-515. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419>
- Gross A, Silva AC, Cruz AP et al (2018) Fragmentation as a key driver of tree community dynamics in mixed subtropical evergreen forests in Southern Brazil. *Forest Ecology and Management* 411:20-26. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.01.013>
- Haddad NM, Brudvig LA, Clobert J et al (2015) Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Sci. Adv.* 1:e1500052. DOI: 10.1126/sciadv.1500052
- Henle K, Davies KF, Kleyer M et al. (2004) Predictors of species sensitivity to fragmentation. *Biodiversity & Conservation* 13(1): 207-251. <https://doi.org/10.1023/B:BIOC.00000004319.91643.9e>
- Hylander K, Ehrlén J (2013) The mechanisms causing extinction debts. *Trends in ecology & evolution* 28(6): 341-346. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.01.010>

Isbell F, Calcagno V, Hector A et al (2011) High plant diversity is needed to maintain ecosystem services. *Nature* 477:199-202. <https://doi.org/10.1038/nature10282>

Jackson ST, Sax DF (2010) Balancing biodiversity in a changing environment: extinction debt, immigration credit and species turnover. *Trends in ecology & Evolution* 25(3): 153-160. <https://www.sciencedirect.com/science/journal/01695347>

Kuussaari M, Bommarco R, Heikkinen RK et al. (2009). Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. *Trends in ecology & evolution*, 24(10): 564-571. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.04.011>

Laurance WF (2000) Do edge effects occur over large spatial scales?. *Tree*, 15(4): 134-135.

Laurance WF, Nascimento HEM, Laurance SG et al (2006) Rain forest fragmentation and the proliferation of successional trees. *Ecology* 87:469–482. <https://doi.org/10.1890/05-0064>

Leps J, de Bello F, Lavorel S, Berman S (2006) Quantifying and interpreting functional diversity of natural communities: practical considerations matter. *Preslia* 78: 481–50.

Lindenmayer DB, Fischer J (2006) Habitat fragmentation and landscape change: an ecological and conservation synthesis. Island Press.

Lindborg R, Eriksson O (2004) Historical landscape connectivity affects present plant species diversity. *Ecology* 85(7): 1840-1845. <http://www.jstor.org/stable/3450357>

Lopes MS (2003) Florística, aspectos ecológicos e distribuição altitudinal das pteridófitas em remanescentes de Floresta Atlântica no estado de Pernambuco, Brasil (Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Pernambuco).

Mason NW, de Bell F, Mouillot D, et al (2013) A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological gradients. *Journal of Vegetation Science* 24(5):794-806. <https://doi.org/10.1111/jvs.12013>

McGarigal K (2015) *Fragstats help*. <http://www.umass.edu/landeco/research/fragstats/documents/fragstats.help.4.2.pdf>.

Metzger JP, Martensen AC, Dixo M et al. (2009) Time-lag in biological responses to landscape changes in a highly dynamic Atlantic Forest region. *Biological conservation* 142(6): 1166-1177. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.01.033>

- Mouchet MA, Villéger S, Mason NW, Mouillot D (2010) Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology* 24(4):867-876. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01695.x>
- Mueller-Dombois D, Ellenberg H (1974) *Aims and methods of vegetation ecology*. Wiley.
- Murakami K, Maenaka H, Morimoto Y (2005) Factors influencing species diversity of ferns and fern allies in fragmented forest patches in the Kyoto city area. *Landscape and Urban Planning* 70(3-4): 221-229. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2003.10.019>
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG et al (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853-858. <https://doi.org/10.1038/35002501>
- Noh, Jk, Echeverría C, Pauchard A, Cuenca P (2019) Extinction debt in a biodiversity hotspot: the case of the Chilean Winter Rainfall-Valdivian Forests. *Landscape and ecological engineering* 15(1): 1-12. <https://doi.org/10.1007/s11355-018-0352-3>
- Oliveira NA, Amaral IL (2005) Aspectos florísticos, fitossociológicos e ecológicos de um sub-bosque de terra firme na Amazônia Central, Amazonas, Brasil. *Acta Amazonica* 35(1): 1-16. <https://doi.org/10.1590/S0044-59672005000100002>
- Oliveira RJ, Mantovani W, Melo MMRF (2001). Estrutura do componente arbustivo-arbóreo da floresta atlântica de encosta, Peruíbe, SP. *Acta Botânica Brasílica* 15:391-412. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062001000300009>
- Pérez-Harguindeguy N, Diaz S, Gamier E et al (2013) New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61:167-234. <https://doi.org/10.1071/BT12225>
- Pietrobon, MR, Barros, ICL (2003) Pteridófitas de um fragmento florestal na Serra do Mascarenhas, estado de Pernambuco, Brasil. *INSULA Revista de Botânica* 32:73-73.
- PPG I (2016) A community-derived classification for extant lycophytes and ferns. *Journal of Systematics and Evolution* 54(6):563-603. <https://doi.org/10.1111/jse.12229>
- Prado J, Sylvestre LS, Labiak PH et al (2015) Diversity of ferns and lycophytes in Brazil. *Rodriguésia* 66(4): 1073-1083. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201566410>

R Core Team (2014) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. www.Rproject.org.

