



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

ANNA CRISTINA FERREIRA DE ARAÚJO

**AVALIAÇÃO ATUAL E FUTURA DA DISTRIBUIÇÃO E ESTRUTURA FUNCIONAL
DE MUSGOS (BRYOPHYTA) ENDÊMICOS DA FLORESTA ATLÂNTICA**

Recife
2024

ANNA CRISTINA FERREIRA DE ARAÚJO

**AVALIAÇÃO ATUAL E FUTURA DA DISTRIBUIÇÃO E ESTRUTURA FUNCIONAL
DE MUSGOS (BRYOPHYTA) ENDÊMICOS DA FLORESTA ATLÂNTICA**

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

Área de concentração: Ecologia e Conservação

Orientadora: Prof.^a Dra. Kátia Cavalcanti Pôrto

Coorientadora: Prof.^a Dra. Mércia Patrícia Pereira Silva

Recife

2024

Catálogo na Fonte
Bibliotecário: Marcos Antonio Soares da Silva
CRB4/1381

Araújo, Anna Cristina Ferreira de
Avaliação atual e futura da distribuição e estrutura funcional de musgos (Bryophyta) endêmicos da Floresta Atlântica. / Anna Cristina Ferreira de Araújo. – 2024.

79 f. : il., fig.; tab.

Orientadora: Kátia Cavalcanti Pôrto.
Coorientadora: Mércia Patrícia Pereira Silva.

Dissertação (mestrado) – Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco, 2024.

Inclui referências.

1. Atributos morfológicos. 2. Briófitas. 3. Centro de endemismo. 4. Distribuição potencial de espécies. 5. Diversidade funcional. I. Pôrto, Kátia Cavalcanti (Orient.). II. Silva, Mércia Patrícia Pereira (Coorient.). III. Título.

580

CDD (22.ed.)

UFPE/CB – 2024-084

ANNA CRISTINA FERREIRA DE ARAÚJO

**AVALIAÇÃO ATUAL E FUTURA DA DISTRIBUIÇÃO E ESTRUTURA FUNCIONAL
DE MUSGOS (BRYOPHYTA) ENDÊMICOS DA FLORESTA ATLÂNTICA**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito para a obtenção do título de Mestra em Biologia Vegetal.

Aprovada em 26/02/2024.

BANCA EXAMINADORA

Prof^a. Dr^a. Mércia Patrícia Pereira Silva (Coorientadora)
Universidade Federal de Pernambuco - UFPE

Prof^a. Dr^a. Nivea Dias dos Santos (Examinadora Externa)
Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro - UFRRJ

Prof. Dr. Oswaldo Cruz Neto (Examinador Externo)
Universidade Federal de Pernambuco - UFPE

A minha mãe (Joseane Silva) e as minhas
orientadoras (Mércia Silva e Kátia Pôrto) por
todo apoio,
DEDICO

AGRADECIMENTOS

A conclusão deste trabalho marca o fim de uma jornada desafiadora e enriquecedora. Gostaria de expressar minha sincera gratidão a todos que contribuíram para a execução deste projeto.

Agradeço primeiramente a Deus, fonte inesgotável de sabedoria e força, por guiar meus passos ao longo desta jornada acadêmica e conceder-me a graça de concluir este trabalho.

Às minhas orientadoras, Mércia Silva e Kátia Pôrto, pela orientação sábia, apoio constante e paciência ao longo deste processo. Seus comprometimentos com a excelência acadêmica foram uma fonte inspiradora. Gratidão! Profa Mércia, obrigada pela paciência nesses longos sete anos. Sou grata por todo seu ensinamento e empatia.

À minha família, agradeço por seu apoio inabalável e amor ao longo de toda essa jornada. A minha mãe (Joseane) e minha irmã (Anna Carla), por suas palavras encorajadoras e compreensivas que foram fundamentais para superar os desafios.

Ao meu companheiro, Almir Edson, agradeço por ser uma fonte constante de amor, inspiração e apoio ao longo desta jornada. Sua presença tornou esta jornada mais significativa e especial.

Aos meus amigos e colegas do Laboratório Biologia de Briófitas que compartilharam ideias e experiências, meu profundo agradecimento. Obrigada Wanessa, Yeison, Jhonyd e Karen. A colaboração de vocês foi essencial para o meu crescimento pessoal e profissional. Yeison, obrigada por todo ensinamento de modelagem e demais análises. Lívia, minha amiga desde a graduação, obrigada por todo apoio moral, como também pelos momentos descontraídos fora do laboratório.

A FACEPE pela concessão da bolsa de mestrado. Sem ela eu não teria condições de executar este projeto.

Por fim, agradeço a todos que direta ou indiretamente contribuíram de alguma forma para a realização deste trabalho.

Cada um de vocês desempenhou um papel significativo, e sou grata pela oportunidade de contar com o apoio de uma rede tão incrível. Este trabalho é fruto não apenas do meu esforço, mas do apoio coletivo que recebi.

GRATIDÃO!

RESUMO

Espécies endêmicas apresentam uma distribuição limitada e, conseqüentemente, tendem a apresentar nicho ecológico mais restrito. Assim, até pequenas alterações ambientais são capazes de afetar essas comunidades, impactando negativamente tanto a distribuição das espécies quanto sua estrutura funcional. Devido a alta representatividade de musgos endêmicos na Floresta Atlântica e sua comprovada sensibilidade a alterações ambientais, esta dissertação possui os seguintes objetivos: determinar áreas com maior riqueza e diversidade funcional de musgos endêmicos deste Domínio; verificar se as áreas de endemismo de musgos na Floresta Atlântica são consistentes com centros de endemismo anteriores descritos na literatura; avaliar se o atual sistema de rede de áreas protegidas na Floresta Atlântica é eficaz na conservação de musgos endêmicos (Capítulo I); e avaliar como os atributos das espécies deste Domínio fitogeográfico respondem a longo prazo, frente às mudanças climáticas (Capítulo II). A riqueza de espécies, divergência funcional e equidade funcional apresentaram relação positiva com a latitude. Todas as áreas de endemismo consensual foram evidenciadas para a região Sudeste da Floresta Atlântica. Além disso, 111 Unidades de Conservação se sobrepuseram a áreas de endemismo de musgos na Floresta Atlântica. Comparado com o cenário atual, a área de adequabilidade ambiental >50% de todas as entidades funcionais irá aumentar discretamente no futuro, tanto para o cenário otimista quanto para o pessimista, apesar de não haver diferença significativa. O entendimento dos padrões de distribuição e diversidade funcional de musgos endêmicos da Floresta Atlântica, no tempo atual e futuro, está relacionado a um conjunto de fatores ambientais e de uso da terra no Brasil.

Palavras-chave: atributos morfológicos; briófitas; centro de endemismo; distribuição potencial de espécies; diversidade funcional.

ABSTRACT

Endemic species exhibit a limited distribution and, consequently, are prone to have a narrower ecological niche. Thus, even minor environmental changes can impact these communities, negatively affecting both species distribution and their functional structure. Due to the high representation of endemic mosses in the Atlantic Forest and their proven sensitivity to environmental changes, this work aims to: determine areas with the highest richness and functional diversity of endemic mosses in this domain; verify if the moss endemism areas in the Atlantic Forest are consistent with previously described endemism centers in the literature; assess the effectiveness of the current network of protected areas in the Atlantic Forest in conserving endemic mosses (Chapter I); and evaluate how species attributes in this phytogeographic domain respond in the long term to climate change (Chapter II). Species richness, functional divergence, and functional evenness showed a positive relationship with latitude. All consensus endemism areas were evidenced for the Southeastern region of the Atlantic Forest. Additionally, one hundred and eleven Conservation Units overlapped with moss endemism areas. Compared to the current scenario, the environmental suitability area >50% for all functional entities will increase slightly in the future, for both optimistic and pessimistic scenarios, although there is no significant difference. Understanding the distribution patterns and functional diversity of endemic mosses in the Atlantic Forest, both currently and in the future, is related to a set of environmental factors and land use in Brazil.

Keywords: morphological attributes; bryophytes; center of endemism; potential species distribution; functional diversity.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO.....	9
2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA.....	11
2.1 O DOMÍNIO DA FLORESTA ATLÂNTICA.....	11
2.2 PADRÕES DE DISTRIBUIÇÃO E ECOLOGIA FUNCIONAL DE BRIÓFITAS.....	13
3 SPATIAL PATTERNS OF RICHNESS AND FUNCTIONAL DIVERSITY OF MOSSES ENDEMIC TO THE ATLANTIC FOREST: IMPLICATIONS FOR CONSERVATION.....	17
4 IMPACTOS ESPERADOS DAS MUDANÇAS CLIMÁTICAS NA DISTRIBUIÇÃO DE CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS DE MUSGOS ENDÊMICOS DA FLORESTA ATLÂNTICA.....	42
5 CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	71
REFERÊNCIAS.....	72

1 INTRODUÇÃO

Espécies endêmicas são definidas como aquelas que apresentam distribuição restrita a uma área geográfica original (RABINOWITZ, 1981; KRUCKEBERG; RABINOWITZ, 1985) devido a limitações de dispersão ou diminuição da sua amplitude inicial e/ou anterior (BROWN; LOMOLINO, 2006). Considerando que as teorias de nicho ecológico preconizam que há uma relação positiva entre a amplitude do nicho e a dimensão da distribuição geográfica (SLATYER *et al.*, 2013), as espécies endêmicas, que têm menor amplitude de nicho, tenderiam portanto a utilizar menos recursos e ter maior especialização de nicho ecológico (COWLING, 2001; PRIMACK, 2006). Assim, alterações nas condições bióticas e abióticas podem afetar sobremaneira a estrutura das comunidades de espécies endêmicas e dos ecossistemas, já que elas possuem menor plasticidade fenotípica e fisiológica para suportar alterações (PEREIRA; ALMEIDA, 2004).

Portanto, impactos de alterações ambientais, como mudanças climáticas, podem ser observados não somente na distribuição das espécies endêmicas, mas também nos seus atributos funcionais. Nesse sentido, SILVA *et al.* (2019) destacam que atributos funcionais “são extremamente importantes para considerar a vulnerabilidade diferencial das espécies às mudanças climáticas, uma vez que garantem modelos mais robustos (baseados em características) do que estudos baseados principalmente na distribuição de espécies (modelos correlativos)”. Essa abordagem pode ser particularmente interessante para as briófitas, grupo de plantas basais atraqueófitas que, devido às suas características intrínsecas, como ausência de sistema vascular lignificado e poiquiloidria, respondem, de forma geral, rapidamente às variações ambientais (VANDERPOORTEN; GOFFINET, 2009).

No Neotrópico, a Floresta Atlântica destaca-se como um centro de diversidade de briófitas, sendo superada apenas, em termos de número de espécies, pelas florestas do Norte dos Andes e da América Central (GRADSTEIN *et al.*, 2001). Além disso, a Floresta Atlântica abriga o dobro de hepáticas (Marchantiophyta) endêmicas do que a Floresta Amazônica e esse número chega a ser mais de 28 vezes maior para o endemismo de musgos (Bryophyta) (FLORA E FUNGA DO BRASIL, 2024). Por outro lado, apesar do elevado valor biológico, a Floresta Atlântica é considerada o segundo Domínio mais ameaçado de extinção do mundo, perdendo apenas para as quase extintas florestas da Ilha de Madagascar, na costa da África (REDE DE ONGS DA MATA ATLÂNTICA, 2006), apresentando, atualmente, 28% de cobertura de vegetação, com fragmentos pequenos (<100 ha) e isolados (REZENDE *et al.*, 2018). Junto às perturbações antrópicas agudas,

como desflorestamento e queimadas, a Floresta Atlântica remanescente vem sofrendo com perturbações crônicas, descritas como atividades de menor intensidade, mas com maior frequência, como pecuária, trilhas, colheita de lenha, exploração ilegal de madeira, coleta de plantas e produtos vegetais, além da invasão por espécies exóticas (GALETTI; FERNANDEZ, 1998; TABARELLI *et al.*, 2004; TABARELLI *et al.*, 2005), que acentuam ainda mais os efeitos deletérios da fragmentação e perda dos habitats naturais remanescentes.

Diante do exposto, considerando a significativa riqueza de musgos endêmicos na Floresta Atlântica, que está constantemente sob pressão humana, a presente dissertação se propõe a utilizar essas plantas como organismos modelos para realizar uma avaliação abrangente e prospectiva da distribuição e estrutura funcional do grupo no Domínio fitogeográfico, além de entender os efeitos das mudanças climáticas na amplitude e distribuição de habitats adequados em relação aos grupos funcionais. Este trabalho é composto por dois manuscritos, o primeiro visou determinar áreas com maior riqueza e diversidade funcional de musgos endêmicos no Domínio da Floresta Atlântica, indicando localidade prioritárias para conservação; verificar se as áreas de endemismo de musgos neste Domínio são consistentes com centros de endemismo anteriores descritos na literatura; e avaliar se o atual sistema de rede de áreas protegidas na Floresta Atlântica é eficaz na conservação de musgos endêmicos. O segundo capítulo presumiu que, de forma geral, áreas climaticamente adequadas para grupos funcionais de musgos endêmicos da Floresta Atlântica serão reduzidas em um cenário pessimista de mudança climática; como também haverá uma diminuição da área de adequabilidade ambiental de grupos funcionais com traços associados a habitats com uma umidade relativamente alta, como sistema reprodutivo dioico (maior necessidade de água para reprodução sexuada) e forma de crescimento exigente em relação a tolerância à dessecação.

2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

2.1 O Domínio da Floresta Atlântica

Considerada a segunda maior floresta tropical da América do Sul, a Floresta Atlântica, situada ao longo da costa brasileira, abrange uma área de 1.110.182 km² entre as coordenadas 02°50'–33°45'S e 34°45'–55°15'W (IBGE, 2012). Suas formações vegetacionais incluem uma miríade de variações, como Floresta Densa, Floresta Aberta, Floresta Sazonal Semidecidual, Floresta Sazonal Decidual, e seus ecossistemas associados: Manguezais, Restingas, Campos de altitude e Florestas Montanas (Brejos de Altitude) na região Nordeste (MARQUES; GRELLE, 2021). A altitude varia do nível do mar a 2.891 m e o relevo inclui montanhas, planícies, planaltos, tabuleiros e depressões. A temperatura média anual oscila entre 12 e 25 °C e o clima, segundo a classificação de Köppen-Geiger, inclui os tipos Af, Am, Aw, BSh, Cfa, Cfb, Cwa e Cwb (FUNDAÇÃO INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA, 1993).

Toda essa variação ambiental propicia uma alta diversidade e endemismo, abrangendo mais de 20.000 espécies de plantas, 688 de aves, 280 de anfíbios, 261 de mamíferos, 200 de répteis (GOERCK, 1997; MITTERMEIER *et al.*, 1999; SILVA; CASTELETI, 2003; RIBEIRO *et al.*, 2009). Ademais, estimativas apontam que a Floresta Atlântica possui cerca de 8.000 espécies de plantas endêmicas, o que representa 40% do total de espécies desse grupo na região (MITTERMEIER *et al.*, 2004; FONSECA *et al.*, 2004), abrigando uma parcela significativa da diversidade biológica do Brasil. No entanto, as espécies na Floresta Atlântica não estão distribuídas de maneira uniforme, mas sim em porções específicas, com determinadas áreas geográficas sendo consideradas centros de endemismo (HOBOM; BARKER, 2023).

Os mecanismos de diversificação da flora e da fauna da Floresta Atlântica têm sido explicados por diversas teorias não excludentes, baseando-se, principalmente, em reduções de fluxo gênico entre populações a partir do isolamento geográfico, promovendo especiação alopátrica e resultando em uma diversidade biológica cumulativa (DANTAS *et al.*, 2011). De forma geral, a maior riqueza de espécies é encontrada nas costas topograficamente complexas dos estados de São Paulo e Rio de Janeiro, embora outras regiões possam ter condições favoráveis para diferenciação de nichos e acúmulo de espécies, o que pode variar de acordo com o táxon avaliado (PERES *et al.*, 2020). Por exemplo, SILVA; CASTELETI (2003) utilizaram dados de distribuição de pássaros, borboletas e primatas para propor cinco centros de endemismo: Bahia, Brejos Nordestinos, Pernambuco, Diamantina e Serra do Mar. PERES *et al.* (2020) definiram cinco centros de

endemismo para pássaros, mamíferos, anfíbios, borboletas, opiliões, mariposas tigre e a família botânica Myrtaceae: Pernambuco, Central Bahia, Coastal Bahia, Serra do Mar e Paraná/Araucária. PRANCE (1982) identificou três áreas de endemismo para plantas lenhosas: Pernambuco, Bahia e Rio de Janeiro.

Por outro lado, o desmatamento nas últimas décadas na Floresta Atlântica resultou na perda e degradação significativas de habitats, levando à crescente fragmentação e à redução da biodiversidade, principalmente de espécies endêmicas (MYERS *et al.*, 2000; PINTO *et al.*, 2006; SCHNEIDER *et al.*, 2018; GERBER *et al.*, 2023). Este Domínio figura entre os mais ameaçados do mundo, tendo sido reduzida mais de 80% de sua cobertura original (RIBEIRO *et al.*, 2009). Essa perda inexorável de habitat reflete a paisagem atual dessa floresta, com pequenos fragmentos de formato irregular, isolados e inseridos em uma matriz inóspita. Por exemplo, estimativas para uma área de 4.000 km² na região Nordeste, no período de 1989 a 2000, mostraram que houve uma perda de 10% na cobertura, enquanto 5% dos remanescentes desapareceram (TABARELLI *et al.*, 2006). A estimativa mais atual é de uma cobertura atual de vegetação de 28% da quantidade de área de Floresta Atlântica remanescente (REZENDE *et al.*, 2018). Neste contexto, espécies endêmicas podem ter um papel fundamental na preservação dos ecossistemas (VALLADARES-PADUA *et al.*, 2003), quando utilizadas como espécies-chave para a necessidade de conservação nesse Domínio fitogeográfico, trazendo esperança para a regeneração da Floresta Atlântica.

Tendo em vista a alta diversidade e a pressão antrópica atual e histórica sobre a Floresta Atlântica, proteger essas áreas que vêm sofrendo continuamente com a fragmentação de habitats naturais é uma tática indispensável para a conservação deste Domínio fitogeográfico (BUTCHART *et al.*, 2010; SILVA *et al.*, 2014). De fato, a Floresta Atlântica é o Domínio brasileiro com o maior número de áreas protegidas, um total de 1.364 (MMA, 2024). Mesmo assim, apenas 30% da cobertura vegetal total está dentro de áreas protegidas (REZENDE *et al.*, 2018). Destas áreas, 9% são classificadas como de proteção integral (aquelas cujo objetivo é preservar a natureza, sendo permitido apenas o uso indireto dos recursos naturais, resultando em regras e normas restritivas [ICMBio, 2024]), enquanto 21% são destinadas a uso sustentável (concilia a conservação da natureza com a utilização de forma sustentável de uma parcela dos recursos naturais [ICMBio, 2024]) (REZENDE *et al.*, 2018).

2.2 Padrões de distribuição e ecologia funcional de briófitas

Os musgos (Bryophyta) fazem parte do grupo das briófitas, junto com as hepáticas (Marchantiophyta) e os antóceros (Anthocerotophyta). Recentes análises de sequenciamento de genoma e transcriptoma, combinados com a aplicação de métodos sofisticados de modelagem filogenômica, têm suportado o clado Setaphyta, de hepáticas e musgos, dentro do grupo monofilético das briófitas (DONOGHUE *et al.*, 2021). Estas três linhagens formam o segundo maior grupo de embriófitas e compreendem plantas atraqueófitas com dominância de geração haploide no ciclo de vida, dispersão por esporos e, em geral, reprodução assexuada por diásporos (VANDERPOORTEN; GOFFINET, 2009). Devido às características intrínsecas do grupo, nas florestas tropicais, as briófitas costumam apresentar uma elevada frequência de gametângios fertilizados durante a estação chuvosa, enquanto a dispersão dos esporos ocorre na estação seca, em conformidade com os padrões de pluviosidade locais (PÔRTO; OLIVEIRA, 2002). As briófitas são plantas que apresentam poiquiloidria, isto é, ausência de um mecanismo especializado de regulação hídrica, o que as permite absorver e perder água facilmente para o ambiente, fazendo com que o balanço hídrico em seu corpo dependa das condições de umidade do ambiente (PROCTOR; TUBA, 2002).