Ranta P, Blom T, Niemelä J et al. (1998) The fragmented Atlantic rain forest of Brazil: size, shape and distribution of forest fragments. *Biodiversity Conservation* 7: 385-403. <https://doi.org/10.1023/A:1008885813543>

Rao CR (1982) Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. *Theoretical population biology* 21(1):24-43. [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(82\)90004-1](https://doi.org/10.1016/0040-5809(82)90004-1)

Rocha-Uriarte L, Becker DF, Graeff V et al (2016) Functional patterns and species diversity of epiphytic vascular spore-producing plants in riparian forests with different vegetation structure from southern Brazil. *Plant Ecology and Evolution* 149(3):261-271.

Rodríguez-Loinaz G, Amezaga I, Onaindia M (2012) Does forest fragmentation affect the same way all growth-forms? *Journal of Environmental Management* 94: 125-131. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2011.06.024>

Santiago ACP, Barros ICL, Sylvestre LDS (2004) Pteridófitas ocorrentes em três fragmentos florestais de um brejo de altitude (Bonito, Pernambuco, Brasil). *Acta Botanica Brasilica* 18:781-792.

SEMAS - Secretaria de Meio Ambiente e Sustentabilidade (2014) Proposta para criação de Unidades de Conservação na Mata de Siriji, em São Vicente Ferrer - PE. 50 p.

Sharpe JM, Mehltreter K (2010) Ecological insights from fern population dynamics. In: Mehltreter K, Walker LR, Sharpe JM (eds) *Fern ecology*, Cambridge University Press, New York, pp. 61-110.

Silva JMC, Casteleti CHM (2003) Status of the biodiversity of the Atlantic Forest of Brazil. In: Galindo-Leal C, Câmara IG (eds.) (ed) *The Atlantic Forest of South America: Biodiversity Status, Threats, and Outlook*. CABS and Island Press, Washington, 43-59.

Silva IAA, Pereira AFN, Barros ICL (2011) Edge effects on fern community in an Atlantic Forest remnant of Rio Formoso, PE. Brazil. *Braz J Biol* 71(2):421-430. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842011000300011>

Silva IAA, Pereira AFN, Barros ICL (2014) Fragmentation and loss of habitat: consequences for the fern communities in Atlantic Forest remnants in Alagoas, north-eastern Brazil. *Plant Ecology & Diversity* 7(4):509-517. <https://doi.org/10.1080/17550874.2013.862750>

Silva VLD, Schmitt JL (2015) The effects of fragmentation on Araucaria Forest: analysis of the fern and lycophyte communities at sites subject to different edge conditions. *Acta Bot Bras* 29(2):223-230. <https://doi.org/10.1590/0102-33062014abb3760>

a_Silva VL, Mallmann IT, Graeff V et al (2018) Phytosociological contrast of ferns and lycophytes from forest fragments with different surroundings matrices in southern Brazil. *Braz J Biol* 79(3):495-504. <https://doi.org/10.1590/1519-6984.186077>

b_Silva VL, Mehltreter K, Schmitt JL (2018) Ferns as potential ecological indicators of edge effects in two types of Mexican forests. *Ecological indicators* 93:669-676. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.05.029>

Sierra AM, Toledo JJ, Nascimento HE et al. (2019) Are extinction debts reflected in temporal changes of life history trait profiles? A fifteen-year reappraisal of bryophyte metacommunities in a fragmented landscape. *Biological Conservation* 238(108218). <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.108218>

Tabarelli M, Pinto LP, Silva JMC et al. (2005) Challenges and opportunities for biodiversity conservation in the Brazilian Atlantic Forest. *Conservation Biology* 19(3): 695-700. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00694.x>

Tabarelli M, Santos, MMA. (2004) Uma breve descrição sobre a história natural dos brejos nordestinos. In: Porto KC, Cabral JJP, Tabarelli M (eds). *Brejos de altitude em Pernambuco e Paraíba: história natural, ecologia e conservação*. Brasília: Ministério do Meio Ambiente pp 111-122.

Tabarelli M, Aguiar AV, Grillo AS, Santos AMM (2006) Fragmentação e perda de habitats na Mata Atlântica ao norte do rio São Francisco. In: Siqueira-Filho JA, Leme EMC (eds) *Fragmentos de Mata Atlântica do Nordeste. Biodiversidade, Conservação e suas Bromélias*. Andréa Jakobson Estúdio, Rio de Janeiro pp 81-99.

Tilman D, May RM, Lehman CL, Nowak MA (1994) Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* 371(6492): 65-66. <https://doi.org/10.1038/371065a0>

Tilman D (2001) Functional diversity. *Encyclopedia of biodiversity* 3(1): 109-120.

Uezu A, Beyer DD, Metzger JP (2008) Can agroforest woodlots work as stepping stones for birds in the Atlantic forest region? *Biodivers. Conserv.* 17:1907–1922. <https://doi.org/10.1007/s10531-008-9329-0>

Uezu A, Metzger JP (2016) Time-lag in responses of birds to Atlantic Forest fragmentation: restoration opportunity and urgency. *PloS one* 11(1): e0147909. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0147909>

Veloso HP, Rangel-Filho ALR, Lima JCA (1991) Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal. IBGE.

Wearn OR, Reuman DC, Ewers RM (2012) Extinction debt and windows of conservation opportunity in the Brazilian Amazon. *Science* 337(6091): 228-232. DOI: 10.1126/science.1219013

Xavier SRS, Barros ICL (2005) Pteridoflora e seus aspectos ecológicos ocorrentes no Parque Ecológico João Vasconcelos Sobrinho, caruaru, PE, brasil. *Acta botanica brasílica* 19(4):775-781. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062005000400013>

Material eletrônico suplementar

Tabela S1. Lista das áreas do estudo em Floresta Atlântica e altitude média. PE = Pernambuco; Al = alagoas. Temperatura e precipitação de acordo com Clima de Koopen (Alvares et al. 2013).

Sigla	Áreas	Coordenadas	Município (Estado)	Altitude (m)
A1	Mata do Estado	7°36'58.30"S, 35°30'33.90"W	São Vicente Ferrer (PE)	544
A2	PNM Mata da Chuva	8°30'53.10"S, 35°42'58.00"W	Bonito (PE)	768
A3	PNM Professor João Vasconcelos Sobrinho	8°22'19.56"S, 36° 1'25.98"W	Caruaru (PE)	886
A4	RPPN Pedra D'Anta	8°41'28.2"S, 35°51'31.3"W	Lagoa dos Gatos (PE)	650
A5	REBIO Pedra Talhada	9°14'57.24"S, 36°25'12.57"W	Quebrangulo (AL)	684
A6	RPPN Serra do Contente	8°15'42.4"S, 35°33'05.8"W	Gravatá (PE)	641
A7	Mata Vertentes	8°11'13.2"S, 35°47'28.6"W	Bezerros (PE)	936

Tabela S2. Traços funcionais das samambaias utilizados com suas funções associadas.

Traço	Funções associadas	Referência
Forma de vida Hemicriptófita, Caméfitas, Fanerófitas, Geófitas, Epífitas, Hemiepífitas, Helófitas.	Defesa contra condições climáticas adversas e perturbações.	Raunkiaer (1937)
Forma de crescimento/posição do rizoma Reptante, Pendente, Escandente, Ereto.	Estratégia de absorção de nutrientes e umidade.	Pérez-Harguindeguy et al. (2013); Sharpe and Mehltreter (2010)
Tricomas e escamas	Fotoproteção e eficiência na absorção de água.	Kluge and Kessler (2007)
Dimórfica	Estratégia de captura de luz.	Wagner e Wagner (1977)
Divisão foliar Simples, Pinada, Bipinada, Tripinada (+)	Estratégia de captura de luz e defesa contra dessecação.	Pérez-Harguindeguy et al. (2013); Li et al. (2012)
Textura foliar Papirácea, Cartácea, Coriácea, Herbácea, Membranácea	Estratégia contra perda de água.	Kluge and Kessler (2007)
Indúcio/Sinângio	Mecanismo de defesa. Viabilidade, germinação e associação com	Kluge and Kessler (2007)
Clorofilado	disponibilidade de água.	Sundue et al. (2011)

Tabela S3. Resultados de correlação de Person entre as métricas de paisagem na Floresta Atlântica. Parte superior com valores de p (significativos em negrito) e parte inferior com valores de R (Person). Legenda: área de patch (área), índice de proximidade (prox), número de patches na paisagem (NP) e quantidade de habitat na paisagem (HAB).

	area 89	prox 89	hab8 9	np 89	area 99	prox 99	hab9 9	np 99	area 09	prox 09	hab0 9	Np 09	area 19	prox 19	hab1 9	Np 19
area 89		0.17	0.00	0.08	0.06	0.24	0.04	0.18	0.05	0.27	0.04	0.37	0.06	0.16	0.10	0.72
prox 89	0.59		0.04	0.06	0.16	0.21	0.04	0.04	0.16	0.04	0.03	0.08	0.08	0.02	0.02	0.12
Hab 89	0.94	0.77		0.01	0.03	0.15	0.00	0.03	0.03	0.11	0.00	0.16	0.02	0.06	0.01	0.29
Np 89	0.70	0.74	0.89		0.06	0.13	0.00	0.00	0.07	0.07	0.00	0.07	0.03	0.08	0.00	0.05
area 99	0.73	0.59	0.81	0.74		0.75	0.03	0.24	0.00	0.26	0.02	0.66	0.00	0.18	0.04	0.64
Prox 99	0.51	0.54	0.61	0.63	0.15		0.14	0.05	0.73	0.61	0.22	0.19	0.54	0.62	0.19	0.21
Hab 99	0.77	0.79	0.94	0.99	0.80	0.62		0.00	0.04	0.07	0.00	0.11	0.01	0.07	0.00	0.09
Np 99	0.57	0.78	0.80	0.95	0.52	0.75	0.92		0.27	0.05	0.01	0.02	0.15	0.08	0.00	0.01
area 09	0.76	0.59	0.81	0.71	1.00	0.16	0.78	0.49		0.30	0.03	0.70	0.00	0.20	0.05	0.72
prox 09	0.48	0.78	0.66	0.72	0.49	0.23	0.71	0.75	0.46		0.04	0.02	0.23	0.00	0.04	0.05
Hab 09	0.78	0.79	0.94	0.98	0.82	0.53	0.99	0.90	0.80	0.79		0.09	0.01	0.03	0.00	0.10
Np 09	0.40	0.70	0.59	0.72	0.20	0.57	0.65	0.83	0.18	0.84	0.69		0.53	0.03	0.08	0.01
area 19	0.74	0.70	0.85	0.79	0.98	0.28	0.86	0.61	0.98	0.53	0.86	0.29		0.16	0.02	0.50
prox 19	0.59	0.82	0.73	0.71	0.57	0.23	0.72	0.70	0.55	0.98	0.80	0.80	0.60		0.04	0.12
Hab 19	0.67	0.85	0.88	0.97	0.78	0.57	0.98	0.93	0.75	0.78	0.98	0.70	0.85	0.77		0.05
Np 19	0.17	0.65	0.47	0.75	0.22	0.54	0.68	0.89	0.16	0.76	0.67	0.85	0.31	0.64	0.76	

Table S4. Valores de métricas de paisagem medidos em escalas espaciais e temporais para cada local de amostra de floresta Atlântica. Legenda: Área da mancha (area), índice de proximidade (prox), número de manchas na paisagem (NP) e quantidade de habitat na paisagem (HAB).