Estas plantas estão distribuídas por todo o mundo, desde as regiões polares e alpinas até os trópicos e ocupam diversificados substratos, naturais e/ou artificiais (VANDERPOORTEN; GOFFINET, 2009). Existem aproximadamente 15.100 espécies de briófitas no mundo, sendo cerca de 10.000 musgos, 5.000 hepáticas e 100 antóceros (GRADSTEIN *et al.*, 2001). No Brasil, a brioflora inclui 1.617 espécies (FLORA E FUNGA DO BRASIL, 2024), sendo 897 musgos (55,5%), 702 hepáticas (43,5%) e 18 antóceros (1%). No país, a Floresta Atlântica se destaca como o Domínio com maior diversidade de briófitas, com 84% da diversidade total (1.359 espécies), 86% dos musgos (777), 80% das hepáticas (566) e 89% (16) dos antóceros (FLORA E FUNGA DO BRASIL, 2024). Especificamente para os musgos, AMORIM *et al.* (2021) realizaram um panorama da sua riqueza e quais fatores influenciam na sua distribuição no Brasil. Os resultados indicam que a maior diversidade de musgos é encontrada nas regiões Sul e Central do Brasil, resultado da presença de unidades de conservação, além de condições ambientais associadas à alta umidade, altitudes mais elevadas e um maior esforço amostral. Além disso, os autores confirmaram que a Floresta Atlântica se destaca como a região que possui a maior diversidade de musgos, influenciada tanto por condições ambientais favoráveis quanto pela intensidade mais significativa de amostragem. Nesse sentido, as briófitas, especialmente

os musgos, desempenham um papel crucial na diversidade das plantas terrestres (HALLINGBACK; TAN, 2010), e podem ser determinantes na composição vegetal de ecossistemas tropicais, assumindo um papel fundamental na sucessão primária (GOFFINET; SHAW, 2008), na retenção hídrica (CHURCHILL, 2009), no sequestro de carbono (HALLINGBÄCK; HODGETTS, 2000; DE LÚCIA *et al.*, 2003), na ciclagem de nutrientes (CHAPIN *et al.*, 1987; TURETSKY, 2003) e no controle da erosão do solo (HALLINGBÄCK; HODGETTS, 2000).

A grande diversidade de briófitas no mundo e sua ampla distribuição pode ser explicada por fatores históricos, de história de vida e ambientais. As briófitas dispersam-se principalmente pelo vento por meio de esporos, assim, a capacidade de dispersão dos esporos, seja em curtas distâncias (RUDOLPHI, 2009; PAULIUK *et al.*, 2011; PARSONS *et al.*, 2007; BOCH *et al.*, 2015; WILKINSON *et al.*, 2017) ou longas distâncias (LEWIS *et al.*, 2014), contribuem para explicar os padrões de distribuição das briófitas com a conectividade do vento e não com a proximidade geográfica (MUÑOZ *et al.*, 2004; PATIÑO; VANDERPOORTEN, 2018). Este fato contribui para que as briófitas apresentem um grau de endemismo menor do que as plantas com flores (FRAHM, 2008). Na Nova Zelândia, por exemplo, enquanto 86% das angiospermas são endêmicas, nos musgos essa porcentagem cai para 28% (VAN ZANTEN; PÓCS, 1981). No entanto, a estratégia de dispersão por diásporos das briófitas deve contribuir para que elas possam se estender em grandes áreas, já que seus diásporos podem ser dispersos facilmente por longas distâncias, como é o caso do musgo *Bryum argenteum* Hedw., para o qual observaram-se variações naturalmente amplas entre as espécies originárias da Laurásia e da Gondwana. Uma explicação para isso é que a Convergência Tropical Interna (ITC) atua como uma barreira para a dispersão de esporos através do equador, restringindo a troca genética nessa região (FRAHM, 2008).

Devido à sua característica poiquiloídrica, as briófitas respondem eficientemente aos filtros ambientais, que influenciam diretamente na sua distribuição (AMORIM *et al.*, 2017; SANTOS *et al.*, 2017; ARAÚJO *et al.*, 2022, BATISTA *et al.*, 2021). Neste contexto, PROCTOR; TUBA (2002) alegaram que a combinação da tolerância à dessecação e poiquiloidria nas briófitas constitui uma estratégia adaptativa altamente especializada. Esta adaptação está intimamente associada ao tamanho reduzido das plantas, permitindo seu crescimento em uma ampla gama de substratos (HUTTUNEN *et al.*, 2018). Em escala local, a literatura indica que fatores microambientais, como altitude, pH e tipo de substrato, luz, temperatura e umidade relativa do ar, têm maior influência moduladora na ocorrência de

espécies (PÔRTO, 1992; COLEY *et al.*, 1993; COSTA, 1999; WIKLUND; RYDIN, 2004; SILVA; PÔRTO, 2010; SANTOS *et al.*, 2014; SANTOS *et al.*, 2017; ARAÚJO *et al.*, 2022). Interessantemente, em escala de paisagem, a riqueza e distribuição da brioflora tem como principais condicionantes fatores topográficos, edáficos, climáticos e de vegetação (COSTA; LIMA, 2005; SANTOS; COSTA, 2010; SANTOS *et al.*, 2011). Portanto, variáveis ecológicas locais podem ser melhor preditoras da composição brioflorística do que variáveis regionais de paisagens (BACARO *et al.*, 2008). Provavelmente, isso acontece porque as inúmeras variáveis relevantes para a ocorrência de briófitas podem exibir toda a sua gama em distâncias muito curtas, sem importar a extensão da região em estudo, aliado ao fato de que populações de briófitas podem estar distribuídas em uma área muito pequena (MOTA DE OLIVEIRA, 2010).

Por outro lado, perturbações antrópicas têm se tornado cada vez mais importantes na alteração dos padrões de distribuição de briófitas, tornando os microambientes favoráveis para o desenvolvimento do grupo cada vez mais escassos. O efeito nocivo das perturbações antrópicas sobre a brioflora têm sido bem documentado nas últimas décadas (PÓCS, 1980; KANTVILAS; JARMAN, 1993; ACEBEY *et al.*, 2003; GERMANO, 2003; ZARTMAN 2003; ALVARENGA; PÔRTO, 2007; ALVARENGA *et al.*, 2009, 2010; SILVA; PÔRTO, 2009, 2010; OLIVEIRA *et al.*, 2011; BATISTA *et al.*, 2023), confirmando que, de modo semelhante a outros organismos, a fragmentação e a perda de habitats originais têm ocasionado a perda de riqueza e diversidade desse grupo de plantas.

Porém, certos grupos funcionais sofrem um impacto mais imediato do que outros. Especialistas de sombra, epífilas (que colonizam folhas) e espécies com forma de crescimento pendente são as primeiras a serem afetadas pela extinção dos habitats de floresta madura (GRADSTEIN, 1992a,b; ALVARENGA; PÔRTO, 2007; ALVARENGA *et al.*, 2009, 2010; SILVA; PÔRTO, 2009, 2010; OLIVEIRA *et al.*, 2011). Além disso, com as mudanças microclimáticas associadas à perda de habitat, as espécies generalistas e as especialistas de sol podem experimentar benefícios (COSTA, 1999; ACEBEY *et al.*, 2003). A composição de traços morfológicos é também diretamente relacionada a fatores ambientais. HENRIQUES *et al.* (2017) avaliaram os padrões de riqueza e composição funcional de briófitas nos Açores, Portugal, ao longo de um gradiente altitudinal e observaram que a composição dos traços diferiu significativamente entre as comunidades costeiras e montanhosas. Os musgos apresentaram folhas encurvadas e células dos filídios ornamentadas em altitudes baixas, mas não em altitudes elevadas, resultados atribuídos a uma mudança ascendente de condições mais secas e quentes para um ambiente mais

úmido e frio. Em um fragmento de Floresta Atlântica nordestina, SOUZA *et al.* (2020) relataram que traços morfológicos relacionados ao armazenamento hídrico, como presença e área de lóbulos (segmento menor do filídio dividido de forma desigual nas hepáticas folhosas, geralmente formando um pequeno saco [GLIME; CHAVOUTIER, 2017]), e à proteção contra o excesso de incidência luminosa, como pigmentos escuros, foram mais representativos em copas de árvores e na borda do fragmento, em relação ao sub-bosque e ao interior do fragmento. SILVA *et al.* (2024) analisaram a variação intraespecífica de seis traços morfológicos da hepática *Frullania ericoides* (Nees) Mont. ao longo de gradientes ambientais (altitude, abertura do dossel e distância de fontes hídricas) em um enclave de Floresta Atlântica na região semi-árida do Brasil e observaram uma relação positiva da altitude com a área do lóbulo e lobo que quanto maior a altitude maior a média da área do lóbulo, possivelmente uma estratégia para armazenamento hídrico.

De fato, compreender os padrões de distribuição que norteiam a diversidade de briófitas e sua funcionalidade, particularmente, musgos, é de suma importância para estabelecer ações conservacionistas tendo em vista as constantes mudanças globais (PUGLISI, 2023), uma vez que o entendimento de como as espécies se dispersam, se diversificam e se adaptam em ambientes em contínua transformação se tornou cada vez mais urgente (LEXER *et al.*, 2013; JABLONSKI *et al.*, 2017; PATIÑO; VANDERPOORTEN, 2018). Ademais, considerando os padrões de distribuição das espécies, os modelos de distribuição potencial têm sido recomendados como ferramentas úteis e informativas para avaliar possíveis mudanças futuras nos padrões de distribuição de espécies e identificar espécies potencialmente perdedoras e vencedoras com as mudanças globais, como as alterações climáticas (DUAN *et al.*, 2016). Ou seja, para as espécies com estreito nicho climático e reduzida adequabilidade ambiental qualquer mudança no clima pode significar que não irão mais encontrar condições ideais. Em contraste, espécies vencedoras geralmente apresentam respostas sigmóides em relação à modelagem das condições ambientais; esse tipo de resposta pode levar a condições relativamente adequadas em um clima futuro.

3 SPATIAL PATTERNS OF RICHNESS AND FUNCTIONAL DIVERSITY OF MOSSES ENDEMIC TO THE ATLANTIC FOREST: IMPLICATIONS FOR CONSERVATION

Anna Cristina F. Araújo^{1*}, Yeison J. L. Sanchez¹, Kátia C. Pôrto¹, Mércia P. P. Silva¹

¹Federal University of Pernambuco, CB, Department of Botany, Laboratory of Biology of Bryophytes.

*Corresponding author. Email: anna.cristinaaraujo@ufpe.br

A ser submetido ao periódico Plant Ecology and Diversity

Background: Understanding the spatial patterns of richness and functional diversity of endemic mosses is crucial for rationalizing ecosystem management and conservation efforts in the Atlantic Forest.

Aims: To determine areas with higher richness and functional diversity of endemic mosses in the Brazilian Atlantic Forest and to verify if moss endemism areas are consistent with previous endemism centers described in the literature for this phytogeographic domain. Additionally, to evaluate if the current network system of protected areas in the Atlantic Forest is effective in conserving these mosses.

Methods: Ten binary morphological traits were selected. Three functional diversity indices were used to describe the distribution of species in the multidimensional niche. Generalized linear models were employed to assess richness and functional diversity indices across latitude. Endemism areas were superimposed with protected areas of the Atlantic Forest.

Results: Species richness, functional divergence, and functional evenness showed a positive relationship with latitude. All consensus endemism areas were evidenced for the Southeastern region of the Atlantic Forest. Only ca. 11% of endemism areas overlapped with protected areas, with the majority having less restrictive rules regarding environmental exploitation.

Conclusions: The spatial distribution of endemic mosses in the Atlantic Forest and their functional diversity are influenced by latitude. The Southeast region stood out as a center of taxonomic and functional diversity, possibly favored by its high altitudinal variation and amount of forested area. The conservation of endemic mosses in the Atlantic Forest requires a combination of protecting natural areas, expanding Conservation Units, enforcing environmental laws, and promoting sustainable use of natural resources.

Keywords: areas of endemism; bryophytes; endemic species; functional diversity; morphological traits.

Introduction

The Brazilian Atlantic Forest is one of the world's most important biodiversity hotspots, with more than 20,000 species of which at least 8,000 are endemic (Mittermeier et al. 2011; Marques and Grelle 2021). This phytogeographic domain extends over 32 degrees of latitude and presents expressive variations in altitude (0 ~ 3000 m), climate and topography, which has been indicated as modulator of local and regional biodiversity spatial distribution patterns (Oliveira-Filho and Fontes 2000; Thomas and Barbosa 2008; Marques et al. 2011; Araújo et al. 2022). Considering this environmental complexity, it is well defined that the Atlantic Forest it is not a homogeneous body of forest on a broad scale but is a mosaic of regions with contrasting features and dynamics (Lins-e-Silva et al. 2021), where the species, especially endemics, are not distributed randomly, but rather occur in particular portions, or centers of endemism. More precisely, the plant species are preferentially distributed, in general, in at least three centers of endemism: Northeastern (Pernambuco), Central (Bahia - Espírito Santo) and Southeastern (S and SE Brazil) (*sensu* Prance 1982, 1987).

Although the entire phytogeographic domain is jeopardized by intense habitat loss and fragmentation, its land use history is complex and divergent between regions. Recent high-resolution remote sensing data revealed that 65% of the phytogeographic domain surface is covered by anthropic areas, while 28% is native vegetation cover (Rezende et al. 2018) with most of the remains in fragments smaller than 50 ha (Ribeiro et al. 2009), of irregular shape, isolated and inserted in an inhospitable matrix (Tabarelli et al. 2006). However, the Northeastern Atlantic Forest is presently in the worst state of conservation compared to the Southeastern and Central part (Ribeiro et al. 2009). This inexorable habitat loss in the Northeast region was reported for an area of 4,000 km², in the period from 1989 to 2000, showing that there was a 10% loss in coverage, while 5% of the remnants disappeared (Tabarelli et al. 2006).

Due to the pervasive issues of habitat loss and fragmentation, which significantly contribute to population decline and ecosystem degradation in the Atlantic Forest (Tabarelli

et al. 2006), there is a broad consensus that protecting extensive natural vegetation areas represents the most effective approach to achieve conservation goals (Dias et al. 2023). These protection challenges have primarily been addressed through the establishment of protected areas (PAs), albeit in an incipient manner, since the Atlantic Forest domain encompasses less than 4% of Brazil's geographic coverage of PAs (Oliveira et al. 2017). Furthermore, many existing PAs only minimally overlap with the geographic ranges of most threatened species, especially endemic, high-priority species (Silva et al. 2014; Schuster et al. 2019). For instance, Oliveira et al. (2017) conducted an assessment of biodiversity protection and knowledge within all the Brazilian PAs, considering occurrences and phylogenetic data for vertebrates, arthropods, and angiosperms. The authors found that almost 55% of the species and 40% of evolutionary lineages are absent from PAs, with the majority of species having less than 30% of their geographic range within PAs. In addition, the existing PA network fails to protect the majority of endemic species. Thus, assessing spatial patterns of richness and diversity of endemic species in highly degraded habitats holds significance in conservation planning, since this approach can predict the extinction risks of diversity components and identify the most suitable remnants for establishing PAs. In this context, it is noteworthy that endemic species are particularly vulnerable in degraded environments, since they have less phenotypic and physiological plasticity to tolerate changes, and that their vulnerability can directly impact not only species richness but also the functional diversity of an ecosystem. Considering that environments with high endemic species richness can have low functional redundancy and consequently functional vulnerability, the endemic species loss is potentially followed by decreased functional diversity (Bihn et al. 2010; Mouillot et al. 2014).

Undoubtedly, studies evaluating the spatial patterns of richness and functional diversity of endemic mosses are crucial to rationalize ecosystem management and conservation actions in the Atlantic Forest. Mosses (Bryophyta) are basal atracheophyte plants that, due to their poikilohydric and ectohydric condition, in addition to the absence of a lignified vascular system, respond, in general, swiftly to environmental variations (Glime 2007). In Brazil, the Atlantic Forest is home to an enormous diversity and endemism of mosses, including around 90% of the known richness for the country (Amorim et al. 2021) with approximately 118 endemic species (ca. 33% of Brazil's endemic bryophytes) (Flora e Funga do Brasil). Building on this knowledge, we aimed to: (1) determine areas with the highest richness and functional diversity of mosses endemic to the Atlantic Forest, and, therefore, high-priority for the conservation of the group; (2) verify if the areas of endemism

of mosses in the Atlantic Forest are consistent with previous centers of endemism described in the literature; (3) assess if the current network system of protected areas in the Atlantic Forest is effective in conserving mosses endemic to the Atlantic Forest.

Materials and methods

Study site

The study area corresponds to the phytogeographic domain of the Atlantic forest, Brazil (Figure 1). The shapefile was obtained from the website of the Brazilian Space Agency (INPE – Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais [<http://terrabrasilis.dpi.inpe.br/downloads/Ministry>]) and all spatial analyses for the phytogeographic domain were conducted in the SIRGAS 2000. The Atlantic Forest is located along the Brazilian coast, covering an area of 1,110,182 km² between the coordinates 02°50'–33°45'S and 34°45'–55°15'W (IBGE 2012). It is characterized by marked environmental gradients (arising mainly from latitudinal variation and topography) and orographic rains resulting from wind currents coming from the Atlantic Ocean (Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística 1993), with an average temperature that varies between 12 and 25 °C (Colombo and Joly 2010).

Database

A comprehensive list of mosses endemic to the Atlantic Forest was compiled based on a survey on the 'Flora e Funga do Brasil' website, using the following filters: "mosses", "native to Brazil", "only endemic to Brazil" and "occurs only in the phytogeographic domain of the Atlantic Forest". The initial database consisted of 118 species. Data on moss occurrences were mainly obtained from the botanical collections database available online at SpeciesLink (<http://www.splink.org.br/>) and GBIF (<https://www.gbif.org/>) platforms, in July 2022.

The refinement of the data consisted of different stages. Firstly, the species names were checked, observing synonyms, by consulting the Tropicos.org platform (<https://www.tropicos.org/>), and only species confirmedly endemic to the Atlantic Forest were retained. Subsequently, only records identified at a specific level by experts were kept, aiming for greater reliability of the information. Duplicate records, without geographic

coordinates or outside the limits of the Atlantic Forest, were excluded. The refined database totalled 71 species and 633 records (Supplementary material 1).

Based on specialized literature, ten binary traits were compiled for each species (Table 1) that summarize various characteristics of mosses to tolerate the environment. However, given the scarcity of information on traits of endemic mosses, only 44 species (448 records) presented information in the literature on morphological traits (Figure 1; Supplementary material 2). The traits were: 1) monoicous sexual system; 2) dioicous sexual system; 3) demanding life form (flabelliform, pendant, caudate and dendroid); 4) desiccation-tolerant life form (turf and cushion); 5) concave leaf; 6) hyalocysts; 7) papilla; 8) dark pigment; 9) costa; and 10) excurrent costa. Hyalocysts were considered to be hyaline cells with a water storage function indicated in the literature, for example, the typical dead cells of *Sphagnum*, cancellina cells of Calymperaceae and alar cells of Dicranaceae. Life forms were grouped depending on their response to humidity levels (Glime 2017). Species with an intermediate life form were not considered in the analyses.

Table 1. Morphological binary traits compiled for each species of endemic moss of the Atlantic Forest and their associate function.