Escala	Métricas	A1	A2	A3	A4	A5	A6	A7
1 km	area89	255.69	268.11	171.63	272.16	299.25	138.42	20.61
	prox89	0.00	6.50	21.64	0.39	0.00	9.19	1.87
	hab89	255.69	270.45	186.57	272.43	299.25	152.01	26.64
	np89	1.00	2.00	7.00	4.00	1.00	8.00	7.00
	area99	234.99	283.14	194.67	289.26	304.47	169.02	20.52
	prox99	4.75	0.80	19.60	0.25	0.00	22.32	1.68
	hab99	236.88	283.50	206.01	289.35	304.47	199.71	27.09
	np99	4.00	3.00	8.00	2.00	1.00	10.00	8.00

3 km	area09	229.41	283.14	207.72	280.80	304.65	189.99	29.88
	prox09	0.00	0.80	8.05	0.00	0.00	7.96	11.24
	hab09	229.41	283.50	213.03	280.80	304.65	204.30	59.31
	np09	1.00	3.00	5.00	1.00	1.00	7.00	22.00
	area19	238.14	287.11	227.56	284.25	305.01	203.40	43.29
	prox19	0.53	0.00	3.69	0.25	0.00	14.77	17.24
	hab19	238.86	287.11	230.87	284.34	305.01	221.04	60.12
	np19	3.00	1.00	4.00	2.00	1.00	9.00	23.00
	area89	1496.51	993.77	940.31	1429.73	2275.45	791.18	20.61
	prox89	393.01	759.78	96.77	316.60	72.29	128.97	3.35
	hab89	1724.93	1559.96	1039.58	1602.80	2324.77	973.97	48.96
	np89	40.00	52.00	38.00	59.00	12.00	61.00	24.00
	area99	1134.53	1203.92	1070.81	1132.37	2437.18	1023.02	20.52
	prox99	347.21	589.86	91.73	295.22	35.14	279.73	4.75
	hab99	1394.81	1639.88	1179.89	1396.88	2455.36	1308.32	45.72
	np99	47.00	34.00	51.00	58.00	8.00	51.00	17.00
5 km	area09	1097.18	1203.92	1021.67	1107.80	2463.64	985.85	29.88
	prox09	277.65	589.86	179.59	118.86	9.06	385.54	15.84
	hab09	1382.30	1639.88	1182.86	1322.00	2474.44	1336.13	207.72
	np09	57.00	34.00	43.00	52.00	3.00	55.00	104.00
	area19	1232.91	1232.27	1127.37	1160.67	2502.72	986.58	81.90
	prox19	439.88	613.17	292.52	104.43	6.15	622.90	54.03
	hab19	1478.07	1734.62	1337.79	1420.37	2505.42	1431.99	205.56
	np19	40.00	32.00	58.00	58.00	6.00	55.00	78.00
	area89	3461.10	1726.37	1151.72	2015.18	3299.20	1022.75	20.61
	prox89	1538.54	2702.92	505.42	585.29	142.57	482.82	3.35
	hab89	4308.99	4233.75	1808.99	2848.39	3768.90	1752.38	50.22
	np89	137.00	219.00	145.00	170.00	120.00	171.00	25.00
	area99	2073.31	2862.70	1426.85	1324.52	3692.13	1418.93	20.52
	prox99	1338.50	1264.66	302.56	1302.66	210.64	531.78	4.75
	hab99	3219.82	4631.73	2036.87	2654.62	4098.48	2296.06	46.98
	np99	194.00	201.00	132.00	180.00	83.00	143.00	18.00
10 km	area09	2266.00	2862.70	1362.68	1309.31	3834.96	1112.84	29.88
	prox09	1106.96	1264.66	458.39	246.40	182.72	1475.41	15.89
	hab09	3287.50	4631.73	2023.91	2345.02	4208.82	2483.98	294.12
	np09	183.00	201.00	134.00	148.00	75.00	170.00	148.00
	area19	2601.09	3526.47	1601.54	1700.52	3901.05	1448.55	81.90
	prox19	881.87	2159.65	427.98	174.10	709.59	2165.33	54.44
	hab19	3435.21	5289.31	2335.57	2701.48	4318.20	2786.13	330.48
	np19	152.00	223.00	181.00	165.00	87.00	183.00	116.00
	area89	8784.02	1745.36	1151.72	3578.64	3299.20	1022.75	20.61
	prox89	2765.04	2960.43	521.29	1065.73	173.51	493.19	3.35
	hab89	12564.54	6583.10	2809.06	6703.60	5690.21	4063.47	73.98
	np89	694.00	607.00	250.00	545.00	459.00	501.00	45.00

area99	4426.17	3205.69	1451.24	1324.52	4107.39	1418.93	20.52
prox99	1949.17	1552.63	467.11	3443.48	200.65	549.61	4.75
hab99	8980.14	7330.99	3300.10	6268.73	5504.09	5111.97	53.55
np99	622.00	618.00	253.00	583.00	281.00	501.00	25.00
area09	4725.95	3205.69	1362.68	1309.31	4271.64	1112.84	29.88
prox09	1918.96	1552.63	469.50	304.33	158.12	1517.76	15.89
hab09	9341.22	7330.99	3254.38	5581.67	5597.96	5704.70	672.03
np09	658.00	618.00	293.00	547.00	266.00	648.00	355.00
area19	5075.10	4239.99	1601.55	2016.08	4357.35	1448.55	81.90
prox19	5576.86	3784.70	667.56	253.14	248.60	3119.36	54.44
hab19	9773.28	9592.38	3965.31	6611.90	5974.92	6265.26	639.90
np19	557.00	746.00	419.00	602.00	322.00	711.00	233.00