Trait	Function	Reference
Monoicous sexual system	Promotes reproductive self-sufficiency	Glime (2021)
Dioicous sexual system	Promotes genetic variability	Glime (2021)
Demanding life form	Promotes greater exposure and evaporation (flabelliform, pendant, caudate and dendroid)	Mägdefrau (1982); Bates (1998)
Desiccation-tolerant life form	Reduces the area exposed to the atmosphere for water loss (turf and cushion)	Mägdefrau (1982); Bates (1998)
Concave leaf	Improves photosynthesis efficiency by exposing one leaf surface to the atmosphere while keeping the other surface bathed in water	Glime (2021)
Hyalocysts	Stores water	Glime (2021)
Papilla	Regulates osmosis and increases movement of water in the cell	Proctor (1979); Kürschner (2004)
Dark pigment	Protects the chlorophyll from direct light radiation	Xie and Lou (2009); Glime (2021)
Costa	Transports water in the leaf	Glime (2021)

Trait	Function	Reference
Excurrent costa	Reflects sunlight and helps to absorb condensed water vapor from fog and dew	Kürschner (2004); Glime (2021)

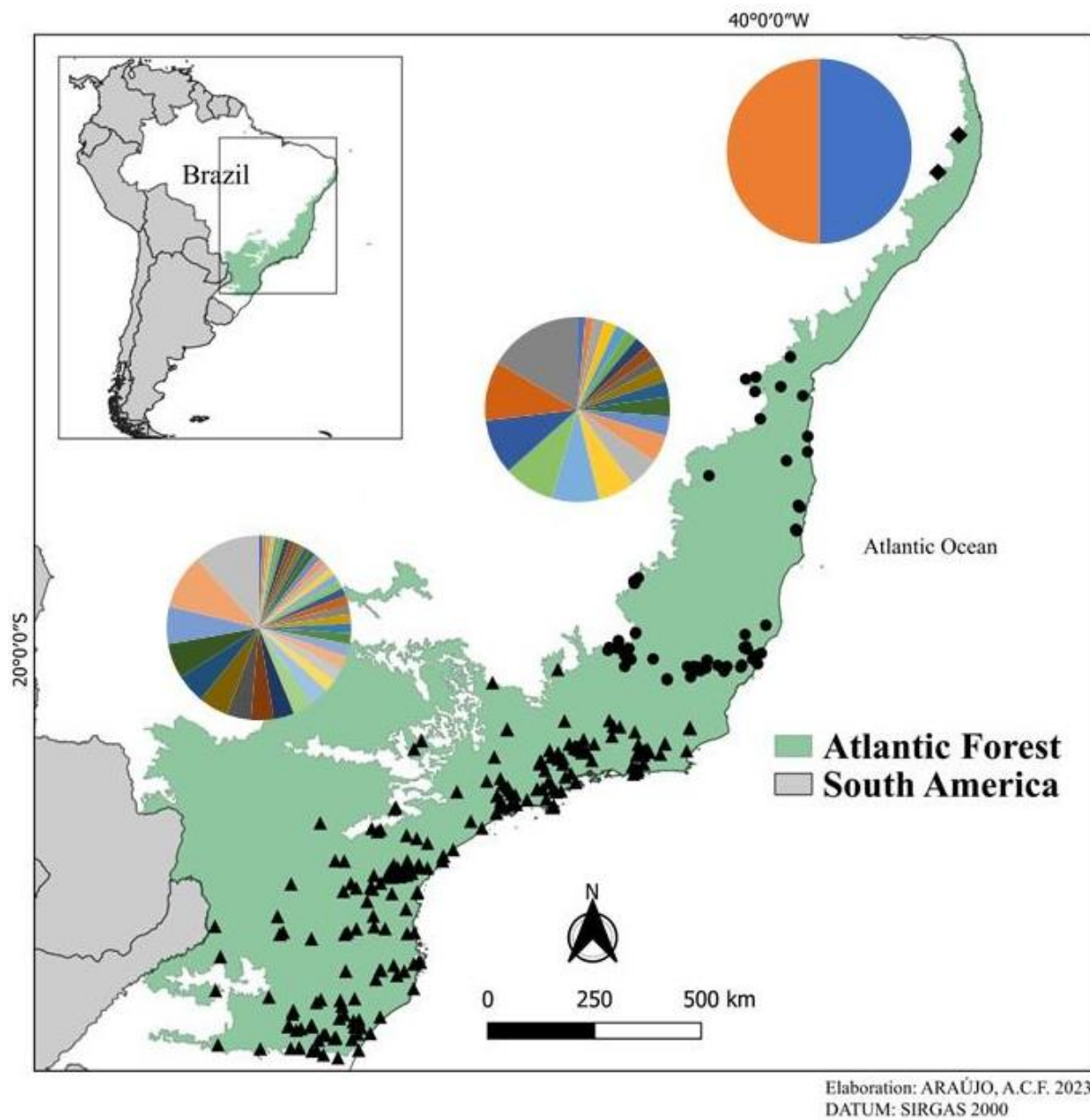


Figure 1. Map of the 633 records of 71 moss species endemic to the Atlantic Forest. The circles represent the number of records and the color of the circles represent the species. The colors in the pie charts represent the species and their respective records. The different symbols represent the occurrence of species by center of endemism.

Data analyses

All analyses were performed on the R platform version 4.2.2 (R Core Team 2021). Aiming to determine areas with the highest richness and functional diversity of mosses endemic to the Atlantic Forest, we used the dataset of 44 species and 448 records. The records were plotted on a map of the Atlantic Forest, later divided into 559 $0.5^\circ \times 0.5^\circ$ grids, using DIVA-GIS software (versão 3.24) (Hijmans et al. 2004). We subsequently calculated the moss endemic richness and functional diversity per grid. We used three functional diversity indices to describe the distribution of the species in the multidimensional niche space, through the 'FD' package (Laliberté et al. 2014): FRic, FDiv and FEve. Functional richness (FRic) express the number of unique trait value combinations in a community (i.e., the set of all species in each grid); Functional divergence (FDiv) estimates the distance of the species frequencies from the center of the functional space (Villéger et al. 2008); Functional evenness (FEve), which represents the equity of distribution of traits in the functional space. Considering that the centers of endemism in the Atlantic forest are distributed latitudinally, we used latitude to evaluate the richness and functional diversity indexes along the centers of endemism, applying generalized linear models (GLMs; 'lme4' package). The models were fitted using a Poisson family error distribution, for richness, and a Gaussian for functional diversity indexes.

To establish the areas of endemism of mosses in the Atlantic Forest, the total set of species (71 species and 633 records) was analyzed using the NDM/VNDM software, version 3.0 (Goloboff 2001; Szumik and Goloboff 2004). This software uses a heuristic algorithm to search for areas with the presence of two or more taxa for a given set of grids and calculates an endemism score for each taxon. Thus, an area of endemism is an area to which numerous species are endemic. The endemism score varies from 0 to 1 and it is assigned a value of 1 for species that exhibit a uniform distribution solely within the studied area, indicating "perfect endemism." It decreases for species that are found in other regions or have limited distribution within the area. In other words, higher endemism scores for a given species indicate that the species adjusts better to the area (Szumik and Goloboff 2004). A threshold of 50% similarity between species was used to establish consensus areas of endemism and the grid size used was $0.5^\circ \times 0.5^\circ$ (Szumik et al. 2002). After defining the consensus areas of endemism we performed an intersection between the maps of areas of endemism and the maps of the Brazilian PAs (<http://terrabrasilis.dpi.inpe.br/downloads/Ministry>), using the tool 'Intersection' in Qgis, version 3.30.2. Areas of endemism not superimposed on PAs were considered areas of gaps in protection. We considered two groups of PAs: Full Protection and for Sustainable

Use. The main objective of the first category is to preserve nature, allowing indirect use of its natural resources only for educational, scientific and recreational purposes, whilst the PAs of Sustainable Use combine nature conservation and the sustainability of its natural resources (Law 9.985 of July 18th 2000, establishing the National System of Nature Conservation Units - SNUC).

Results

From a total of 559 grid cells, 120 (21%) presented occurrences of mosses endemic to the Atlantic Forest. The richness per grid ranged from 1 to 24 (Figure 2). Most of the grids presented one (56; 47%) or two (22; 18%) species. Only one grid displayed the highest richness value, which coincides with the region of the Pico das Agulhas Negras, in the Itatiaia National Park, Southeastern Atlantic Forest. Four grids also had high richness values (>10 spp.), all located at the Southeastern Atlantic Forest (Figure 2). Towards the opposite extreme of the richness gradient, the Northeastern Atlantic Forest deserves mention since it had only two non-exclusive species (*Lepidopilum caudicaule* Müll. Hal. and *Schlotheimia henscheniana* Müll. Hal.) and most of the region did not present collection records for endemic mosses. The species richness (residual dev. = 3249.2; $p = 5.095e-06$), functional divergence (residual dev. = 336.16; $p = 0.001128$) and functional evenness (residual dev. = 302.55; $p = 0.01315$) showed positive relation with latitude. On the other hand, the functional richness was not related to latitude (residual dev. = 168.68; $p = 0.7383$), although the highest values were also recorded for the Southeastern Atlantic Forest.

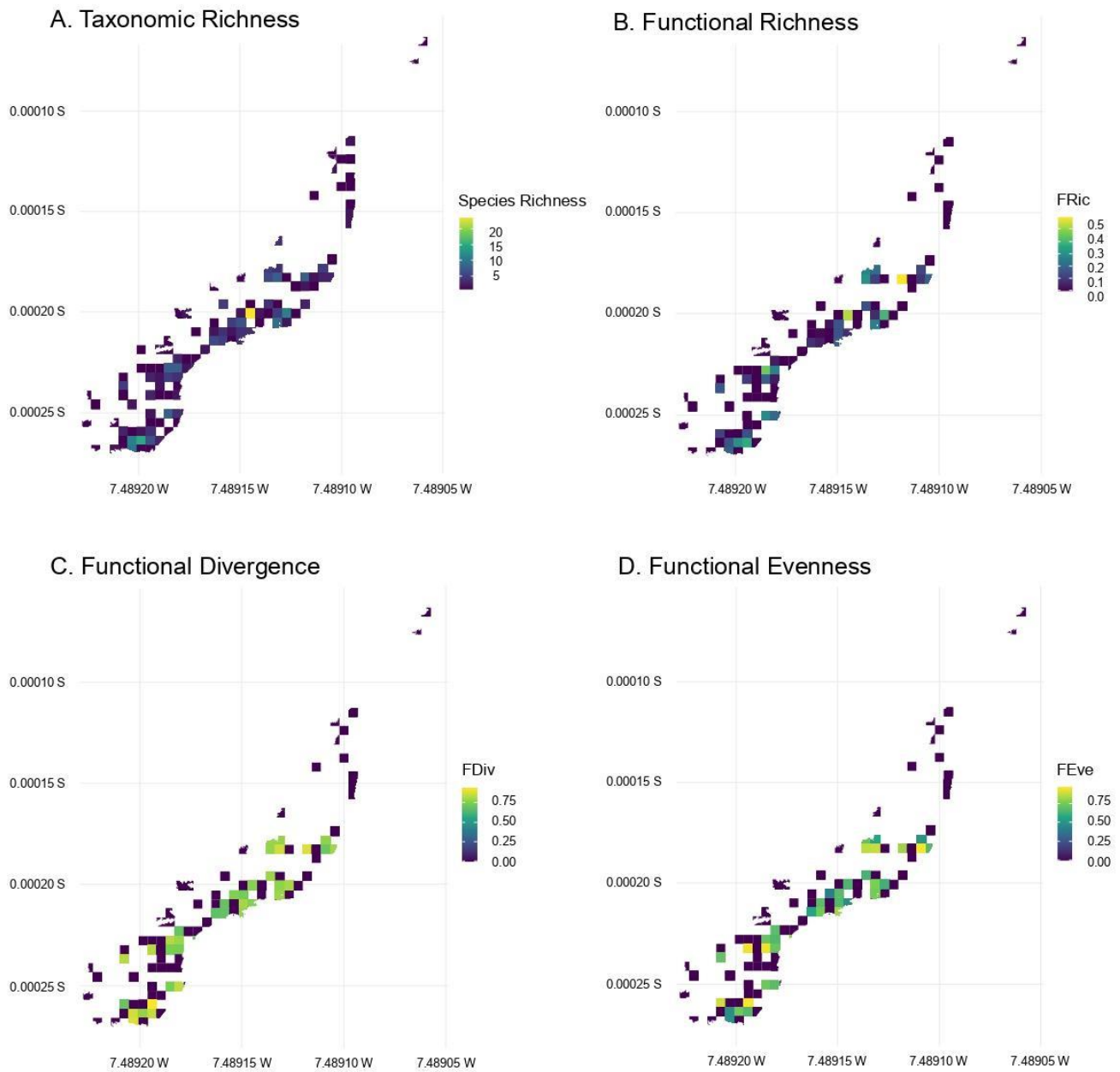


Figure 2. Richness and functional diversity indexes of mosses endemic to the Atlantic Forest per 0.5° × 0.5° grid. Based on 633 records of 71 species dataset.

Five consensus areas of moss endemism were identified, totalizing 39 grids or 108,796.4 km² (Figure 3; Table 2). The number of grids per area of endemism varied from four to 12 grids, or 11,434.15 km² to 33,028.52 km², respectively. Five consensus areas of endemism were located at the Southeastern endemism center, including the largest area (Figure 3). No consensus area of endemism was evidenced for the Central and Northeastern regions of the Atlantic Forest. The number of species in each area of endemism ranged from two to four and all species are unique for each area of endemism (Figure 3).

One hundred and eleven PAs overlapped in areas of endemism of mosses in the Atlantic Forest, totalling 12,003.25 km² (11.3%) (Table 2). Of all the PAs, 42 were under Full Protection and 69 were for Sustainable Use. Within the consensus areas of endemism, the number of protected areas varied from six to sixty and the extent of the protected area ranged from 1.16% to 35.3%. The largest area of endemism was located in the Southern of the Atlantic Forest and was the least protected.

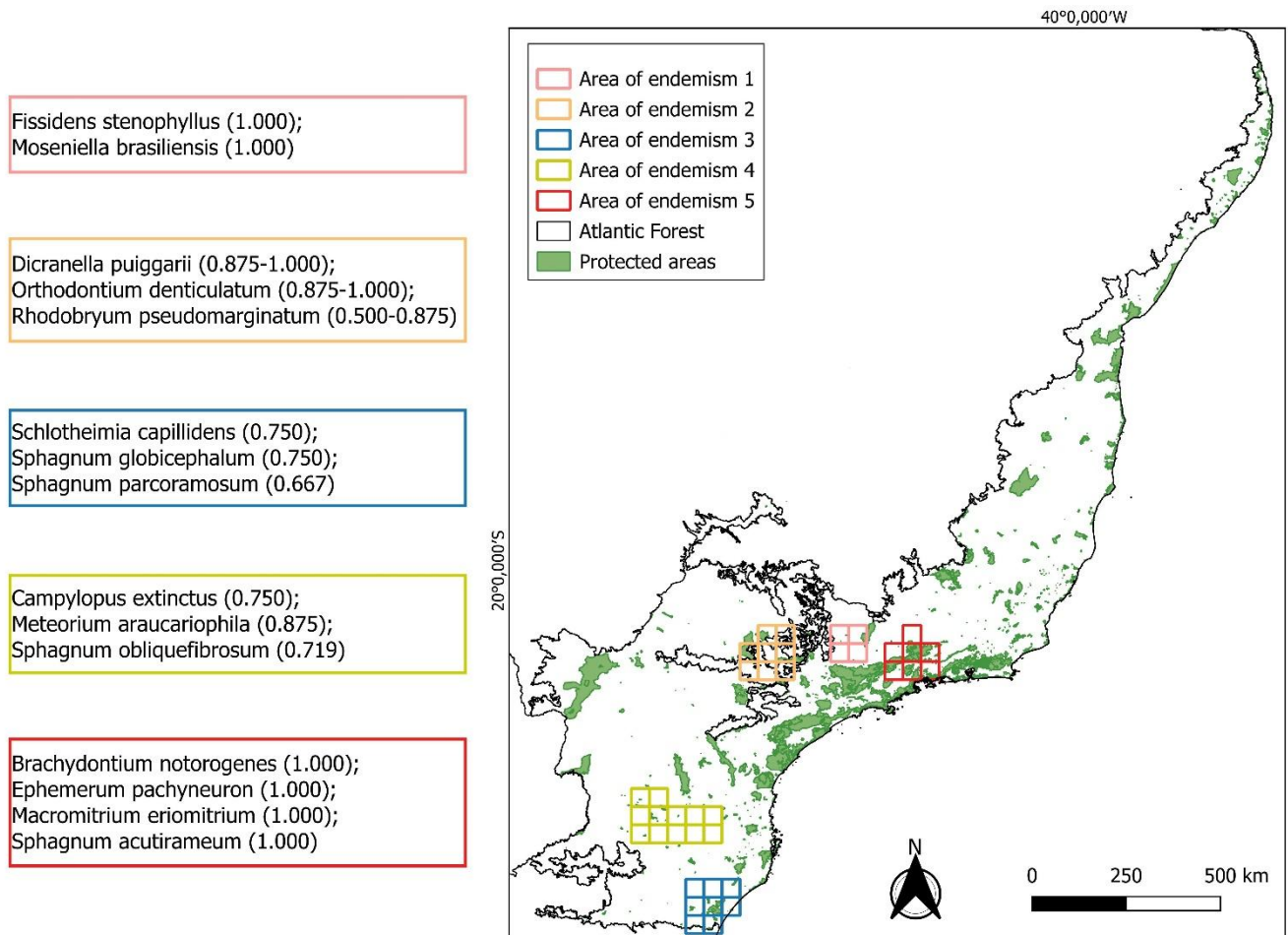


Figure 3. Areas of moss endemism in the Atlantic Forest with information on the species composition with their respective endemicity score. All consensus areas include only one area of endemism.

Table 2. Areas of moss endemism and extension of protected areas of full protection and for sustainable use in the Atlantic Forest. FP = Full Protection category; SU = for Sustainable Use. Numbers in parentheses indicate the percentage of protected area coverage.

Area of endemism	Extension of the area of endemism (km ²)	Number of protected areas (FP/SU)	Total protected area (km ²)	Protected area – FP (km ²)	Protected area – SU (km ²)
1	11,434.15 (3.9%)	6 (2/4)	446.34	2.99	443.35
2	22,818.41 (11.7%)	11 (4/7)	2,680.77	6.63	2,674.14
3	21,560.41 (6.7%)	21 (12/9)	1,450.03	580.37	869.66
4	33,028.52 (1.16%)	13 (8/5)	384.52	373.77	10.75
5	19,954.95 (35.3%)	60 (16/44)	7,041.59	1,789.27	5,252.32
Total	108,796.4 (11.03%)	111 (42/69)	12,003.25	2,753.03	9,250.22

Discussion

The endemic mosses of the Atlantic Forest exhibit a distribution and functional diversity gradient across the domain, with the Southeastern region standing out as the richest and functionally most diverse. Additionally, this region hosts all the areas of endemism for the group, despite only 11.3% is in protected areas. In contrast, only two species were recorded in the Northeastern region.

Across different regions of the Domain, significant variations in environmental, biological, and occupational factors have been identified and certainly influence the distribution patterns of species, especially of organisms that respond efficiently to environmental heterogeneity, such as endemic mosses. In this context, the Northeastern region has a naturally narrower strip of Atlantic Forest than the Central and Southeastern regions, over lowlands (0 - 30 m asl), plateaus (reaching slightly over 100 m) and encaves of humid forest within the semi-arid region between 500 and 1,000 m (*Brejos de altitude*; Lins 1989). Initially, the Northeastern Atlantic Forest, including mangroves, dunes, restingas, and forests, covered ca. 28% of the region (Rezende et al. 2018). As a result of an intense land conversion, favored by a smooth relief, a humid tropical climate and proximity to the coast, and the primary access of colonizers and explorers to the country, nowadays only 3.6% of the region is covered by original forest remains (Rezende et al. 2018; Lins-e-Silva et al. 2021).

Consequently, high richness occur at a regional level while low numbers are reported at patch level, indicating taxonomic homogenization and species loss (Lôbo et al. 2011); fragmentation and edge effects drive retrogressive succession, whereas chronic antropic disturbances, such as logging and hunting, result in the depletion of plant and animal species. However, despite all threats, some areas sustain high biodiversity and provide crucial ecosystem services. For bryophytes, Silva and Pôrto (2015) identified areas of greatest relevance to bryophyte conservation in the Northeastern Atlantic Forest considering total and endemic species richness, phylogenetic diversity (PD), and functional diversity (proportion of shade specialists). The authors described an increase in richness, phylogenetic diversity and the proportion of shade specialists with increasing latitude), and highlighted the Murici Ecological Station as a priority for conservation, a result in agreement with several reports on birds (Roda and Pereira 2006), reptiles (Dubeux et al. 2022), and ferns (Pereira et al. 2013). Therefore, given the current scenario of the Northeastern Atlantic Forest, Lins-e-Silva et al. (2021) provided a concise overview: “three contrasting features characterize the Northern Atlantic Forest in our time: while it maintains a high biodiversity, related to a high degree of endemism, forests are also subjected to the highest fragmentation process in any forest ecosystems, due to anthropic pressure, and is much more neglected in research and conservation initiatives when compared to the Southern region (Carnaval and Moritz 2008; Thomas 2008; Carnaval et al. 2009)”.