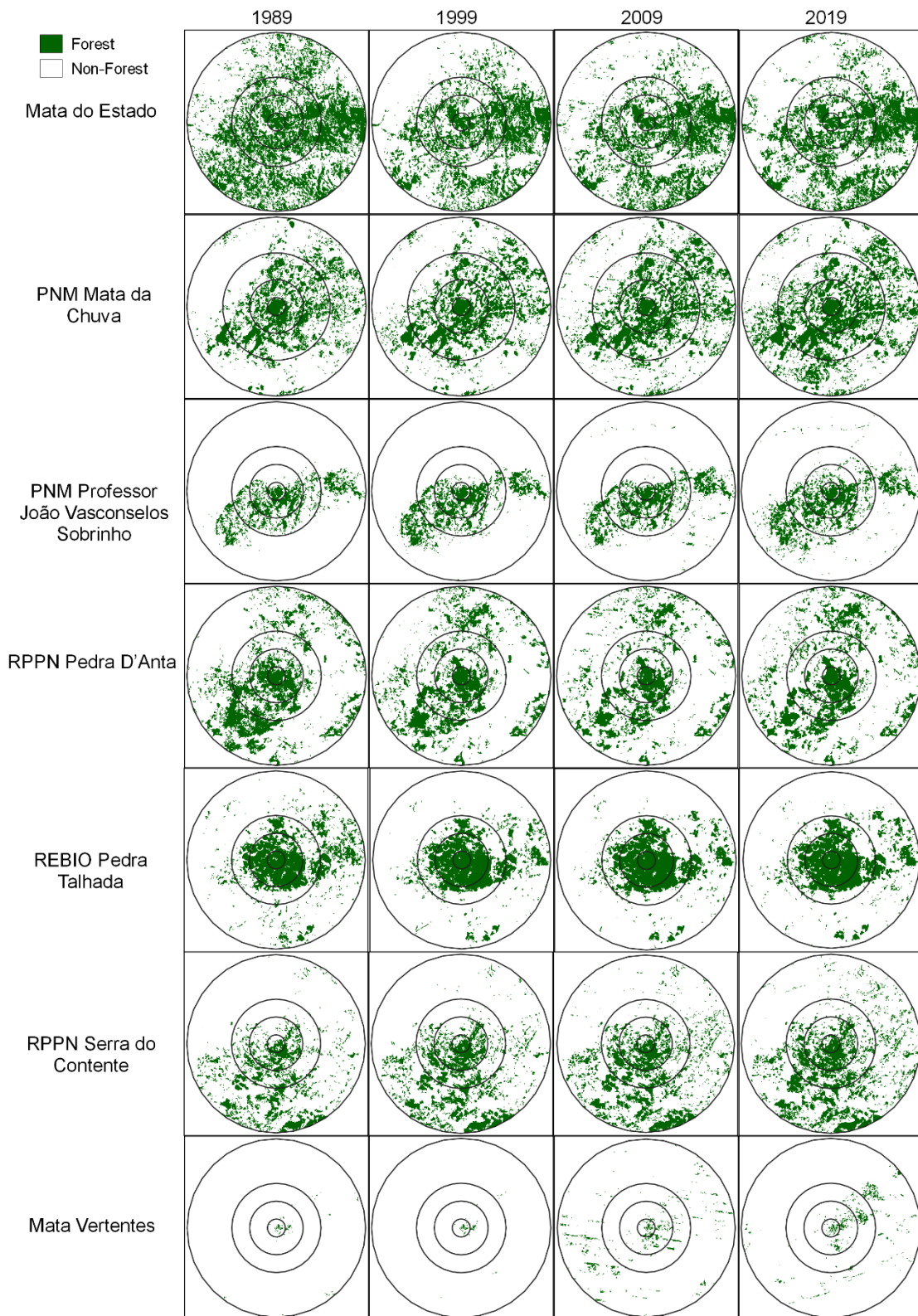


Figura S1. Cobertura florestal da paisagem de Floresta Atlântica nordestina nas quatro escalas temporais e espaciais (1, 3, 5 e 10 km).

Referências

- Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC et al (2013) Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift* 22(6):711-728. <https://dx.doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>
- Kluge J, Kessler M (2007) Morphological characteristics of fern assemblages along an elevational gradient: patterns and causes. *Ecotropica* 13:27-43
- Li Y, Lu Q, Wu B et al (2012). A review of leaf morphology plasticity linked to plant response and adaptation characteristics in arid ecosystems. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36(1):88-98.
- Pérez-Harguindeguy N, Diaz S, Gamier E et al. (2013) New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61:167-234. <https://doi.org/10.1071/BT12225>
- Raunkiaer C (1937) Plant life forms. The Clarendon Press
- Sharpe JM, Mehltreter K (2010) Ecological insights from fern population dynamics. In: Mehltreter K, WALKER LR, Sharpe JM (eds) *Fern ecology*. Cambridge University Press, New York, pp 61-110
- Sundue M, Vasco A, Moran RC (2011) Cryptochlorophyllous spores in ferns: nongreen spores that contain chlorophyll. *International Journal of Plant Sciences* 172(9):1110-1119.
- Wagner WHJr, Wagner FS (1977) Fertile-sterile leaf dimorphy in ferns. *Gard. Bull. Straits Settlements*. 30:251-267

5 CONCLUSÕES

Este trabalho apresentou resultados importantes sobre os efeitos da fragmentação na comunidade de samambaias em Floresta Atlântica Nordeste. O principal responsável por efeitos deletérios encontrados na diversidade taxonômica e funcional foi o efeito de borda. Além disso, pode-se observar a seleção de espécies e de traços funcionais mais resistentes a ambientes impactos para o interior florestal, demonstrando que a qualidade desses fragmentos está sendo afetada pelas alterações bióticas e abióticas do efeito de borda, causando a homogeneização taxonômica e funcional.

As paisagens que compõem os fragmentos florestais amostrados apresentaram alterações na sua configuração, como perda de habitat e aumento do isolamento ao longo do tempo. Este processo de fragmentação histórico resultou em respostas atrasadas na riqueza total e de espécies especialistas de interior florestal causando uma dívida de extinção das samambaias de Floresta Atlântica Nordeste. Além disso, acredita-se que essas alterações ambientais causaram a perda da diversidade funcional das samambaias, isto é, os traços funcionais, principalmente os mais sensíveis não resistiram a esses impactos e a dívida de extinção já tenha sido paga.

Estes resultados demonstram a crítica situação dos fragmentos florestais de Floresta Atlântica Nordeste e o grande impacto gerado na comunidade de samambaias causados pela fragmentação florestal. Deste modo, é de grande importância realizar ações para a restauração dessas paisagens a fim de se restabelecer o equilíbrio desses ecossistemas e garantir a permanência dessas espécies, bem como todos os serviços ecossistêmicos prestados.

REFERÊNCIAS

- ALOFS, K. M.; GONZÁLEZ, A. V.; FOWLER, N. L. Local native plant diversity responds to habitat loss and fragmentation over different time spans and spatial scales. **Plant Ecology**, v. 215, n. 10, p. 1139-1151, 2014.
- AROS-MUALIN, D. et al. Functional diversity in ferns is driven by species richness rather than by environmental constraints. **Frontiers in plant science**, v. 11, 2020.
- ARROYO-RODRÍGUEZ, V. et al. Designing optimal human-modified landscapes for forest biodiversity conservation. **Ecology letters**, v. 23, n. 9, p. 1404-1420, 2020.
- BECKER, D. F. P. et al. Florística de samambaias e Licófitas em fragmento florestal da bacia hidrográfica do Rio dos Sinos, Caraá, RS, Brasil. **Pesquisas, Botânica**, v. 64, p. 273-284, 2013.
- BOMMARCO, R. et al. Extinction debt for plants and flower-visiting insects in landscapes with contrasting land use history. **Diversity and Distributions**, v. 20, n. 5, p. 591-599, 2014.
- CÂMARA, I. G. Brief history of conservation in the Atlantic Forest. In: GALINDO-LEAL, C.; CÂMARA, I. G. (Eds.). **Atlantic Forest of South America: biodiversity status, threats, and outlook**, p. 31-42, 2003.
- CARVAJAL-HERNÁNDEZ, C. I. et al. Influence of elevation and habitat disturbance on the functional diversity of ferns and lycophytes. **Plant Ecology & Diversity**, v. 11, n. 3, p. 335-347, 2018.
- DAI, X. et al. Taxonomic, Phylogenetic, and Functional Diversity of Ferns at Three Differently Disturbed Sites in Longnan County, China. **Diversity**, v. 12, n. 4, p. 135, 2020.
- DEAN, W. **A ferro e fogo: a história e a devastação da Mata Atlântica brasileira**. São Paulo: Companhia das Letras. 1996.
- DIAMOND, J. M. Biogeographic kinetics: estimation of relaxation times for avifaunas of southwest Pacific islands. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 69, n. 11, p. 3199-3203, 1972.
- DÍAZ, S.; CABIDO, M. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. **Trends in ecology & evolution**, v. 16, n. 11, p. 646-655, 2001.
- FAHRIG, L. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 34, p.487–515, 2003.
- FAHRIG, L. Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. **Journal of Biogeography**, v. 40, n. 9, p. 1649-1663, 2013.
- FIGUEIREDO, J. B.; SALINO, A. Pteridófitas de quatro Reservas Particulares do Patrimônio Natural ao Sul da Região Metropolitana de Belo Horizonte, Minas Gerais, Brasil. **Lundiana**, v. 6(2), p. 83-94, 2005.