The Central endemism center occupies a vegetation zone up to 50 km wide within the coastal forest belt and encompasses a complex mosaic, from sea level up to 1,000m (Thomas et al. 1998). Five centuries of colonization and consecutive economic cycles (such as brazilwood, sugarcane, cassava flour, timber, cocoa) have considerably diminished and degraded the original vegetation. Nonetheless, these forests continue to serve as substantial reservoirs for the regional biota (Faria et al. 2021). For example, 333 bird species (Laps 2006) and 547 endemic tree species were reported for the region (Ostroski et al. 2018). Silva et al. (2014) performed potential distribution models for ten bryophyte species classified as bio-indicators for environmental quality and/or endemic to the Atlantic Forest, or endemic to Brazil (key species) and pointed out the Central region as having the greatest favorable environmental suitability for the distribution of key species, but also with only a few Conservation Units. In our study, the relevance of the Central endemism center was confirmed, both for species distribution and functional diversity, as it presented the highest values of functional indexes.

On the other hand, the Southeastern Atlantic Forest had the highest number of grid cells with high values of richness and functional diversity. Undoubtedly, environmental variation and the extent of remaining forest in this region contribute to the occurrence of diverse biological groups. The Southeastern Atlantic Forest comprises mostly tropical dense forest, together with seasonal, and mixed forests, formed by trees up to 40-m tall, covering a wide range of elevations, from coastal lowlands (0–50 m), to slopes and peaks of the Serra do Mar mountain range (50–2,200 m) (Carlucci et al. 2021). According to the neotectonic hypothesis, the uplift of the region's mountain ranges, especially Serra do Mar, which occurred approximately 5.6 million years ago, resulted in a climate that was hotter, more humid, and non-seasonal (Simpson 1979). This shift in climate created new conditions and landscapes, fostering local diversification as evidenced in studies involving birds, mammals, amphibians, butterflies, harvestmen, tiger moths, and Myrtaceae (Peres et al. 2020). Furthermore, despite the degradation of the Southeastern Atlantic Forest was marked by strong land cover changes, it still harbors the largest remaining Atlantic Forest patch in Brazil in the Serra do Mar mountain, containing more than 1,000,000 ha of continuous forests, or 7% of all Atlantic Forest remaining at national level (Ribeiro et al. 2009; Tonetti and Cavarzere 2017). Beyond the number of species, the region is also a center of functional diversity for endemic mosses, expressing unique trait value combinations (i.e., high FRic) and species with distinct traits on the functional space (i.e., high FDiv and FEve; Villéger et al. 2008).

Therefore, the three endemism centers were confirmed as highly relevant to the endemic mosses of the Atlantic Forest. Despite acute anthropic disturbance (such as fragmentation and habitat loss) and environmental heterogeneity has also been shown to be a real driver of bryophyte richness (Alvarenga et al. 2007; Araújo et al. 2022), it is noteworthy that the macroecological perspective that we present in this study might be prone to a number of biases associated with sampling effort (Hortal et al. 2015), which we did not evaluate here. For instance, Amorim et al. (2021) indicate that areas of the Atlantic Forest that have greater sampling efforts have higher moss richness values, as was the pattern observed in the Southeastern of the Domain, which is crucial to take into account in further research.

The Southeastern Atlantic Forest also presented all the areas of moss endemism that, paradoxically, remain relatively unprotected. In our study, 111 PAs coincided with areas of endemism (ca. 11%), being the majority of which for Sustainable Use (69). Additionally, the largest area of endemism was the least protected, ca. 1% of its area. Clearly, the overall extent of the PAs was unrepresentative, therefore, increasing formal protection in both public and private areas is an urgent conservation action. Particularly for bryophytes, would be necessary areas bigger than 300 ha, reported as a minimum habitat for a functioning population (Alvarenga et al. 2009). Moreover, advocating for policies that promote sustainable use of the Atlantic Forest, is crucial for the conservation of not only biodiversity but also the provision of ecosystem services. as exemplified by Rezende et al. (2018) which estimated that solely implementing the current legislative framework has the potential to increase the extent of forest cover to 35%, there is no doubt that with compliance to the environmental law and efforts to diminish impacts on the remaining forest there is still hope for the Atlantic Forest.

Conclusions

The latitude influences the spatial distribution of endemic mosses of Atlantic Forest and their functional diversity. Analysis of morphological traits reveal distinct patterns of distribution and functional diversity, with the Southeastern region standing out as the richest and most diverse. Meanwhile, the Northeastern and Central Atlantic Forest face serious threats due to habitat fragmentation and loss, and need adequate protection. Despite the Southeastern Atlantic Forest harbors a vast remaining area, it still faces protection challenges, underscoring the urgency of policies promoting sustainable use and effective

conservation of these ecosystems. Ultimately, increasing protection of endemism areas and implementing environmental policies are crucial to ensure preservation not only of biodiversity but also of the fundamental ecosystem services provided by mosses and this Phytogeographic Domain.

Acknowledgements

The authors would like to thank the Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia de Pernambuco (FACEPE) for granting the master's scholarship to the first author.

References

- Alvarenga LDP, Pôrto K.C. 2007. Patch size and isolation effects on epiphytic and epiphyllous bryophytes in the fragmented Brazilian Atlantic forest. *Biological Conservation* 34(3): 415-427.
- Alvarenga LDP, Pôrto KC, Silva MPP. 2009. Relations Between RegionalLocal Habitat Loss and Metapopulation Properties of Epiphyllous Bryophytes in the Brazilian Atlantic Forest. *Biotropica* 41: 682-691.
- Amorim ET, Neto LM, Luiz-Ponzo AP. 2021. An overview of richness and distribution of mosses in Brazil. *Plant Ecology and Evolution*, 154 (2): 183–191.
- Araújo FMS, Costa LEN, Souza JPS, Batista WVSM, Silva MPP. 2022. Altitudinal gradient drives regional and local diversity and composition patterns of epiphyllous bryophytes in ecological refuges. *Plant Biology* , 24 (2), 292-301. <https://doi.org/10.1111/plb.13365>
- Bates JW. 1998. Is “life form” a useful concept in bryophyte ecology? *Oikos*, 82(2), 223-237. <https://doi.org/10.2307/3546962>
- Bihn JH, Gebauer G, Brandl R. 2010. Loss of functional diversity of ant assemblages in secondary tropical forests. *Ecology* 91: 782-792. <https://doi.org/10.1890/08-1276.1>
- Carlucci MB, Marcilio-Silva V, Torezan JM (2021) The southern Atlantic Forest: use, degradation, and perspectives for conservation. In: Marques MCM, Grelle CEV (eds) *The Atlantic Forest: history, biodiversity, threats and opportunities of the megadiverse forest*. Springer, Switzerland.

Carnaval AC, Hickerson MJ, Haddad CBF, Rodrigues MT, Moritz C (2009) Stability predicts genetic diversity in the Brazilian Atlantic Forest hotspot. *Science* 323:785–189

Carnaval AC, Moritz C. 2008. Historical climate modelling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic forest. *Journal of Biogeography*, 35, 1187-1201. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01870.x>

Colombo AF, Joly CA. 2010. Brazilian Atlantic Forest lato sensu: the most ancient Brazilian forest, and a biodiversity hotspot, is highly threatened by climate change. *Braz. J. Biol.*, 70, no. 3 (suppl.), 697-708.

Dias TC, Silveira LF, Francisco MR. 2023. Spatiotemporal dynamics reveals forest rejuvenation, fragmentation, and edge effects in an Atlantic Forest hotspot, the Pernambuco Endemism Center, northeastern Brazil. *PLOS ONE*, 18(9): e0291234. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0291234>.

Dubeux MJM, Araújo Neto JV, Triburcio ICS, Lisboa BS, Torquato S, Freitas MA, Freire EMX, Guarnieri MC, Mott T. A “hotspot” within a hotspot: the reptiles of the Estação Ecológica and Área de Proteção Ambiental de Murici, Atlantic Forest of northeastern Brazil. *Biota Neotrop* [Internet]. 2022;22(2):e20221337. Available from: <https://doi.org/10.1590/1676-0611-BN-2022-1337>

Faria D, Delabie JHC, Dias MH (2021) The Hileia Baiana – an assessment of natural and historical aspects of the land use and degradation of the central corridor of the Brazilian Atlantic Forest. In: Marques MCM, Grelle CEV (eds) *The Atlantic Forest: history, biodiversity, threats and opportunities of the megadiverse forest*. Springer, Switzerland

Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Available at: < <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/> >.

Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. 1993. Recursos naturais e meio ambiente: uma visão do Brasil. Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro.

Glime JM. 2007. Introduction. In: Glime J.M. (ed.) *Bryophyte ecology* 1(1). Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. Available from <http://digitalcommons.mtu.edu/bryophyte-ecology/>

Glime JM. 2017. Adaptive Strategies: Growth and Life Forms. Chapt. 4-5. In: Glime, J. M. *Bryophyte Ecology*. Volume 1. 4-5-1 Physiological Ecology. Ebook sponsored by Michigan

Technological University and the International Association of Bryologists. Last updated 5 June 2020 and available at <<http://digitalcommons.mtu.edu/bryophyte-ecology/>>.

Glime JM. 2021. Bryophyte Ecology. <https://digitalcommons.mtu.edu/oabooks/4>

Goloboff PA. 2001. NDM and VNDM: Programs for analysis of endemism. Distributed by the author, San Miguel de Tucumán, Tucumán, Argentina.

Hijmans RJ, Guarino L, Bussink C, Mathur P, Cruz M, Barrantes I, Rojas E. 2004. DIVA-GIS: Sistema de Información Geográfica para el Análisis de Datos de Distribución de Especies. Version 4. International Potato Center Lima.

Hortal J, Bello F, Diniz-Filho JAF, Lewinsohn TM, Lobo JM, Ladle RJ. 2015. Seven Shortfalls that Beset Large-Scale Knowledge of Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 46: 523–549. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-112414-054400>

IBGE. 2012. Manual técnico da vegetação brasileira. Rio de Janeiro: Instituto brasileiro de geografia e estatística.

Kürschner H. 2004. Life strategies and adaptations in bryophytes from the near and Middle East. *Turkish Journal of Botany* 28: 73-84.

Laliberté E, Legendre P, Shipley B. 2014. FD: Measuring Functional Diversity (FD) from Multiple Traits, and Other Tools for Functional Ecology. – R package ver. 1, <<https://cran.r-project.org/web/packages/FD/index.html>>.

Laps RR. 2006. Efeito da fragmentação e alteração do hábitat na avifauna da região da Reserva Biológica de Una, Bahia, PhD Thesis, Universidade Estadual de Campinas, São Paulo.

Lins RC. 1989. As áreas de exceção do agreste de Pernambuco. Recife: SUDENE, 327 P.

Lins-e-Silva ACB, Ferreira PSM, Rodal MJN. 2021. Chapter 3 The North-Eastern Atlantic Forest: Biogeographical, Historical, and Current Aspects in the Sugarcane Zone. In: Marques MCM, Grelle CEV (eds) *The Atlantic Forest History, Biodiversity, Threats and Opportunities of the Mega-diverse Forest*. Springer, Suíça

Lôbo D, Leão T, Melo FPL, Santos AMM, Tabarelli M. 2011. Forest fragmentation drives Atlantic forest of northeastern Brazil to biotic homogenization. *Diversity and Distributions*, v. 17, n. 2, p. 287-296. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00739.x>.

- Mägdefrau K. 1982. Life-forms of bryophytes. - In: Smith, A. J. E. (ed.), *Bryophyte ecology*. Chapman and Hall, London, pp. 45-58.
- Marques MCM, Grelle CEV. 2021. *The Atlantic Forest: History, Biodiversity, Threats and Opportunities of the Mega-diverse Forest*. Springer, Switzerland. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-55322-7>
- Marques MCM, Swaine MD, Liebsch D. 2011. Diversity distribution and floristic differentiation of the coastal lowland vegetation: implications for the conservation of the Brazilian Atlantic Forest. *Biodivers Conserv*, 20, 153–168. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9952-4>
- Mittermeier RA, Turner WR, Larsen FW, Brooks TM, Gascon C. 2011. Global biodiversity conservation: the critical role of hotspots. In: Zachos FE, Habel JC. *Biodiversity hotspots: distribution and protection of conservation priority areas*. Germany: Springer, p. 3–22.
- Mouillot D, Villéger S, Parravicini V, Kulbicki M, Arias-González JE, Bender M, Chabanet P, Floeter SR, Friedlander A, Vigliola L, Bellwood DR. 2014. Functional over-redundancy and high functional vulnerability in global fish faunas on tropical reefs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111(38), 13757–13762. <https://doi.org/10.1073/pnas.1317625111>
- Oliveira-Filho AT, Fontes MAL. 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic forests in southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica*, 32(4b):793–810. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2000.tb00619.x>
- Oliveira U, Soares-Filho BS, Paglia AP, Brescovit AD, et al. 2017. Biodiversity conservation gaps in the Brazilian protected areas. *Sci Rep* 7, 9141 (2017). <https://doi.org/10.1038/s41598-017-08707-2>
- Ostroski P, Saiter FZ, Amorim AM, Fiaschi P. 2018. Endemic angiosperms in Bahia Coastal Forests, Brazil: an update using a newly delimited area. *Biota Neotrop*. 18(4):e20180544. <https://doi.org/10.1590/1676-0611-BN-2018-0544>
- Pereira AFN, Silva IAA, Santiago ACP, Barros ICL. 2013. Richness, geographic distribution and ecological aspects of the fern community within the Murici Ecological Station in the state of Alagoas, Brazil. *Acta Botanica Brasilica*, 27(4), 788–800. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062013000400019>

- Peres EA, Pinto-da-Rocha R, Lohmann G, et al. 2020. Patterns of species and lineage diversity in the Atlantic rainforest of Brazil. In: Rull V, Carnaval AC (eds) Neotropical diversification: patterns and processes. Springer, Switzerland
- Prance GT. 1982. Forest refuges: evidence from woody angiosperms. In: Biological Diversification in the Tropics. Prance GT, (ed.), pp. 137-157, Columbia University Press, New York.
- Prance GT. 1987. Biogeography of Neotropical plants. In: Whitmore TC, Prance GT (eds) Biogeography and quaternary history in Tropical America. Oxford Science Publications, Oxford, pp 46–65.
- Proctor MCF. 1979. Surface wax on the leaves of some mosses. *Journal of Bryology*, 10, 531-538. <https://doi.org/10.1179/jbr.1979.10.4.531>
- R Core Team. 2021. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Rezende CL, Scarano FR, Assad ED, Joly CA, Metzger JP, Strassburg BBN, Tabarelli M, Fonseca GA, Mittermeier RA. 2018. From hotspot to hopespot: An opportunity for the Brazilian Atlantic Forest. *Perspect Ecol Conserv* 16:208–214. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2018.10.002>
- Ribeiro MC, Metzger JP, Martensen AC, Ponzoni FJ, Hirota MM. 2009. The Brazilian Atlantic Forest: how much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation*, 142, 1141-1153. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.02.021>.
- Roda SA, Pereira GA. 2006. Distribuição recente e conservação das aves de rapina florestais do Centro Pernambuco. *Revista Brasileira de Ornitologia* 14: 331-344.
- Schuster R, Germain RR, Bennett JR, Reo NJ, Arcese P. 2019. Vertebrate biodiversity on indigenous-managed lands in Australia, Brazil, and Canada equals that in protected areas. *Environ Sci Pol*. 101:1–6. doi:10.1016/j.envsci.2019.07.002.
- Silva MPP, Kamino LHY, Pôrto KC. 2014. Is the current network system of protected areas in the Atlantic Forest effective in conserving key species of bryophytes? *Tropical Conservation Science* 7(1), 61-85. <https://doi.org/10.1177/194008291400700110>

- Silva MPP, Pôrto KC. 2015. Diversity of bryophytes in priority areas for conservation in the Atlantic forest of northeast Brazil. *Acta Bot Bras* [Internet], 29(1):16–23. Available from: <https://doi.org/10.1590/0102-33062014abb3534>
- Silva VDN, Pressey RL, Machado RB, VanDerWal J, Wiederhecker HC, Werneck FP, Colli GR. 2014. Formulating conservation targets for a gap analysis of endemic lizards in a biodiversity hotspot. *Biological Conservation*, 180, 1-10. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.09.016>
- Simpson BB. 1979. Quaternary biogeography of the high montane regions of South America. In: Duellman WE (ed) *The South American herpetofauna: its origin, evolution, and dispersal*. University of Kansas, Lawrence, pp 157–188
- Szumik C, Cuezco F, Goloboff P, Chalup A. 2002. An optimality criterion to determine areas of endemism, *Syst. Biol.*, vol. 51 (pg. 806-816)
- Szumik CA, Goloboff PA. 2004. Areas of Endemism: An Improved Optimality Criterion. *Systematic Biology*, 53(6), 968–977. <https://doi.org/10.1080/10635150490888859>
- Tabarelli M, Siqueira Filho JA, Santos AMM. 2006. A Floresta Atlântica ao norte do rio São Francisco. In *Diversidade Biológica e Conservação da Floresta Atlântica ao Norte do Rio São Francisco* (K.C. Pôrto, J.S. Almeida-Cortez & M. Tabarelli, eds.). MMA, Brasília, p. 25-40.
- Thomas WW. 2008. Introduction and acknowledgment. In: Thomas WW (ed) *The Atlantic Coastal Forest of Northeastern Brazil*. The New York Botanical Garden Press, New York, pp 1–5
- Thomas WMW, Barbosa MR. 2008. Natural vegetation types in the Atlantic Forest of northeastern Brazil. In: Thomas WW (ed) *The Atlantic coastal forests of northeastern Brazil*, vol 100. NYBG Press, New York, pp 6–20.
- Thomas WM, Carvalho AMV, Amorim AMA, Garrison J, Arbeláez AL. 1998. Plant endemism in two forests in southern Bahia, Brazil. *Biodivers Conserv* 7:311–322
- Tonetti VR, Cavarzere V. 2017. Beta-diversity Analysis Of A Bird Assemblage Of A Biodiversity Hotspot Within The Atlantic Forest. *Ornitología Neotropical*, v. 28, p. 281-290. Disponível em: <https://doi.org/10.58843/ornneo.v28i0.246>. Acesso em: 11 fev. 2024.
- Villéger S, Mason NWH, Mouillot D. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89: 2290–2301.

Xie CF, Lou HX. 2009. Secondary Metabolites in Bryophytes: An Ecological Aspect. *Chemistry & biodiversity*, 6(3), 303-312. <https://doi.org/10.1002/cbdv.200700450>

Supplementary Material 1. List of 71 moss species endemic to the Atlantic Forest with respective number of records in each endemism center (*sensu* Prance 1982, 1987). List compiled based on a survey on the Flora and Funga do Brasil website and refined by excluding duplicate records, without geographic coordinates and outside the limits of the Atlantic Forest domain.