- FISCHER, J.; LINDENMAYER, D. B. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. **Global Ecology and Biogeography**, v. 16, p. 265-280, 2007.
- GEHLHAUSEN, S. M.; SCHWARTZ, M. W.; AUGSPURGER, C. K. Vegetation and microclimatic edge effects in two mixed-mesophytic forest fragments. **Plant Ecology**, v. 147, p. 21-35, 2000.
- GOETZ, M. N. B.; FRAGA, L. L.; SCHMITT, J. L. Florística e aspectos ecológicos de samambaias e licófitas em um parque urbano do Rio Grande do Sul, Brasil. **Pesquisas, Botânica**, v. 63, p. 165-176, 2012.
- GROSS, A. et al. Fragmentation as a key driver of tree community dynamics in mixed subtropical evergreen forests in Southern Brazil. **Forest Ecology and Management**, v. 411, p. 20-26, 2018.
- HADDAD, N. M. et al. Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. **Science Advances**, 1:e1500052. 2015.
- HAILA, Y. A conceptual genealogy of fragmentation research: from island biogeography to landscape ecology. **Ecological Applications**, v. 12(2), p. 321-334, 2002.
- HENLE, K. et al. Predictors of species sensitivity to fragmentation. **Biodiversity & Conservation**, v. 13, n. 1, p. 207-251, 2004.
- HUTCHINSON, G. Population studies: animal ecology and demography. **Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology**, v. 22, p. 415-427, 1957.
- HYLANDER, K.; EHRLÉN, J. The mechanisms causing extinction debts. **Trends in ecology & evolution**, v. 28, n. 6, p. 341-346, 2013.
- ISELL, F. et al. High plant diversity is needed to maintain ecosystem services. **Nature**, v. 477, p. 199-202, 2011.
- JIN, D. M. et al. Functional traits: Adaption of ferns in forest. **Journal of Systematics and Evolution**, v. 59, n. 5, p. 1040-1050, 2021.
- JOLY, C. A.; METZGER, J. P.; TABARELLI, M. Experiences from the Brazilian Atlantic Forest: ecological findings and conservation initiatives. **New phytologist**, v. 204, n. 3, p. 459-473, 2014.
- KUUSAAARI, M. et al. Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. **Trends in ecology & evolution**, v. 24, n. 10, p. 564-571, 2009.
- LAVOREL, S. et al. Plant Functional Types: Are We Getting Any Closer to the Holy Grail?. In: CANADELL, J. G.; PATAKI, D. E.; PITEKKA, L. F. (Eds.). **Terrestrial Ecosystems in a Changing World**. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag, Cap. 13, p. 149-160. 2007.
- LINDBORG, R.; ERIKSSON, O. Historical landscape connectivity affects present plant species diversity. **Ecology**, v. 85, n. 7, p. 1840-1845, 2004.

LINDENMAYER, D. B.; FISCHER, J. **Habitat fragmentation and landscape change: an ecological and conservation synthesis**. Island Press, 2006.

McARTHUR, R. H.; WILSON, E. O. **The theory of island biogeography**. Princeton University Press, Princeton, NJ. 1967.

McGARIGAL, K.; MARKS, B. J. **FRAGSTATS: spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure**. US Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station, 1995.

McGARIGAL K. FRAGSTATS HELP. 2015. Disponível em:
<<http://www.umass.edu/landeco/research/fragstats/documents/fragstats.help.4.2.pdf>>

METZGER, J. P. O que é ecologia de paisagem?. **Biota Neotropica**, v. 1, p. 1-2, 2001.

METZGER, J. P. et al. Time-lag in biological responses to landscape changes in a highly dynamic Atlantic forest region. **Biological conservation**, v. 142, n. 6, p. 1166-1177, 2009.

MITTERMEIER, R. A. et al. Global biodiversity conservation: the critical role of hotspots. In: ZACHOS, E.; HABEL, J. C. (Eds.). **Biodiversity hotspots**. Springer, Berlin, Heidelberg, p. 3-22, 2011.

MORAN, R. C. **A Natural History of Ferns**. Portland: Timber Press, 2004.

MURAKAMIA, K.; MAENAKAA, H.; MORIMOTO, Y. Factors influencing species diversity of ferns and fern allies in fragmented forest patches in the Kyoto city area. **Landscape and Urban Planning**, v. 70, p. 221-229, 2005.

MURCIA, C. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. **Trends Ecology Evolution**, v. 10, p. 58-62, 1995.

MYERS N. et al. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403. p. 403:853-858. 2000.

NOH, J. k. et al. Extinction debt in a biodiversity hotspot: the case of the Chilean Winter Rainfall-Valdivian Forests. **Landscape and ecological engineering**, v. 15, n. 1, p. 1-12, 2019.

OLIVEIRA-FILHO, A. T.; FONTES, M. A. L. Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the influence of climate. **Biotropica**, v. 32, n. 4b, p. 793-810, 2000.

PACIENCIA, M. L. B.; PRADO, J. Efeitos de borda sobre a comunidade de pteridófitas na Mata Atlântica da região de Una, sul da Bahia, Brasil. *Revista Brasil. Bot.*, v. 27, p. 641-653. 2004.

PACIENCIA, M. L. B.; PRADO, J. Effects of forest fragmentation on pteridophyte diversity in a tropical rain forest in Brazil. **Plant Ecology**, v. 180, p. 87-104, 2005.

PEREIRA, et al. Efeito de borda sobre a comunidade de samambaias em fragmentos de Floresta Atlântica (Bonito, Pernambuco, Brasil). **Interciência**, v. 39, p. 281-287, 2014.

PÉREZ-HARGUINDEGUY, N. et al. New Handbook for standardized measurment of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, v. 61, n. 34, p. 167-234, 2013.

PETCHEY, O. L.; GASTON, K. J. Functional diversity: back to basics and looking forward. **Ecology letters**, v. 9, n. 6, p. 741-758, 2006.

PRADO, et al. Diversity of ferns and lycophytes in Brazil. **Rodriguésia**, v. 66, n. 4, p. 1073-1083, 2015.

PRIMACK, R.; RODRIGUES, E. **Biologia da Conservação**. Planta: Londrina, 2001.

RANTA, P. et al. The fragmented Atlantic rain forest of Brazil: size, shape and distribution of forest fragments. **Biodiversity Conservation**, v. 7, p. 385-403, 1998.

RAUNKIAER, C. **The life forms of plants and statistical plant geography**. Clarendon: Oxford, 1934.

REZENDE, C. L. et al. From hotspot to hopespot: An opportunity for the Brazilian Atlantic Forest. **Perspectives in ecology and conservation**, v. 16, n. 4, p. 208-214, 2018.

RIBEIRO M. C. et al. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biological conservation**, v. 142, n. 6, p. 1141-1153, 2009.

RIBEIRO, M. S. et al. Functional diversity and composition of Caatinga woody flora are negatively impacted by chronic anthropogenic disturbance. **Journal of Ecology**, v. 107, n. 5, p. 2291-2302, 2019.

ROCHA-SANTOS, L. et al. The loss of functional diversity: A detrimental influence of landscape-scale deforestation on tree reproductive traits. **Journal of Ecology**, v. 108, n. 1, p. 212-223, 2020.

ROCHA-URIARTT, L. et al. Functional patterns and species diversity of epiphytic vascular spore-producing plants in riparian forests with different vegetation structure from southern Brazil. **Plant Ecology and Evolution**, v. 149, n. 3, p. 261-271, 2016.

RODRÍGUEZ-LOINAZ, G.; AMEZAGA, I.; ONAINDIA, M. Does forest fragmentation affect the same way all growth-forms? **Journal of Environmental Management**, v. 94, p. 125-131, 2012.

SAUNDERS, D. A.; RICHARD, J.; MARGULES, C. R. Biological Consequences of Ecosystem Fragmentation Hobbs: A Review. **Conservation Biology**, v. 5, n. 1, p. 18-32. 1991.

SCHMITT, J. L.; GOETZ, M. N. B. Species richness of fern and lycophyte in an urban park in the Rio dos Sinos basin, Southern Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 70, n. 4, p. 1161-1167, 2010.

SIERRA, A. M. et al. Are extinction debts reflected in temporal changes of life history trait profiles? A fifteen-year reappraisal of bryophyte metacommunities in a fragmented landscape. **Biological Conservation**, v. 238, p. 108218, 2019.

SILVA, I. A. A.; PEREIRA, A. F. N.; BARROS, I. C. L. Edge effects on fern community in an Atlantic Forest remnant of Rio Formoso, PE, Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 71, n. 2, 2011.

SILVA, I. A. A.; PEREIRA, A. F. N.; BARROS, I. C. L. Fragmentation and loss of habitat: consequences for the fern communities in Atlantic forest remnants in Alagoas, north-eastern Brazil. **Plant Ecology & Diversity**, v. 7, p. 509-517, 2014.

SILVA, V. L.; MEHLTRETER, K.; SCHMITT, J. L. Ferns as potential ecological indicators of edge effects in two types of Mexican forests. **Ecological Indicators**, v. 93, p. 669-676, 2018.

SOUZA, F. S.; SALINO, A.; VIANA, P. L.; SALIMENA, F. R. G. Pteridófitas da Serra Negra, Minas Gerais, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 26n. 2, p. 378-390, 2012.

TABARELLI, M. et al. Prospects for biodiversity conservation in the Atlantic Forest: lessons from aging human-modified landscapes. **Biological Conservation**, v. 143, n. 10, p. 2328-2340, 2010.

TANAKA, T.; SATO, T. Taxonomic, phylogenetic and functional diversities of ferns and lycophytes along an elevational gradient depend on taxonomic scales. **Plant Ecology**, v. 216, n. 12, p. 1597-1609, 2015.

TILMAN, D. et al. Habitat destruction and the extinction debt. **Nature**, v. 371, n. 6492, p. 65-66, 1994.

TILMAN, D. Functional diversity. In: LEVIN, S. A. (Ed.) **Encyclopedia of Biodiversity**. San Diego: Academic Press, p.109-120. 2001.

UEZU, A.; METZGER, J. P. Time-lag in responses of birds to Atlantic forest fragmentation: restoration opportunity and urgency. **PloS one**, v. 11, n. 1, p. e0147909, 2016.

VILLÉGER, S.; MASON, N. W. H.; MOUILLOT, D. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. **Ecology**, v. 89, n. 8, p. 2290-2301, 2008.

WEARN, O. R.; REUMAN, D. C.; EWERS, R. M. Extinction debt and windows of conservation opportunity in the Brazilian Amazon. **Science**, v. 337, n. 6091, p. 228-232, 2012.

WINDISCH, P. G. **Pteridófitas da Região Norte-Occidental do Estado de São Paulo – Guia para excursões**. 2.ed. São José do Rio Preto, UNESP, 1992.

WINDISCH, P. G. Hymenophyllaceae (Polypodiopsida) no Estado do Rio Grande do Sul. **Pesquisas: Botânica**, v. 65, p. 15-48, 2015.

XAVIER, S. R. S; BARROS, I. C. L. Pteridoflora e seus aspectos ecológicos ocorrentes no Parque Ecológico João Vasconcelos Sobrinho, Caruaru, PE, Brasil. **Acta botanica brasílica**, v. 19, n. 4, p. 775-781, 2005.