Species	Endemism center		
	Northeastern (Pernambuco)	Central (Bahia - Espírito Santo)	Southeastern (S and SE Brazil)
<i>Atractylocarpus brasiliensis</i> (Müll.Hal.) R.S.Williams	0	1	6
<i>Brachydontium notorogenes</i> W.R.Buck & Schaf.-Verw.	0	0	2
<i>Brachymenium elimbatum</i> Canestraro & D.F. Peralta	0	0	1
<i>Brachymenium hornschuchianum</i> Mart.	0	8	49
<i>Brachymenium sublinearis</i> Canestraro & D.F. Peralta	0	0	2
<i>Brachythecium poadelphus</i> Müll. Hal.	0	3	6
<i>Breutelia grandis</i> (Hampe) Paris	0	4	15
<i>Brymela fluminensis</i> (Hampe) W.R.Buck	0	0	3
<i>Calypstrochaeta albescens</i> (Hampe) W.R.Buck	0	0	5
<i>Campylopus extinctus</i> J.-P. Frahm	0	0	1
<i>Cladastomum robustum</i> Broth.	0	0	2
<i>Cladastomum ulei</i> Müll. Hal.	0	2	9
<i>Cyclodictyon marginatum</i> (Hook. & Wilson) Kuntze	0	1	7
<i>Dicranella puiggarii</i> Geh. & Hampe	0	0	1
<i>Dicranella riograndensis</i> Broth	0	0	3
<i>Ditrichum liliputanum</i> (Müll.Hal.) Paris	0	1	2
<i>Entosthodon puiggarii</i> Geh. & Hampe	0	5	1

Species	Endemism center		
	Northeastern (Pernambuco)	Central (Bahia - Espírito Santo)	Southeastern (S and SE Brazil)
<i>Ephemerum pachyneuron</i> Müll. Hal.	0	0	4
<i>Fissidens flabellatus</i> Hornsch.	0	0	26
<i>Fissidens pseudoplurisetus</i> Bordin, Pursell & O.Yano	0	0	2
<i>Fissidens stenophyllus</i> Ångstr.	0	0	1
<i>Fissidens yanoae</i> Pursell	0	0	4
<i>Hypnella symphyodontoides</i> S. Vilas Bôas-Bastos	0	5	0
<i>Itatiella ulei</i> (Broth. ex Müll. Hal.) G.L.Sm.	0	14	28
<i>Lepidopilum caudicaule</i> Müll.Hal.	1	2	7
<i>Leskeodon aristatus</i> (Geh. & Hampe) Broth.	0	3	14
<i>Leucoloma triforme</i> (Mitt.) A.Jaeger	0	13	18
<i>Macromitrium eriomitrium</i> Müll.Hal.	0	0	3
<i>Macromitrium undatum</i> Müll. Hal.	0	2	6
<i>Meteorium araucariophila</i> M.Fleisch.	0	0	2
<i>Moseniella brasiliensis</i> Broth.	0	0	1
<i>Orthodontium denticulatum</i> Geh. & Hampe in Hampe & Geheeb	0	0	1
<i>Orthostichopsis tijuae</i> (Müll.Hal.) Broth.	0	0	22
<i>Pterogoniopsis paulista</i> (W.R. Buck & Vital) Carv.-Silva, P.E.A.S. Câmara & W.R. Buck	0	0	3
<i>Pylaisiadelpha brasiliensis</i> H.A.Crum	0	2	3
<i>Rhacocarpus inermis</i> (Müll.Hal.) Lindb.	0	24	41
<i>Rhodobryum pseudomarginatum</i> (Geh. & Hampe) Paris	0	0	2

Species	Endemism center		
	Northeastern (Pernambuco)	Central (Bahia - Espírito Santo)	Southeastern (S and SE Brazil)
<i>Rhynchostegiopsis brasiliensis</i> Broth.	0	0	2
<i>Schlotheimia breviseta</i> Ångström	0	0	10
<i>Schlotheimia capillidens</i> Müll.Hal.	0	0	1
<i>Schlotheimia clavata</i> Geh. & Hampe	0	1	8
<i>Schlotheimia dichotoma</i> Müll.Hal.	0	1	3
<i>Schlotheimia glaziovii</i> Hampe	0	0	5
<i>Schlotheimia gracilescens</i> Broth.	0	0	10
<i>Schlotheimia henscheniana</i> Müll.Hal.	1	2	2
<i>Sematophyllum macrorhynchum</i> (Hornsch.) Mitt.	0	3	2
<i>Sematophyllum subfulvum</i> (Broth.) Broth.	0	3	10
<i>Sematophyllum succedaneum</i> (Hook.f. & Wilson) Mitt.	0	0	17
<i>Sematophyllum warmingii</i> (Hampe) W.R.Buck	0	0	4
<i>Sphagnum acutirameum</i> H.A.Crum	0	0	3
<i>Sphagnum aequalipunctatum</i> H.A.Crum	0	2	0
<i>Sphagnum amoenoides</i> H.A.Crum	0	2	7
<i>Sphagnum amoenum</i> Warnst.	0	0	4
<i>Sphagnum billbuckii</i> H.A.Crum	0	7	4
<i>Sphagnum columniforme</i> H.A.Crum	0	4	0
<i>Sphagnum exquisitum</i> H.A.Crum	0	9	7
<i>Sphagnum frahmii</i> H.A.Crum	0	3	1
<i>Sphagnum globicephalum</i> Müll. Hal. ex Warnst.	0	0	1
<i>Sphagnum homophyllum</i> H.A.Crum	0	0	2

Species	Endemism center		
	Northeastern (Pernambuco)	Central (Bahia - Espírito Santo)	Southeastern (S and SE Brazil)
<i>Sphagnum leoni</i> H.A.Crum	0	3	0
<i>Sphagnum luetzelburgii</i> H.K.G.Paul ex H.A.Crum	0	0	1
<i>Sphagnum obliquefibrosum</i> H.A.Crum	0	0	5
<i>Sphagnum parcoramosum</i> H.A.Crum	0	0	3
<i>Sphagnum sehnemii</i> H.A.Crum	0	0	2
<i>Sphagnum submedium</i> Warnst.	0	12	15
<i>Sphagnum sucrei</i> H.A.Crum	0	3	22
<i>Sphagnum turgens</i> Warnst.	0	1	5
<i>Streptopogon brasiliensis</i> Casado ex D.P.Costa	0	1	5
<i>Syrrhopodon brasiliensis</i> W.D.Reese	0	0	4
<i>Taxithelium minutulum</i> Camara, P.S. & Carvalho-Silva, M.	0	15	0
<i>Zygodon patrum</i> Sehnem	0	0	1

Supplementary Material 2. List of the 44 mosses endemic to the Atlantic Forest and their respective morphological attributes. MO = monoecious sexual system; DI = dioecious sexual system; DM = demanding life form (flabelliform, pendant, caudate and dendroid); DS = desiccation-tolerant life form (turf and cushion); CO = concave leaf; HY = hyalocysts; PA = papilla; DP = dark pigment; CS = costa; EC = excurrent costa. Species with an intermediate life form were not considered in the analyses.

Species	Traits									
	MO	DI	DM	DS	CO	HY	PA	DP	CS	EC
<i>Atractylocarpus brasiliensis</i>	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0
<i>Brachydontium notorogenes</i>	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0
<i>Brachymenium elimbatum</i>	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0
<i>Brachymenium hornschuchianum</i>	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0
<i>Brachymenium sublinearis</i>	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1
<i>Brachythecium poadelphus</i>	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0
<i>Breutelia grandis</i>	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1
<i>Brymela fluminensis</i>	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0
<i>Calypstrochaeta albescens</i>	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>Campylopus extinctus</i>	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1
<i>Cladastomum robustum</i>	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1
<i>Cladastomum ulei</i>	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1
<i>Dicranella puiggarii</i>	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0
<i>Dicranella riograndensis</i>	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0
<i>Ditrichum liliputanum</i>	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0
<i>Entosthodon puiggarii</i>	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1
<i>Ephemerum pachyneuron</i>	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0
<i>Fissidens flabellatus</i>	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>Fissidens pseudoplurisetus</i>	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0
<i>Fissidens yanoae</i>	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0
<i>Itatiella ulei</i>	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0

Species	Traits									
	MO	DI	DM	DS	CO	HY	PA	DP	CS	EC
<i>Lepidopilum caudicaule</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Leskeodon aristatus</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0
<i>Leucoloma triforme</i>	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1
<i>Meteorium araucariophila</i>	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0
<i>Moseniella brasiliensis</i>	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0
<i>Orthodontium denticulatum</i>	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1
<i>Orthostichopsis tijucae</i>	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0
<i>Pterogoniopsis paulista</i>	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0
<i>Pylaisiadelpha brasiliensis</i>	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Rhacocarpus inermis</i>	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0
<i>Rhodobryum pseudomarginatum</i>	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1
<i>Rhynchostegiopsis brasiliensis</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Schlotheimia breviseta</i>	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1
<i>Schlotheimia capillidens</i>	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0
<i>Schlotheimia clavata</i>	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0
<i>Schlotheimia dichotoma</i>	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0
<i>Schlotheimia glaziovii</i>	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0
<i>Schlotheimia gracilescens</i>	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1
<i>Schlotheimia henscheniana</i>	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1
<i>Sematophyllum subfulvum</i>	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Syrrhopodon brasiliensis</i>	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0
<i>Taxithelium minutulum</i>	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0
<i>Zygodon patrum</i>	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0

4 IMPACTOS ESPERADOS DAS MUDANÇAS CLIMÁTICAS NA DISTRIBUIÇÃO DE CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS DE MUSGOS ENDÊMICOS DA FLORESTA ATLÂNTICA

Anna Cristina F. Araújo^a, Yeison J. L. Sanchez^a, Kátia C. Pôrto^a, Karen Y. S. Contento^b, Mércia P. P. Silva^a

^aLaboratório Biologia de Briófitas, Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco, Brasil

^bLaboratório de Taxonomia Vegetal. Universidade Federal Rural de Pernambuco, Brasil

A ser submetido ao periódico *Perspectives in Ecology and Conservation*

RESUMO

O endemismo de musgos na Floresta Atlântica abrange cerca de 90% da riqueza conhecida para o país com aproximadamente 118 espécies endêmicas. Assim como na maioria dos grupos, as alterações climáticas, como mudanças climáticas, podem ter impacto tanto na distribuição das espécies endêmicas, quanto nos seus atributos funcionais. Dada essa alta representatividade de musgos endêmicos na Floresta Atlântica e sua comprovada sensibilidade a alterações ambientais, este trabalho objetiva avaliar a estrutura funcional do grupo neste Domínio fitogeográfico e entender os efeitos das mudanças climáticas quanto a distribuição dos seus grupos funcionais. Para isso, foi testada a hipótese que, de forma geral, áreas climaticamente adequadas serão reduzidas em um cenário de mudança climática pessimista; e 2) haverá uma diminuição da área de adequabilidade ambiental de grupos funcionais vulneráveis e com traços associados a habitats com uma umidade relativamente alta, como sistema reprodutivo dioico e forma de crescimento exigente em relação a tolerância à dessecação. As espécies foram agrupadas em 13 entidades funcionais (divididas nas categorias >1spp. e 1spp.) e as análises de modelagem de distribuição potencial foram baseadas na ocorrência dos atributos funcionais das espécies. De forma geral, não houve diferença significativa da área de adequabilidade ambiental entre modelos, períodos, cenários e categorias de entidades funcionais. Por outro lado, o período

futuro, o modelo climático MPI-ESM1-2-HR, o cenário otimista e EFs menos vulneráveis apresentaram os maiores valores de adequabilidade. A porcentagem de mudança entre o modelo atual e os modelos climáticos pessimista e otimista variou de 0,15% a 379,33%. Sendo assim, provavelmente isso acontece com as briófitas porque suas populações, sobretudo de endêmicas, podem estar distribuídas em uma área muito pequena e as inúmeras variáveis relevantes para a comunidade podem exibir toda a sua gama em distâncias muito curtas, sem importar a extensão da região em estudo.

Palavras-chave: alterações ambientais; briófitas; espécies endêmicas; modelagem de distribuição potencial; traços funcionais.

Introdução

A emergência climática já é uma realidade: os dados ERA5 do Serviço de Alterações Climáticas Copernicus (2023) mostram que julho de 2023 foi o mês mais quente globalmente, com uma série de eventos climáticos extremos, incluindo ondas de calor na Europa, América do Norte e Ásia, e incêndios florestais no Canadá e na Grécia. Estas alterações climáticas constituem uma séria ameaça à biodiversidade global e à integridade dos ecossistemas (Díaz et al., 2019; Weiskopf et al., 2020), inviabilizando o estabelecimento e manutenção de diversas espécies, e têm sido consideradas um dos fatores primordiais na atual crise de extinção (Stork, 2010).

No entanto, as espécies podem responder às mudanças climáticas de diferentes maneiras: (i) persistência, devido à aclimação e plasticidade fenotípica, (ii) evolução (adaptação local), (iii) migração ou (iv) morte (Bussotti et al., 2015), e diversos estudos têm mostrado que as mudanças climáticas favoreceram poucas espécies em detrimento de muitas (Ferro et al., 2014; Zwiener et al., 2017; Kafash et al., 2018; Hoveka et al., 2022). Ou seja, as áreas de distribuição de algumas espécies ‘vencedoras’ podem se expandir, enquanto as áreas de distribuição de muitas outras ‘perdedoras’ provavelmente diminuirão (Kafash et al., 2018), fazendo com que, no futuro, essa redistribuição de espécies em resposta às mudanças climáticas globais também afete a representatividade das espécies nas suas localidades de ocorrência, podendo levar à extinção (Monzón et al., 2011).

Diante disso, se uma espécie tem um nicho climático com condições ambientais ótimas restritas, então qualquer mudança nessas condições pode afetar seu desempenho e levar a uma diminuição da sua área de distribuição (Kafash et al., 2018). Assim, espécies endêmicas são potenciais perdedoras em relação às mudanças climáticas, pois tendem a utilizar menos recursos e ter maior especialização de nicho ecológico (Harvey and Pagel, 1991; Cowling, 2001; Primack, 2006). Ademais, qualquer alteração nas condições bióticas e abióticas podem afetar profundamente a estrutura das comunidades de espécies endêmicas e dos ecossistemas, já que elas possuem menor plasticidade fenotípica e fisiológica para suportar mudanças (Pereira and Almeida, 2004).

Nesse contexto, vale a pena destacar que a vulnerabilidade das espécies endêmicas frente às mudanças climáticas pode impactar diretamente a diversidade funcional dos ecossistemas, particularmente daqueles altamente biodiversos. Nesse tipo de ambiente, várias espécies apresentam funções similares na comunidade, ou seja, há alta redundância funcional, então é provável que a funcionalidade do ecossistema esteja protegida contra perda de espécies (Mouillot et al., 2014). Por outro lado, ecossistemas com alta riqueza de espécies endêmicas podem ter baixa redundância funcional e consequentemente vulnerabilidade funcional, isto é, a perda de espécies é potencialmente seguida pelo decréscimo da diversidade funcional (Bihn et al., 2010; Mouillot et al., 2014). Logo, quantificar a vulnerabilidade funcional de espécies endêmicas, ou seja, o grau em que elas e suas funções associadas podem mudar quando expostas a ameaças, é crucial para racionalizar o manejo de ecossistemas e as ações de conservação (Auber et al., 2022).

Nesse sentido, como consequência dessas modificações, espera-se que ocorra uma diminuição na área de adequabilidade ambiental de espécies endêmicas com atributos considerados especialistas de habitats com uma menor alteração ambiental, como por exemplo, espécies dioicas e forma de crescimento exigente em relação à tolerância à dessecação, por serem mais suscetíveis às mudanças climáticas (Barbé et al., 2020), visto que estão associadas a habitats com uma umidade relativamente alta (Atherton et al., 2010; Lett et al., 2021). Além disso, várias características morfológicas têm sido sugeridas como influenciadoras da ocorrência de briófitas em diferentes ambientes, como a presença de pigmentação escura, que protege contra a intensidade luminosa prejudicial (Deltoro et al., 1998) e facilita o

crescimento em dossel e bordas de florestas tropicais (Oliveira, 2018; Souza et al., 2020). Outro exemplo é a concavidade dos filídios, que favorece a retenção hídrica e ajuda a resolver o problema da troca gasosa, expondo uma superfície à atmosfera enquanto mantém a outra superfície com água (Glime, 2017a).

Assim, estudos avaliando a distribuição de traços atual e futura, em função das mudanças climáticas, de espécies endêmicas com atributos especialistas são um interessante campo aberto, particularmente na Floresta Atlântica. Esse Domínio fitogeográfico é considerado um hotspot global de biodiversidade (Mittermeier et al., 2004) com altos níveis de precipitação e umidade (Carnaval and Moritz 2008). Abriga uma enorme diversidade e endemismo de briófitas, particularmente de musgos, incluindo cerca de 90% da riqueza de musgos conhecida para o país (Amorim et al., 2021) com aproximadamente 118 espécies endêmicas (ca. 33% das briófitas endêmicas do Brasil) com dados de ocorrência para a Floresta Atlântica (Flora e Funga do Brasil, 2024). Por outro lado, apesar do elevado valor biológico para diversos grupos biológicos, a Floresta Atlântica é considerada o segundo Domínio mais ameaçado de extinção do mundo, perdendo apenas para as florestas da Ilha de Madagascar, na costa da África (Rede de ONGs da Mata Atlântica, 2006).

Logo, devido a alta representatividade de musgos endêmicos na Floresta Atlântica sob constante pressão antrópica, este trabalho se propõe a utilizar essas plantas como organismos modelos para avaliar como os atributos das espécies deste Domínio fitogeográfico respondem em longo prazo, frente às mudanças climáticas. Para isso, este trabalho se propõe a analisar as seguintes predições: 1) de forma geral, áreas climaticamente adequadas serão reduzidas em um cenário de mudança climática pessimista; e 2) haverá uma diminuição da área de adequabilidade ambiental de grupos funcionais vulneráveis e com traços associados a habitats com uma umidade relativamente alta, como sistema reprodutivo dioico e forma de crescimento exigente em relação a tolerância à dessecação.

Material e métodos

Área de estudo

Para todas as análises e mapeamento foram considerados os limites do Domínio fitogeográfico da Floresta Atlântica. O shapefile foi obtido no Instituto

Nacional de Pesquisas Espaciais (INPE - <http://terrabrasilis.dpi.inpe.br/downloads/Ministry>) e utilizado o datum SIRGAS 2000. A Floresta Atlântica, situada ao longo da costa brasileira, está localizada entre as coordenadas 02°50'–33°45'S e 34°45'–55°15'W, abrangendo uma área de 1.110.182 km² (IBGE, 2012). Cobrindo 15 dos 27 estados brasileiros, o domínio inclui formações florestais estacionais, ombrófilas abertas, densas e mistas, brejos de altitude, restingas e manguezais (Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, 1993). A Floresta Atlântica é caracterizada por marcantes gradientes ambientais (decorrentes, sobretudo, da variação latitudinal e da topografia) e chuvas orográficas resultantes de correntes de vento provenientes do Oceano Atlântico (Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, 1993), com uma temperatura média que varia entre 12 e 25 °C (Colombo and Joly, 2010).

Este domínio é um dos mais ameaçados do mundo, tendo sido reduzida de 7% a 16% de sua área original (Ribeiro et al., 2009). Essa perda inexorável de habitat reflete a paisagem atual dessa floresta, com pequenos fragmentos de formato irregular, isolados e inseridos em uma matriz inóspita. Por exemplo, estimativas para uma área de 4.000 km² na região Nordeste, no período de 1989 a 2000, mostraram que houve uma perda de 10% na cobertura, enquanto 5% dos remanescentes desapareceram (Tabarelli et al., 2006).

Banco de dados

Foi elaborada uma lista de musgos endêmicos da Floresta Atlântica a partir de um levantamento das espécies no site da Flora e Funga do Brasil, utilizando os seguintes filtros: “musgos”, “nativa do Brasil”, “somente endêmicas do Brasil” e “ocorre somente no Domínio fitogeográfico da Floresta Atlântica”, complementada com artigos científicos publicados. Inicialmente, um total de 118 espécies de musgos endêmicos foram compiladas.

Os registros de ocorrência das espécies foram obtidos a partir de coordenadas geográficas extraídas dos bancos de dados SpeciesLink (<https://specieslink.net/>) e GBIF (<https://www.gbif.org/>), entre maio e agosto de 2022. Foram removidos todos os registros duplicados, aqueles sem coordenadas geográficas ou fora dos limites da Floresta Atlântica. Posteriormente, foi realizada a atualização nomenclatural das espécies (<https://www.tropicos.org/>). Para cada espécie, foram compiladas em

literatura informações de atributos morfológicos binários, no entanto, devido à escassez de informações, foram mantidas 44 espécies (448 registros) que apresentavam todos os traços analisados neste trabalho (Figura 1; Material suplementar 1). São eles: 1) sistema sexual monoico; 2) sistema sexual dioico; 3) forma de vida exigente (flabeliforme, pendente, caudado e dendróide); 4) forma de vida intermediária (trama e tapete); 5) forma de vida tolerante à dessecação (tufo e coxim); 6) concavidade do filídio; 7) hialocistos; 8) papilas; 9) pigmentação escura; 10) costa; 11) costa excurrente e 12) costa ocupando >50% da largura do filídio (costa larga) (Tabela 1). Foram considerados hialocistos as células hialinas com função de armazenamento hídrico apontada em literatura, por exemplo, as células mortas típicas de *Sphagnum*, células cancelinas de Calymperaceae e células alares de *Campylopus*. As formas de vida foram agrupadas em função da sua resposta aos níveis de umidade (Glime, 2017b).

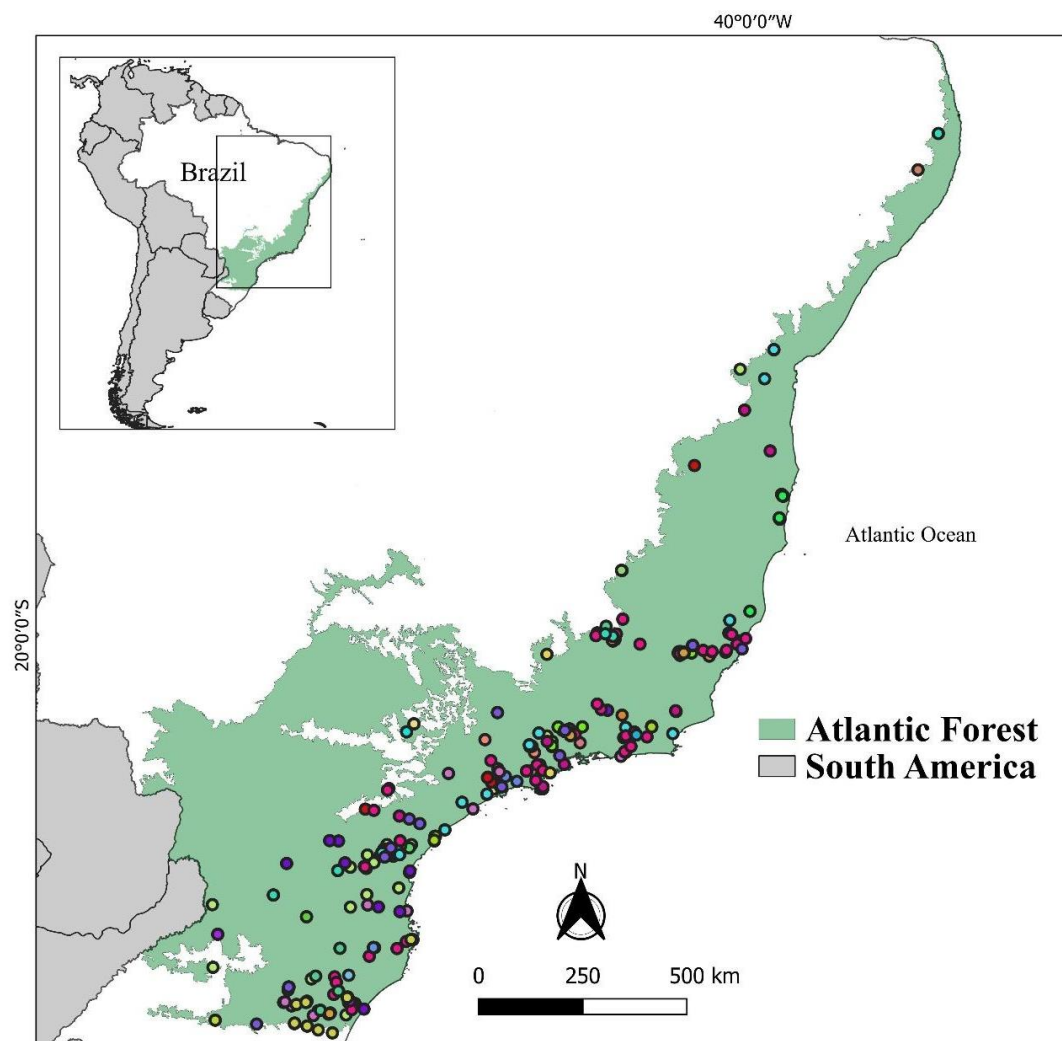


Figura 1. Distribuição das 44 espécies de musgos endêmicos da Floresta Atlântica. Os círculos representam os 448 registros e a cor dos círculos representa as espécies.

Tabela 1. Traços morfológicos binários compilados para 44 espécies de musgos endêmicos da Floresta Atlântica e suas funções associadas, baseado em literatura.

Traços	Função	Referências
Sistema sexual dioico	Promove a variabilidade genética	Glime (2021)
Sistema sexual monoico	Promove a autossuficiência reprodutiva	Glime (2021)
Forma de vida exigente	Promove uma maior exposição e evaporação (flabeliforme, pendente, caudado e dendróide)	Mägdefrau (1982); Bates (1998)
Forma de vida intermediária	Respondem aos diferentes níveis de umidade (trama e tapete)	Mägdefrau (1982); Bates (1998)
Forma de vida tolerante à dessecação	Reduz a área exposta à atmosfera para perda de água (tufo e coxim) Melhora a eficiência da fotossíntese expondo uma superfície foliar à atmosfera enquanto mantém a outra superfície armazenando água	Mägdefrau (1982); Bates (1998)
Concavidade do filídio	Transporte de água pelo filídio	Glime (2021)
Costa	Reflete a luz solar e ajuda a absorver o vapor de água condensado da neblina e do orvalho	Glime (2021)
Costa excurrente	Maior absorção e transporte de água pelo filídio	Kürschner (2004); Glime (2021)
Costa ocupando >50% da largura do filídio		Proctor (1979); Frahm (1985)
Hialocistos	Armazena água	Glime (2021)
Papila	Regula a osmose e aumenta o movimento da água na célula	Proctor (1979); Kürschner (2004)
Pigmentação escura	Protege a clorofila da radiação luminosa direta	Xie and Lou (2009); Glime (2021)

Análise de dados

As análises de modelagem de distribuição potencial foram baseadas na ocorrência dos atributos funcionais e todas as análises foram realizadas na plataforma

R versão 4.2.2 (R Core Team, 2021). Para selecionar os traços mais representativos para o conjunto das espécies, elas foram agrupadas em entidades funcionais (EFs) com o pacote mFD (Magneville et al., 2021). As EFs são grupos de espécies que compartilham os mesmos atributos funcionais, ou seja, são semelhantes funcionalmente, formando, assim, os grupos funcionais. Estas foram agrupadas em 13 EFs.

O clima atual foi descrito com base no Worldclim 2.1 para o período 1970-2000. As projeções climáticas para o futuro, entre 2081 a 2100, com uma resolução espacial de 30 segundos de arco ($\sim 1 \text{ km}^2$), foram obtidas do banco de dados do Projeto de Intercomparação de Modelos Acoplados Fase 6 (CMIP6) do relatório IPCC6 calibrado de acordo com os dados climáticos atuais. Foram utilizados um pacote de 19 variáveis bioclimáticas (Material suplementar 2) oriundas dos valores mensais de temperatura e precipitação, o que representa uma relevância biológica maior para as simulações de distribuição de espécies (Hijmans et al., 2005). Os modelos de nicho ecológico de áreas de endemismo dos musgos foram realizados com o pacote modleR (Sánchez-Tapia et al., 2018). Dentre os modelos climáticos globais (General Circulation Models - GCMs) foram utilizados o MIROC6 e o MPI-ESM1-2-HR como uma boa representação do clima da Floresta Atlântica, sendo capazes de reproduzir os padrões globais de precipitação e umidade (Vale et al., 2021; Wu et al., 2021; Peng et al., 2023). Para cada GCM, analisamos dois cenários de mudanças climáticas: o cenário de redução otimista e o cenário severo (pessimista) de emissões de gases de efeito estufa com uma 'Representative Concentration Pathways' (RCP) de 4,5 W/m² e 8,5 W/m², respectivamente. Os dados climáticos para cada GCM e cada RCP foram calculados para o período de tempo considerado. Nesse pacote, as camadas de dados das variáveis foram cortadas para cobrir toda a extensão da Floresta Atlântica e testes de correlação (PCA) para excluir variáveis bioclimáticas ($r > 0,7$) altamente correlacionadas dentro ou entre os modelos climáticos foram realizados.

Análises de NMDS foram realizadas com os traços funcionais e as EFs para identificar as principais diferenças de traços entre essas entidades. O NMDS foi baseado na distância de Gower através das funções 'metaMDS' e 'envfit' no pacote 'vegan' (Oksanen et al., 2022)

Os testes de Shapiro-Wilk e Levene foram empregados para avaliar a distribuição dos resíduos e a homogeneidade das variâncias, respectivamente. Para

verificar se há diferença significativa da área de adequabilidade ambiental (>50%) entre os períodos atual e futuro (2081 a 2100) foram utilizados os testes de Wilcoxon e Dunn *a posteriori*. A área de adequabilidade ambiental (>50%) foi comparada entre os modelos e cenários atual, pessimista e otimista através dos testes de Kruskal-Wallis e Dunn *a posteriori* (Zuur et al., 2007). Os pacotes utilizados nas análises estatísticas foram ‘car’ (Fox and Weisberg, 2019), ‘dunn.test’ (Dinno, 2017) e ‘vegan’ (Oksanen et al., 2022).

As EFs foram divididas em duas classes, com uma única espécie (considerada vulnerável) (Mouillot et al., 2014) e com mais de uma espécie, e essa classificação foi avaliada em função da área de adequabilidade ambiental (>50%) através dos testes de Wilcoxon e Dunn *a posteriori*.

Resultados

Dentre as 13 EFs, a riqueza variou de uma a cinco espécies por entidade (Material Suplementar 1). Oito EFs (61%) apresentaram vulnerabilidade funcional, ou seja, tiveram uma espécie, enquanto que 39% (5 FEs) apresentaram duas ou mais espécies.

O NMDS apresentou duas principais estratégias entre as EFs em relação aos traços mais representativos (Tabela 2, Figura 2). A primeira foi observada entre a presença de costa ($r^2=0.771$, $p=0.003$), sistema sexual dioico ($r^2=0.742$, $p=0.005$) e forma de vida tolerante ($r^2=0.488$, $p=0.044$). Ortogonalmente, a segunda estratégia envolveu a presença de hialocistos ($r^2=0.844$, $p=0.003$), concavidade do filídio ($r^2=0.805$, $p=0.001$), sistema sexual monoico ($r^2=0.742$, $p=0.005$) e papila ($r^2=0.550$, $p=0.016$). Os traços pigmentação escura, costa excurrente, costa ocupando >50% da largura do filídio, forma de vida intermediária e forma de vida exigente não foram significativos estatisticamente.

Tabela 2. Scores dos eixos 1 e 2 do NMDS por traço morfológico dos musgos endêmicos da Floresta Atlântica. Em negrito, traços significativos.

Traços	NMDS1	NMDS2	r^2	Pr(>r)
Sistema sexual dioico	0.507	-0.862	0.742	0.005
Sistema sexual monoico	-0.507	0.862	0.742	0.005

Traços	NMDS1	NMDS2	r ²	Pr(>r)
Forma de vida exigente	0.408	-0.913	0.054	0.739
Forma de vida intermediária	0.904	-0.427	0.330	0.138
Forma de vida tolerante	-0.809	0.588	0.488	0.044
Concavidade do filídio	0.604	0.797	0.805	0.001
Costa	-1.000	-0.012	0.771	0.003
Costa excurrente	-0.832	0.555	0.230	0.247
Costa ocupando >50% da largura do filídio	-0.451	0.893	0.168	0.518
Hialocistos	0.788	0.616	0.844	0.003
Papila	0.639	0.769	0.550	0.016
Pigmentação escura	-0.830	-0.558	0.281	0.165

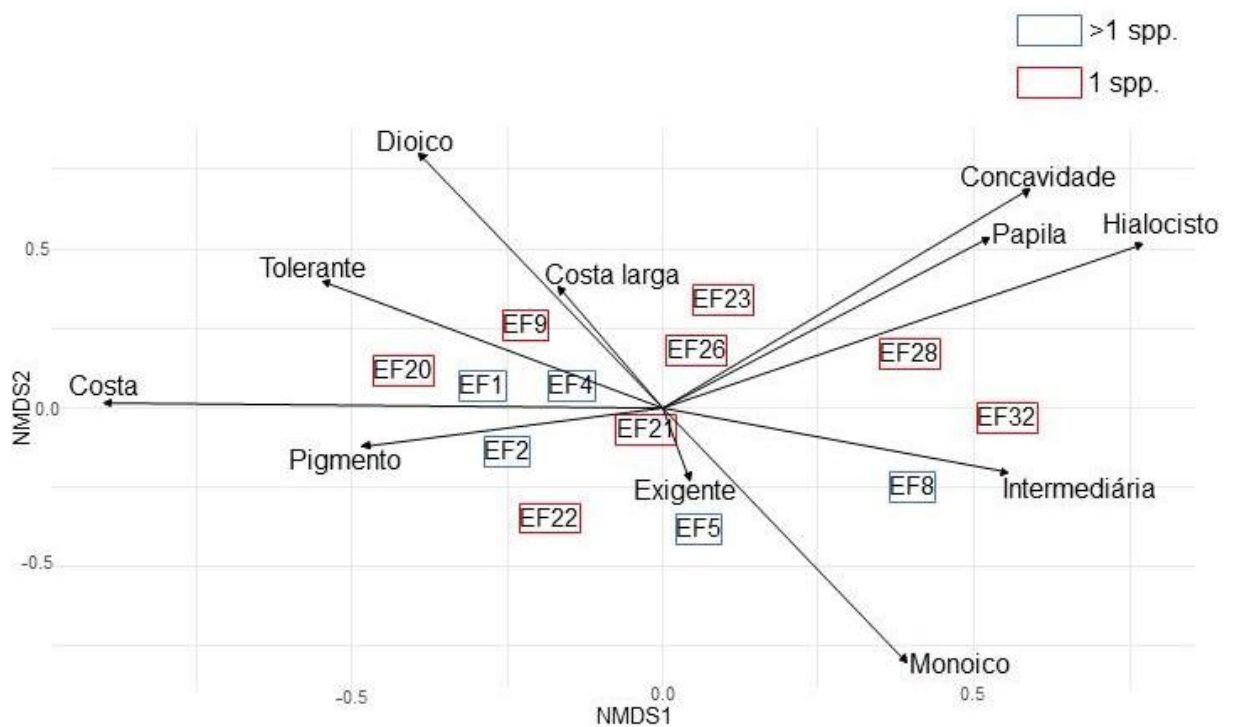


Figura 2. NMDS das entidades funcionais e traços morfológicos dos musgos endêmicos da Floresta Atlântica. Stress = 0.0836

De forma geral, não houve diferença significativa da área de adequabilidade ambiental (>50%) entre modelos (KW=0.038731; p=0.9808), períodos (W=350; p=0.8504), cenários (KW=0.15256; p=0.9266) e categorias de EFs (W=621;

$p=0.1045$) (Figura 3). Por outro lado, o período futuro, o modelo climático MPI-ESM1-2-HR, o cenário otimista e EFs menos vulneráveis apresentaram os maiores valores de área de adequabilidade funcional ($>50\%$) (Figura 3). A porcentagem de mudança entre o modelo atual e os modelos climáticos pessimista e otimista variou de 0,15% a 379,33% (Tabela 3). A entidade funcional que teve maior variação foi a EF5 no cenário pessimista do modelo climático MIROC6, enquanto a EF2 possuiu menor variação no mesmo cenário do modelo climático MPI-ESM1-2-HR. A maioria das EFs tem distribuição restrita, particularmente na região sudeste, o que se manteve considerando os diferentes cenários e modelos climáticos globais (Material suplementar 3).

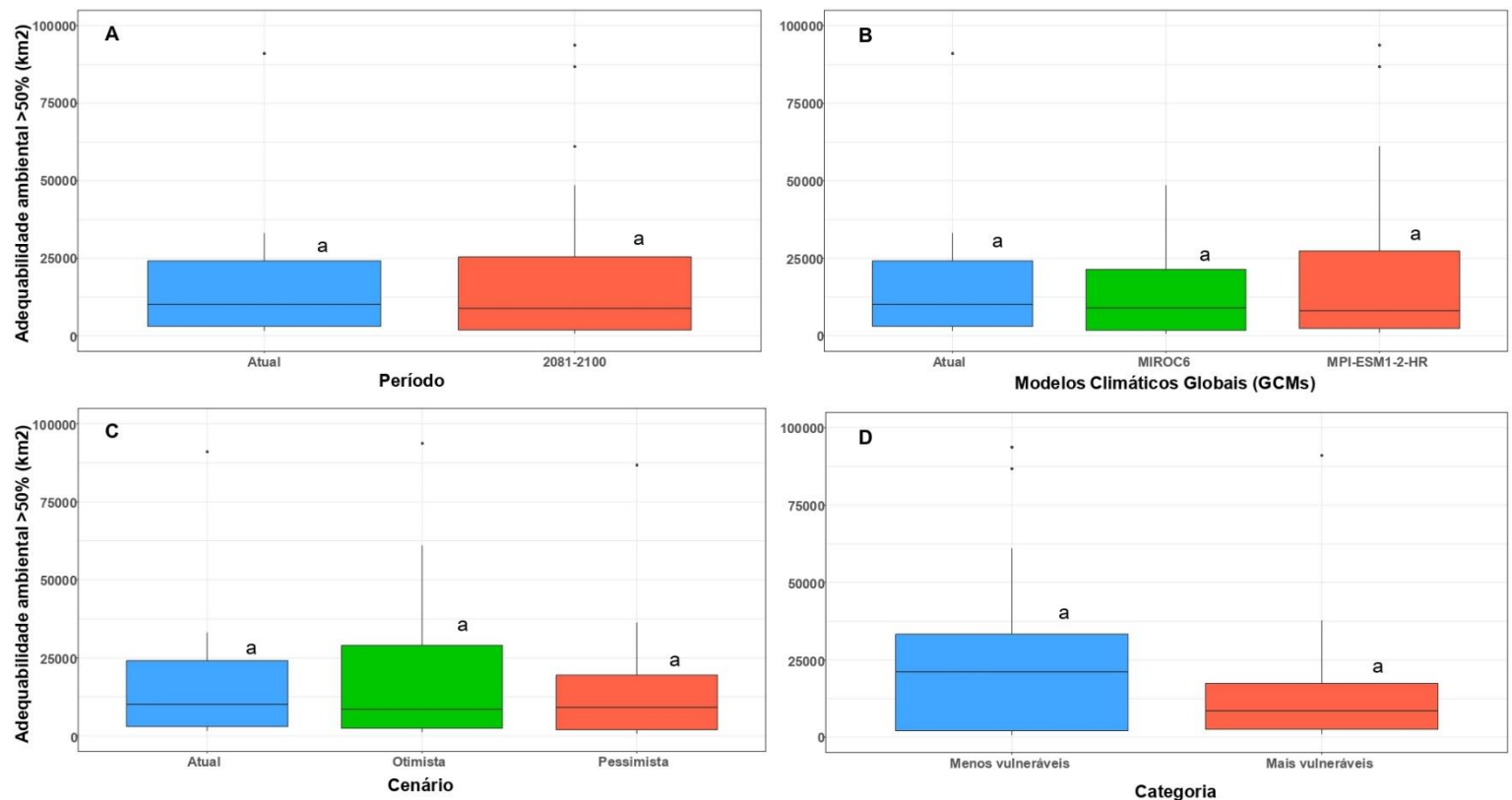


Figura 3. Box-plots da relação da área de adequabilidade ambiental ($>50\%$) dos musgos endêmicos da Floresta Atlântica, em função dos Períodos (A), Modelos Climáticos Globais (B), Cenários (C) e Categoria de entidade funcional (D). Categoria mais vulneráveis = 1 espécie; menos vulnerável > 1 espécie.

Tabela 3. Área de adequabilidade ambiental >50% (km²) das entidades funcionais dos musgos endêmicos da Floresta Atlântica e suas respectivas porcentagem de mudança considerando o modelo climático atual (1970-2000) e dois cenários futuros (2081–2100), um otimista (RPC4.5) e um pessimista (RPC8.5).

Entidade Funcional	Modelos Climáticos Globais (GCMs)								
	Atual (km ²)	MIROC6 4.5 (km ²)	Mudança (%)	MIROC6 8.5 (km ²)	Mudança (%)	MPI-ESM1-2-HR 4.5 (km ²)	Mudança (%)	MPI-ESM1-2-HR 8.5 (km ²)	Mudança (%)
EF1	33.225,94	39.599,53	↑ 19,18	105.906,8	↑ 218,74	61.148,01	↑ 84,04	110.258,2	↑ 231,84
EF2	21.097,01	33.288,40	↑ 57,78	25.421,48	↑ 20,49	29.353,92	↑ 39,14	21.129,32	↑ 0,15
EF4	1.964,847	1.515,94	↓ 22,84	2.606,80	↑ 32,67	2.365,278	↑ 20,37	1.987,13	↑ 1,13
EF5	24.202,05	48.630,96	↑ 100,93	116.009,7	↑ 379,33	93.839,81	↑ 287,73	86.753,72	↑ 258,45
EF8	3.113,405	1.162,804	↓ 62,65	750,61	↓ 75,89	2.439,69	↓ 21,63	1.178,04	↓ 62,16
EF9	1.665,57	1.309,55	↓ 21,37	1.706,72	↑ 2,47	1.189,27	↓ 28,59	1.502,42	↓ 9,79
EF20	91.101,92	1.792,34	↓ 98,03	1.833,27	↓ 97,98	1.418,13	↓ 98,44	972,58	↓ 98,93
EF21	8.108,59	8.894,82	↑ 9,69	16.652,29	↑ 105,36	2.482,60	↓ 69,38	17.918,94	↑ 120,98
EF22	10.176,98	5.124,94	↓ 49,64	13.310,29	↑ 30,78	14.389,59	↑ 41,39	12.345,63	↑ 21,3

Entidade Funcional	Modelos Climáticos Globais (GCMs)								
	Atual (km²)	MIROC6 4.5 (km²)	Mudança (%)	MIROC6 8.5 (km²)	Mudança (%)	MPI-ESM1-2-HR 4.5 (km²)	Mudança (%)	MPI-ESM1-2-HR 8.5 (km²)	Mudança (%)
EF23	13.356,39	19.939,33	↑ 49,28	17.242,35	↑ 29,09	37.721,98	↑ 182,42	27.299,47	↑ 104,39
EF26	5.408,37	5.523,61	↑ 2,13	8.103,86	↑ 49,83	2.703,93	↓ 50	7.221,78	↑ 33,52
EF28	27.901,68	28.306,48	↑ 1,45	36.391,7	↑ 30,42	21.410,63	↓ 23,26	31.350,11	↑ 12,35
EF32	2.660,07	11.537,78	↑ 333,73	9.168,88	↑ 244,68	8.129,94	↑ 205,62	6.498,49	↑ 144,29

Discussão

De forma geral, observou-se que a comunidade dos musgos endêmicos da Floresta Atlântica é marcada pela insegurança funcional, com 61% das entidades funcionais formadas por apenas uma espécie, aliada a distribuição restrita e ao fato de que os traços mais representativos são relacionados à economia hídrica, como hialocistos, concavidade do filídio, presença de costa e sistema reprodutivo. Por outro lado, a área de adequabilidade >50% dos modelos, períodos e cenários futuros se manteve praticamente estável e sem diferença significativa em relação ao tempo atual. Assim, a predição de que áreas climaticamente adequadas seriam reduzidas em um cenário de mudança climática pessimista não foi corroborada neste estudo.

A inexpressiva mudança das áreas climaticamente adequadas para os musgos endêmicos da Floresta Atlântica pode estar relacionada à própria biologia do grupo, que são naturalmente de nicho restrito. Os requerimentos ecológicos desta comunidade provavelmente constituem um dos principais determinantes da sua limitada área de distribuição. De acordo com os modelos de distribuição potencial, condições macroclimáticas apropriadas na Floresta Atlântica são raras e estão concentradas na região Sudeste. De fato, esta região é considerada um centro de diversidade para diferentes grupos biológicos, o que é atribuído à quantidade de áreas de Floresta remanescente e à heterogeneidade ambiental da região (Ribeiro et al., 2009; Tonetti and Cavarzere, 2017). A Floresta Atlântica do Sudeste é formada principalmente por florestas densas, cobrindo uma ampla gama altitudinal, de 0 a 2.200m (Carlucci et al., 2021), e abriga o maior remanescente florestal contínuo em mais de 1.000.000 ha, o que corresponde a ca. 7% de todo remanescente de Floresta Atlântica do país (Ribeiro et al., 2009; Tonetti and Cavarzere, 2017). Assim, considerando que a riqueza e distribuição dos musgos está relacionada a processos de nichos (filtros ambientais), refúgios topográficos e em remanescentes florestais podem facilitar a persistência das espécies durante mudanças climáticas, o que destaca a importância de incluir esses tipos de paisagens em redes de reservas para serem robustas às mudanças climáticas incertas.

Além disso, os musgos endêmicos da Floresta Atlântica podem estar sendo afetados por condições microclimáticas não avaliadas neste estudo. Interessantemente, variáveis ecológicas locais podem ser melhor preditoras da composição de plantas do que variáveis regionais de paisagens (Bacaro et al., 2008).

Provavelmente, isso acontece com as briófitas porque suas populações, sobretudo de endêmicas, podem estar distribuídas em uma área muito pequena e as inúmeras variáveis relevantes para a comunidade podem exibir toda a sua gama em distâncias muito curtas, sem importar a extensão da região em estudo. De fato, os musgos respondem eficientemente a filtros ambientais locais, devido a sua sensibilidade a mudanças ambientais locais. Isto se deve ao fato de que os musgos são, em geral, ectohídricos, i.e., absorvem e transportam água pela superfície externa do corpo vegetativo, e não apresentam mecanismos especializados para regular a perda hídrica, culminando em alta sensibilidade a mudanças microambientais (Proctor et al., 2007). Ademais, a maioria dos musgos têm metabolismo fotossintético C3 com ponto de saturação de luz da fotossíntese em irradiância modesta quando comparada à maioria das plantas vasculares (Marschall and Proctor, 2004). Na ausência de lignina, cutícula cerosa e estômatos no corpo vegetativo dos musgos, essas plantas podem secar rapidamente quando expostas à alta luminosidade e pouca disponibilidade hídrica.

Neste trabalho, a comunidade de musgos endêmicos da Floresta Atlântica apresentou como mais representativos traços funcionais relacionados à economia hídrica, como hialocistos e concavidade do filídio. Várias características morfológicas têm sido sugeridas para influenciar a interação das briófitas com condições climáticas. Por exemplo, os hialocistos fornecem um reservatório hídrico, encharcando as células fotossintéticas. Como a célula hialina é uma célula morta, sua única função parece ser fornecer água para a porção fotossintética do filídio. A concavidade do filídio também está relacionada à otimização da fotossíntese: enquanto a parte côncava armazena água, a parte convexa realiza a troca gasosa (Glime, 2017a). Essas características morfológicas fazem com que os musgos tenham elevada capacidade de reter água, o que pode chegar a aproximadamente 200% e 3000% do seu peso seco (Michel et al., 2013; Oishi, 2018), e serem responsáveis pela manutenção e balanço hídrico dos ecossistemas, principalmente em florestas tropicais úmidas.

Por fim, vale destacar o grau de insegurança funcional da comunidade, com grande parte das entidades funcionais com somente uma espécie e nem todos os traços representados em várias EFs, o que pode levar a uma perda de função devido à falta de espécies funcionalmente redundantes que possam desempenhar funções semelhantes substituindo espécies endêmicas eventualmente extintas (Biggs et al.,

2020), particularmente na Floresta Atlântica. Esse domínio é um dos mais ameaçados do mundo, tendo sido reduzida de 7% a 16% de sua área original (Ribeiro et al., 2009). Essa perda inexorável de habitat reflete a paisagem atual dessa floresta, com pequenos fragmentos de formato irregular, isolados e inseridos em uma matriz inóspita. Por exemplo, estimativas para uma área de 4.000 km² na região Nordeste, no período de 1989 a 2000, mostraram que houve uma perda de 10% na cobertura, enquanto 5% dos remanescentes desapareceram (Tabarelli et al., 2006). Assim, o futuro dos musgos endêmicos da Floresta Atlântica, do ponto de vista funcional, é incerto. Neste cenário, sugere-se para estudos futuros a integração de modelos de distribuição potencial de espécies e de grupos funcionais, monitoramento microclimático e análises de características genéticas, incluindo diversidade populacional e a estrutura geográfica, a fim de desenvolver estratégias de conservação para espécies de musgos endêmicos da Floresta Atlântica.

Conclusões

A comunidade dos musgos endêmicos da Floresta Atlântica revela uma notável insegurança funcional, com a maioria das entidades funcionais compostas por apenas uma espécie e traços distintivos relacionados à economia hídrica. Embora as áreas climaticamente adequadas para esses musgos não tenham apresentado mudanças significativas sob cenários futuros, a distribuição dessas espécies está fortemente influenciada pela biologia do grupo e pela heterogeneidade ambiental da região Sudeste. A sensibilidade dos musgos a condições microambientais e sua capacidade de reter água desempenham papéis cruciais em sua sobrevivência. No entanto, a crescente perda de habitat na Floresta Atlântica representa uma ameaça significativa para essas espécies, destacando a necessidade de estratégias de conservação mais abrangentes que incorporem modelos de distribuição potencial, monitoramento microclimático e análises genéticas para garantir a preservação desses importantes componentes do ecossistema.

Agradecimentos

Os autores agradecem à Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia de Pernambuco (FACEPE) pela concessão da bolsa de mestrado à primeira autora.

Referências

- Amorim, E.T., Neto, L.M., Luizi-Ponzo, A.P., 2021. An overview of richness and distribution of mosses in Brazil. *Plant Ecology and Evolution*, 154 (2): 183–191.
- Atherton, I., Bosanquet, S.D.S., Lawey, M., 2010. Mosses and liverworts of Britain and Ireland: a field guide. British Bryological Society.
- Auber, A., Waldock, C., Maire, A., et al., 2022. A functional vulnerability framework for biodiversity conservation. *Nat Commun* 13, 4774. <https://doi.org/10.1038/s41467-022-32331-y>
- Bacaro, G., Rocchini, D., Bonini, I., Marignani, M., Maccherini, S., Chiarucci, A., 2008. The role of regional and local scale predictors for plant species richness in Mediterranean forests. *Plant Biosystems* 142: 630-642.
- Barbé, M., Bouchard, M., Fenton, N.J., 2020. Examining boreal forest resilience to temperature variability using bryophytes: Forest type matters. *Ecosphere*, 11, e03232. <https://doi.org/10.1002/ecs2.3232>
- Bates, J.W., 1998. Is “life form” a useful concept in bryophyte ecology? *Oikos*, 82(2), 223-237. <https://doi.org/10.2307/3546962>
- Biggs, C.R., Yeager, L.A., Bolser, D.G., Bonsell, C., Dichiera, A.M., Hou, Z., Keyser, S.R., Khursigara, A.J., Lu, K., Muth, A.F., Negrete, Jr.B., Erisman, B.E., 2020. Does functional redundancy affect ecological stability and resilience? A review and meta-analysis. 2020. *Ecosphere* 11(7):e03184. <https://doi.org/10.1002/ecs2.3184>
- Bihn, J.H., Gebauer, G., Brandl, R., 2010. Loss of functional diversity of ant assemblages in secondary tropical forests. *Ecology* 91: 782-792. <https://doi.org/10.1890/08-1276.1>
- Bussotti F, Pollastrini M, Holland V, Brüggemann W. 2015. Functional traits and adaptive capacity of European forests to climate change. *Environ. Exp. Bot.*, 111, 91-113.
- Carlucci, M.B., Marcilio-Silva, V., Torezan, J.M., 2021. The southern Atlantic Forest: use, degradation, and perspectives for conservation. In: Marques MCM, Grelle CEV (eds) *The Atlantic Forest: history, biodiversity, threats and opportunities of the megadiverse forest*. Springer, Switzerland.
- Carnaval, A.C., Moritz, C., 2008. Historical climate modelling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic forest. *Journal of Biogeography*, 35, 1187-1201. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01870.x>

- Colombo, A.F., Joly, C.A., 2010. Brazilian Atlantic Forest lato sensu: the most ancient Brazilian forest, and a biodiversity hotspot, is highly threatened by climate change. *Braz. J. Biol.*, 70, no. 3 (suppl.), 697-708.
- Cowling, R.M., 2001. Endemism. *Encyclopedia of diversity*, 2, 497-507.
- Deltoro, V.I., Calatayud, A., Gimeno, C., Abadía, A., Barreno, E., 1998. Changes in chlorophyll a fluorescence, photosynthetic CO₂ assimilation and xanthophyll cycle interconversions during dehydration in desiccation-tolerant and intolerant liverworts. *Planta* 207, 224–228. <https://doi.org/10.1007/s004250050476>
- Díaz, S., Settele, S., Brondízio, E.S., Ngo, H.T., Guèze, M., Agard, J., et al., 2019. Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy (en línea). Platform on Biodiversity and Ecosystem Services.(eds.). IPBES secretariat, Bonn, Germany.
- Dinno, A., 2017. *_dunn.test: Dunn's Test of Multiple Comparisons Using Rank Sums_*. R package version 1.3.5, <<https://CRAN.R-project.org/package=dunn.test>>.
- Ferro, V.G., Lemes, P., Melo, A.S., Loyola, R., 2014. The Reduced Effectiveness of Protected Areas under Climate Change Threatens Atlantic Forest Tiger Moths. *PLoS ONE*, 9(9): e107792. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0107792>
- Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Available at: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>>.
- Fox, J., Weisberg, S., 2019. *An R Companion to Applied Regression*, Third edition. Sage, Thousand Oaks CA. <<https://socialsciences.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion/>>.
- Frahm, J.P., 1985. The ecological significance of the costal anatomy in the genus *Campylopus*. *Abstracta Botanica* 2: 159-169.
- Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, 1993. Recursos naturais e meio ambiente: uma visão do Brasil. Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro.
- Glime, J.M., 2017a. Water Relations: Leaf Strategies – Structural. Chapt. 7-4a. In: Glime, J. M. *Bryophyte Ecology*. Volume 1. 7-4a-1 Physiological Ecology. Ebook sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. Last updated 5 June 2022 and available at <<http://digitalcommons.mtu.edu/bryophyte-ecology/>>.

- Glime, J.M., 2017b. Adaptive Strategies: Growth and Life Forms. Chapt. 4-5. In: Glime, J. M. Bryophyte Ecology. Volume 1. 4-5-1 Physiological Ecology. Ebook sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. Last updated 5 June 2020 and available at <<http://digitalcommons.mtu.edu/bryophyte-ecology/>>.
- Glime, J.M., 2021. Bryophyte Ecology. <https://digitalcommons.mtu.edu/oabooks/4>
- Harvey PH, Pagel MR. 1991. The comparative method in evolutionary biology. Oxford University Press.
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G., Jarvis, A., 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int. J. Climatol.*; 25, 1965–1978, <https://doi.org/10.1002/joc.1276>
- Hoveka, L.N., van der Bank, M., Davies, T.J., 2022. Winners and losers in a changing climate: how will protected areas conserve red list species under climate change? *Diversity and Distributions*, 28:4, 782-792. <https://doi.org/10.1111/ddi.13488>
- IBGE., 2012. Manual técnico da vegetação brasileira. Rio de Janeiro: Instituto brasileiro de geografia e estatística.
- Kafash, A., Ashrafi, S., Ohler, A., Yousefi, M., Malakoutikhah, S., Koehler, G., Schmidt, B.R., 2018. Climate change produces winners and losers: Differential responses of amphibians in mountain forests of the Near East. *Global Ecology and Conservation*, 16, e00471. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2018.e00471>
- Kürschner, H., 2004. Life strategies and adaptations in bryophytes from the near and Middle East. *Turkish Journal of Botany* 28: 73-84.
- Lett, S., Jónsdóttir, I.S., Becker-Scarpitta, A., Christiansen, C.T., During, H., Ekelund, F., et al., 2021. Can bryophyte groups increase functional resolution in tundra ecosystems? *Canadian Science Publishing*, 1-29. <https://doi.org/10.1139/as-2020-0057>
- Mägdefrau, K., 1982. Life-forms of bryophytes. - In: Smith, A. J. E. (ed.), *Bryophyte ecology*. Chapman and Hall, London, pp. 45-58.
- Magneville, C., Loiseau, N., Albouy, C., Casajus, N., Claverie, T., Escalas, A., Leprieur, F., Maire, E., Mouillot, D., Villéger, S., 2021. mFD: an R package to compute and illustrate the multiple facets of functional diversity. *Ecography*, 2022: e05904 (ver. 1.0). <https://doi.org/10.1111/ecog.05904>

- Marschall, M., Proctor, M.C.F., 2004. Are Bryophytes Shade Plants? Photosynthetic Light Responses and Proportions of Chlorophyll a, Chlorophyll b and Total Carotenoids. *Ann Bot*, 94(4): 593–603. <https://doi.org/10.1093/aob/mch178>
- Michel, P., Payton, I.J., Lee, W.G., During, H.J., 2013. Impact of disturbance on above-ground water storage capacity of bryophytes in New Zealand indigenous tussock grassland ecosystems. *New Zealand Journal of Ecology*, 37(1): 114–126.
- Mittermeier, R.A., Robles-Gil, P.R., Hoffmann, M., et al., 2004. Hotspots revisited. Earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions. CEMEX, Washington, DC.
- Monzón, J., Moyer-Horner, L., Palamar, M.B., 2011. Climate change and species range dynamics in protected areas. *Bioscience*, 61, 752-761. <https://doi.org/10.1525/bio.2011.61.10.5>
- Mouillot, D., Villéger, S., Parravicini, V., Kulbicki, M., Arias-González, J.E., Bender, M., Chabanet, P., Floeter, S.R., Friedlander, A., Vigliola, L., Bellwood, D.R., 2014. Functional over-redundancy and high functional vulnerability in global fish faunas on tropical reefs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111(38), 13757–13762. <https://doi.org/10.1073/pnas.1317625111>
- Oishi, Y., 2018. Evaluation of the water-storage capacity of bryophytes along an altitudinal gradient from temperate forests to the alpine zone. *Forests*, 9(7): 433. <https://doi.org/10.3390/f9070433>
- Oksanen, J., Simpson, G., Blanchet, F., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P., O'Hara, R., Solymos, P., Stevens, M., Szoecs, E., Wagner, H., Barbour, M., Bedward, M., Bolker, B., Borcard, D., Carvalho, G., Chirico, M., De Caceres, M., Durand, S., Evangelista, H., FitzJohn, R., Friendly, M., Furneaux, B., Hannigan, G., Hill, M., Lahti, L., McGlinn, D., Ouellette, M., Ribeiro, C.E., Smith, T., Stier, A., Ter Braak, C., Weedon, J., 2022. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.6-4, <<https://CRAN.R-project.org/package=vegan>>.
- Pereira, J.B.S., Almeida, J.R., 2004. Biogeografia e geomorfologia. In: Guerra, A. J. T.; Cunha, S. B. (orgs.). *Geomorfologia e Meio Ambiente*. Bertrand Brasil, 5ª ed., 394p.
- Oliveira, S.M., 2018. The double role of pigmentation and convolute leaves in community assemblage of Amazonian epiphytic Lejeuneaceae. *PeerJ*, 6: e592. <https://doi.org/10.7717/peerj.5921>

- Peng, S., Wang, C., Li, Z., Mihara, K., Kuramochi, K., Toma, Y., Hatano, R., 2023. Climate change multi-model projections in CMIP6 scenarios in Central Hokkaido, Japan. *Sci Rep* 13, 230. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-27357-7>.
- Primack, R.B., 2006. *Essentials of Conservation Biology*. Sinauer Assoc., Inc., Sunderland, MA.
- Proctor, M.C.F., 1979. Surface wax on the leaves of some mosses. *Journal of Bryology*, 10, 531-538. <https://doi.org/10.1179/jbr.1979.10.4.531>
- Proctor, M.C.F., Oliver, M.J., Wood, A.J., Alpert, P., Stark, L.R., Cleavitt, N.L., Mishler, B.D., 2007. Desiccation-tolerance in bryophytes: a review. *Bryologist* 110:595-621. [https://doi.org/10.1639/0007-2745\(2007\)110\[595:DIBAR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1639/0007-2745(2007)110[595:DIBAR]2.0.CO;2)
- R Core Team, 2021. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Rede de ONGs da Mata Atlântica, 2006. *Mata Atlântica, uma rede pela floresta*. Campanili, M. & Prochnow, M. (Orgs.). RMA, Brasília.
- Ribeiro, M.C., Metzger, J.P., Martensen, A.C., Ponzoni, F.J., Hirota, M.M., 2009. The Brazilian Atlantic Forest: how much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation*, 142, 1141-1153. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.02.021>.
- Sánchez-tapia, A., Siqueira, M.F., Lima, R.O., Barros, F.S.M., Gall, G.M., Gadelha Júnior, L.M.R., Silva, L.A.E., Osthoff, C., 2018. Model-R: A Framework for Scalable and Reproducible Ecological Niche Modeling. In: MOCSKOS, E.; NESMACHNOW, S. (Ed.). *High Performance Computing*. Cham: Springer International Publishing.
- Serviço de Alterações Climáticas Copernicus, 2023. Available in: <https://climate.copernicus.eu/>
- Souza, J.P.S., Silva, M.P.P., Pôrto, K.C., 2020. Spatial distribution of functional traits of bryophytes along environmental gradients in an Atlantic Forest remnant in north-eastern Brazil. *Plant Ecology & Diversity* 13: 93-104. <https://doi.org/10.1080/17550874.2019.1709227>
- Stork, N.E., 2010. Re-assessing current extinction rates. *Biodiversity and Conservation*, 19, 357– 371.
- Tabarelli, M., Siqueira Filho, J.A., Santos, A.M.M., 2006. A Floresta Atlântica ao norte do rio São Francisco. In *Diversidade Biológica e Conservação da Floresta Atlântica ao*

- Norte do Rio São Francisco (K.C. Pôrto, J.S. Almeida-Cortez & M. Tabarelli, eds.). MMA, Brasília, p. 25-40.
- Tonetti, V.R., Cavarzere, V., 2017. Beta-diversity Analysis Of A Bird Assemblage Of A Biodiversity Hotspot Within The Atlantic Forest. *Ornitología Neotropical*, v. 28, p. 281-290. Disponível em: <https://doi.org/10.58843/ornneo.v28i0.246>.
- Vale, M.M., Arias, P.A., Ortega, G., Cardoso, M., Oliveira, B.F.A., Loiola, R., Scarano, F.R., 2021. Climate Change and Biodiversity in the Atlantic Forest: Best Climatic Models, Predicted Changes and Impacts, and Adaptation Options. In: Marques, M.C.M., Grelle, C.E.V. (eds) *The Atlantic Forest*. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-030-55322-7_12
- Weiskopf, S.R., Rubenstein, M.A., Crozier, L.G., Gaichas, S., Griffis, R., Halofsky, J.E., Hyde, K.J.W., Morelli, T.L., Morissette, J.T., Muñoz, R.C., et al., 2020. Climate change effects on biodiversity, ecosystems, ecosystem services, and natural resource management in the United States. *Science of The Total Environment*, 733, p. 137782, set. 2020. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.137782>.
- Wu, T., Yu, R., Lu, Y., Jie, W., Fang, Y., Zhang, J., Zhang, L., Xin, X., Li, L., Wang, Z., Liu, Y., Zhang, F., et al., 2021. BCC-CSM2-HR: a high-resolution version of the Beijing Climate Center Climate System Model. *Geosci Model Dev*, 14, 2977–3006. <https://doi.org/10.5194/gmd-14-2977-2021>
- Xie, C.F., Lou, H.X., 2009. Secondary Metabolites in Bryophytes: An Ecological Aspect. *Chemistry & biodiversity*, 6(3), 303-312. <https://doi.org/10.1002/cbdv.200700450>
- Zuur, A.F., Leno, E.N., Smith, G.M., 2007. *Analysing Ecological Data*. Springer, New York.
- Zwiener, V.P., Padial, A.A., Marques, M.C.M., Faleiro, F.V., Loyola, R., Peterson, A.T., 2017. Planning for conservation and restoration under climate and land use change in the Brazilian Atlantic Forest. *Diversity and Distributions*, 23, 955-966. <https://doi.org/10.1111/ddi.12588>

Material suplementar 1. Lista das 44 espécies de musgos endêmicos da Floresta Atlântica, distribuídas em entidades funcionais, e seus respectivos traços morfológicos. Siglas: MO = monoico; DI = dioico; EX = forma de vida exigente (flabeliforme, pendente, caudado e dendróide); IN = forma de vida intermediária (tapete e trama); TO = forma de vida tolerante à dessecação (tufo e coxim); HI = hialocistos; CE = costa excurrente; CO = costa; CL = costa larga; PA = papila; CN = concavidade do filídio; PE = pigmentação escura.

Entidades funcionais	Traços morfológicos												P E	Espécies
	MO	DI	EX	IN	TO	HI	CE	CO	CL	PA	CN			
EF1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	<i>Brachymenium elimbatum</i> ;	
													<i>Brachymenium hornschuchianum</i> ;	
													<i>Dicranella puiggarii</i> ;	
													<i>Dicranella riograndensis</i>	
													<i>Moseniella brasiliensis</i>	
EF2	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	<i>Schlotheimia breviseta</i> ;	
													<i>Schlotheimia chamissonis</i> ;	
													<i>Schlotheimia gracilescens</i> ;	
													<i>Schlotheimia henscheniana</i>	
EF4	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	<i>Brachymenium sublinearis</i> ;	

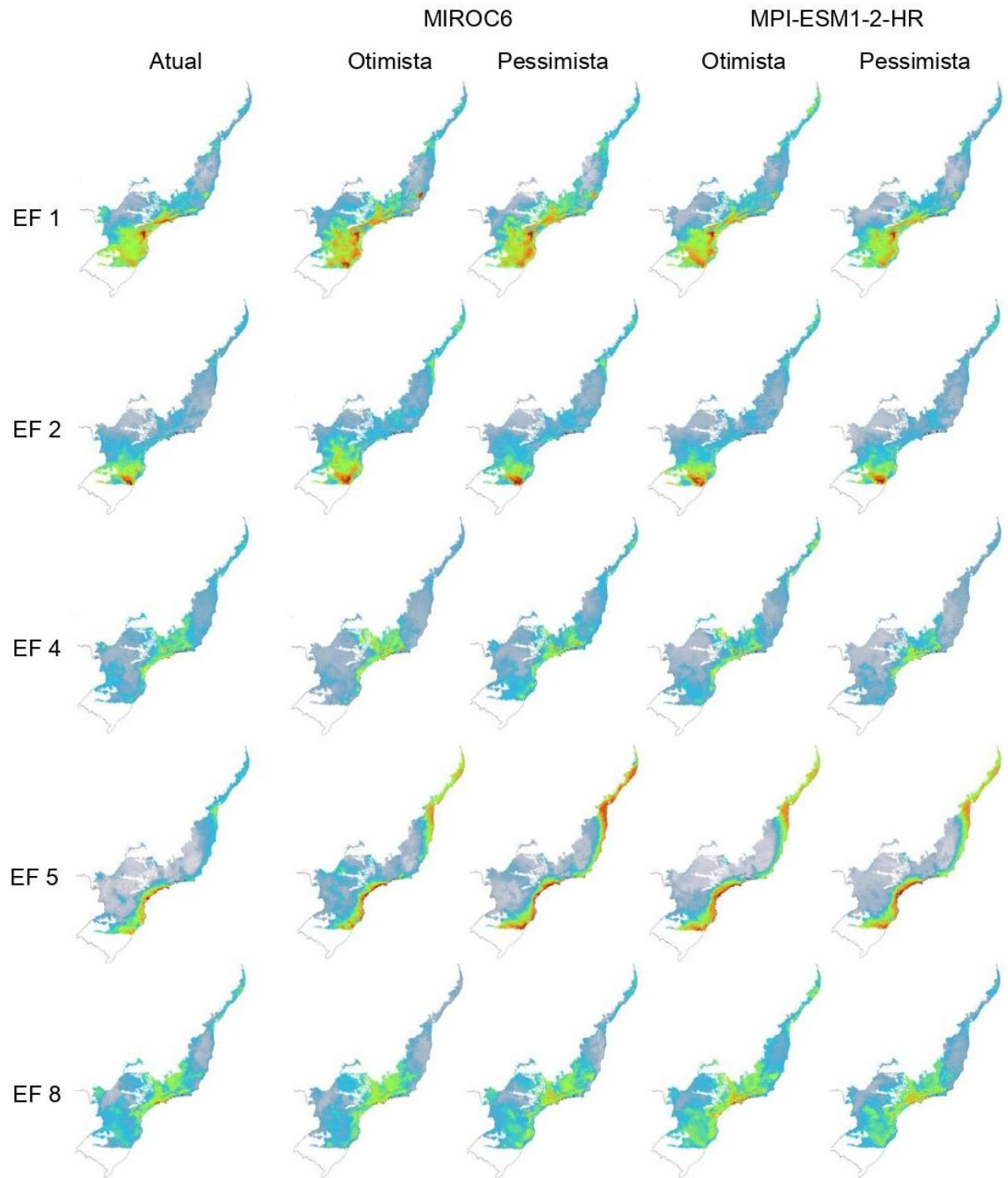
Entidades funcionais	Traços morfológicos												P E	Espécies
	MO	DI	EX	IN	TO	HI	CE	CO	CL	PA	CN			
														<i>Breutelia grandis</i>
EF5	1	0	1	0	0		0	1	0	0	0	0		<i>Calypstrochaeta albescens</i> ; <i>Fissidens flabellatus</i>
EF8	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0		<i>Pylaisiadelphina brasiliensis</i> ; <i>Sematophyllum subfulvum</i>
EF9	0	1	0	0	1	0	0	1	1		1	0		<i>Atractylolcarpus brasiliensis</i>
EF20	0	1	0	0	1		0	1	0	0	0	1		<i>Itatiella ulei</i>
EF21	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0		<i>Lepidopilum caudicaule</i>
EF22	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0		<i>Leskeodon aristatus</i>
EF23	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0		<i>Leucoloma triforme</i>
EF26	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0		<i>Orthostichopsis tijucae</i>
EF28	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0		<i>Rhacocarpus inermis</i>

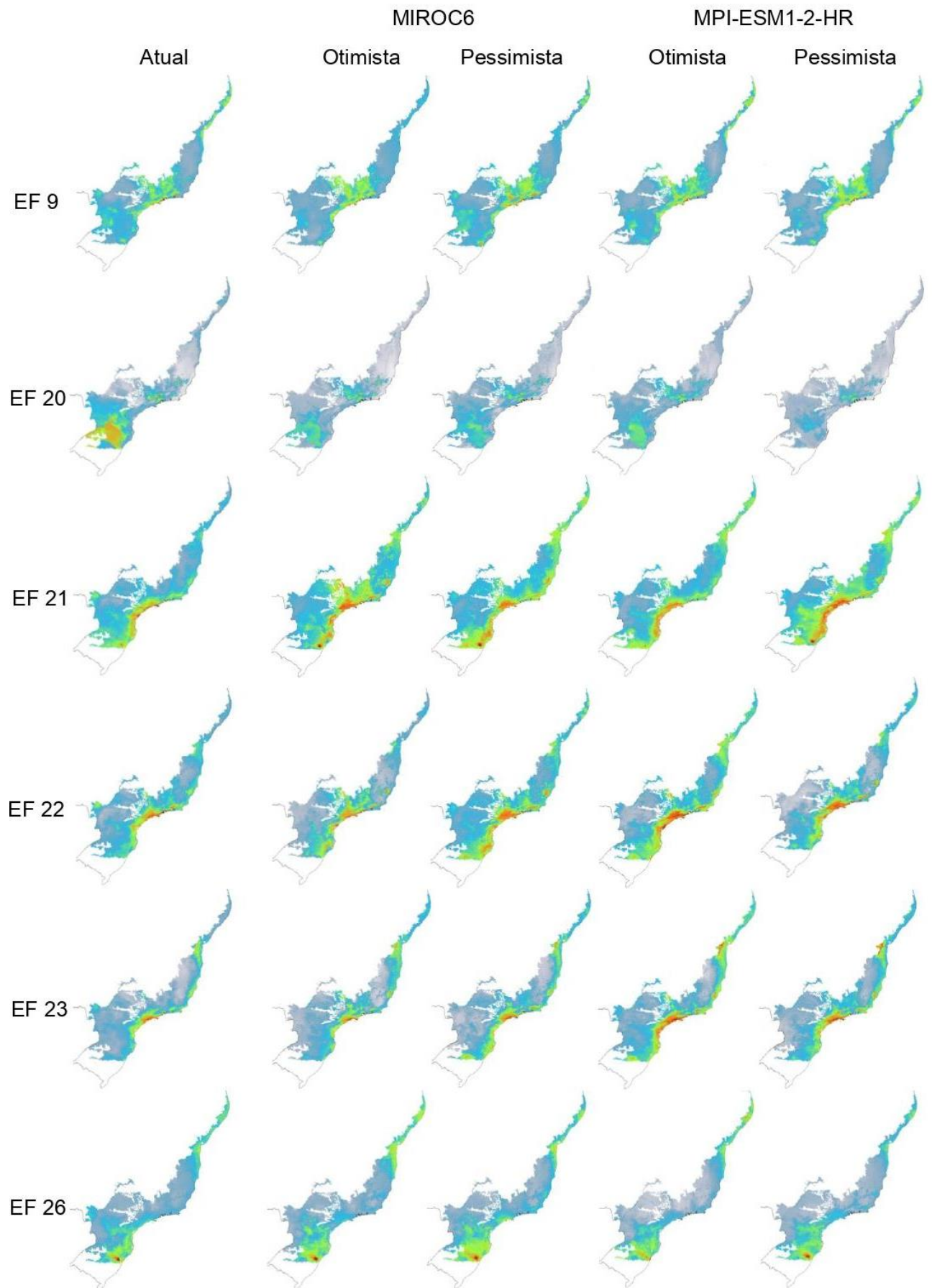
Entidades funcionais	Traços morfológicos												P E	Espécies
	MO	DI	EX	IN	TO	HI	CE	CO	CL	PA	CN			
EF32	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0		<i>Taxithelium minutulum</i>

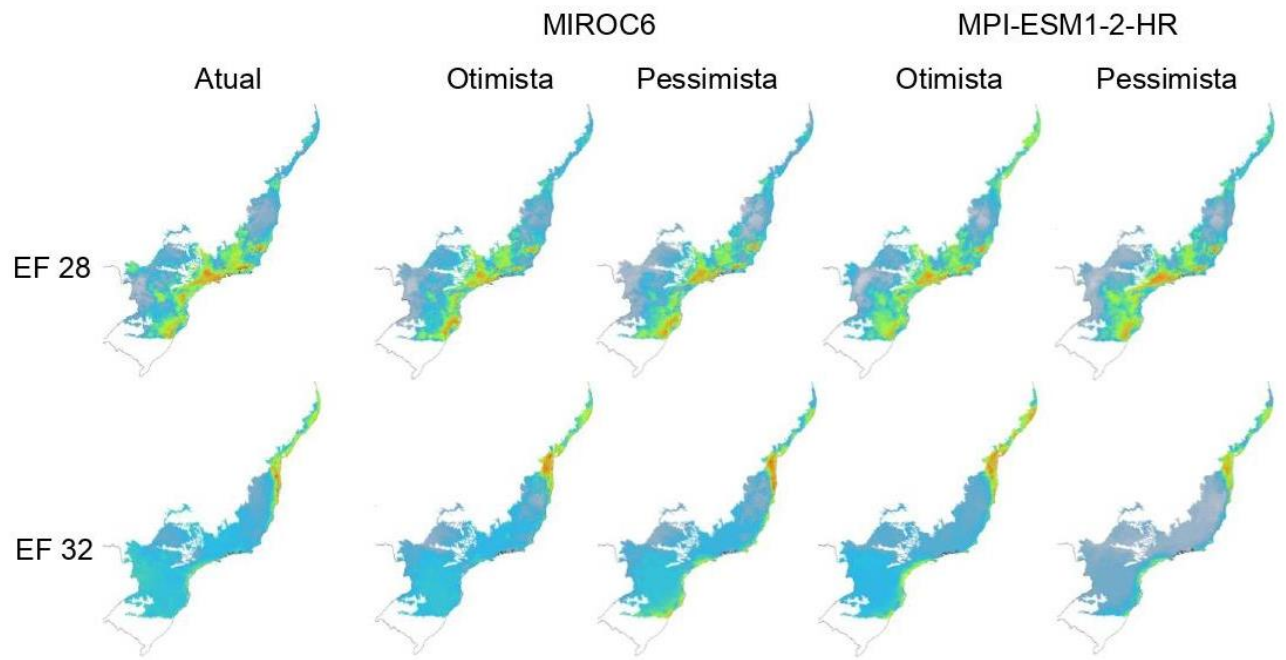
Material suplementar 2. Variáveis bioclimáticas obtidas do WorldClim – Global Climate Data (www.worldclim.org) para 448 coordenadas geográficas de localização de espécies de musgos endêmicos da Floresta Atlântica.

Variáveis bioclimáticas	Descrição
Bio1	Temperatura média anual
Bio2	Variação da média diurna (média mensal (temperatura máxima - temperatura mínima)
Bio3	Isotermalidade (Bio2/Bio7) ($\times 100$)
Bio4	Sazonalidade da temperatura (desvio padrão $\times 100$)
Bio5	Temperatura máxima do mês mais quente
Bio6	Temperatura mínima do mês mais frio
Bio7	Faixa anual de temperatura (Bio5-Bio6)
Bio8	Temperatura média do trimestre mais úmido
Bio9	Temperatura média do trimestre mais seco
Bio10	Temperatura média do trimestre mais quente
Bio11	Temperatura média do trimestre mais frio
Bio12	Precipitação anual
Bio13	Precipitação do mês mais chuvoso
Bio14	Precipitação do mês mais seco
Bio15	Sazonalidade da precipitação (coeficiente de variação)
Bio16	Precipitação do trimestre mais úmido
Bio17	Precipitação do trimestre mais seco
Bio18	Precipitação do trimestre mais quente
Bio19	Precipitação do trimestre mais frio

Material suplementar 3. Mapas de distribuição potencial dos modelos climáticos das entidades funcionais de musgos da Floresta Atlântica para o modelo climático atual (1970-2000) e dois cenários futuros (2081–2100), um otimista (RPC4.5) e um pessimista (RPC8.5).







5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

A heterogeneidade ambiental do Domínio fitogeográfico da Floresta Atlântica exerce forte influência sobre a distribuição espacial da riqueza e diversidade funcional dos musgos endêmicos, com padrões distintos revelados na região Sudeste como a mais rica e diversificada, enquanto a região Nordeste enfrenta ameaças devido à fragmentação e perda de habitat. Apesar das áreas climaticamente adequadas para os musgos não terem mudado significativamente em cenários futuros, sua distribuição é fortemente influenciada pela biologia do grupo e pela variação ambiental da região Sudeste. Logo, o entendimento dos padrões de distribuição e diversidade funcional de musgos endêmicos da Floresta Atlântica, no tempo atual e futuro, está relacionado a um conjunto de fatores ambientais e de uso da terra no Brasil.

REFERÊNCIAS

- ACEBEY, A.; GRADSTEIN, S.R.; KRÖMER, T. Species diversity and habitat diversification of epiphytic bryophytes in submontane forest and fallows in Bolivia. **Journal of Tropical Ecology**, v. 19, p. 9-18, 2003.
- ALVARENGA, L.D.P.; PÔRTO, K.C. Patch size and isolation effects on epiphytic and epiphyllous bryophytes in the fragmented Brazilian Atlantic forest. **Biological Conservation**, v. 34(3), p. 415-427, 2007.
- ALVARENGA, L.D.P.; PÔRTO, K.C.; OLIVEIRA, J.R.P.M. Habitat loss effects on spatial distribution of epiphytic bryophytes in a Brazilian Atlantic forest. **Biodiversity and Conservation**, v. 19, p. 619-635, 2010.
- ALVARENGA, L.D.P.; PÔRTO, K.C.; SILVA, M.P.P. Relations Between Regional/Local Habitat Loss and Metapopulation Properties of Epiphyllous Bryophytes in the Brazilian Atlantic Forest. **Biotropica**, v. 41, p. 682-691, 2009.
- AMORIM, E.T.; CARVALHO, F.A.; SANTOS, N.D.; LUIZI-PONZO, A.P. Distribution of Bryophytes in South-Eastern Brazil: An Approach on Floristic Similarity and Environmental Filtering. **Cryptogamie, Bryologie**, v. 38, p. 3- 17, 2017.
- AMORIM, E.T.; NETO, L.M.; LUIZI-PONZO, A.P. An overview of richness and distribution of mosses in Brazil. **Plant Ecology and Evolution**, v. 154, p. 183–191, 2021.
- ARAÚJO, F.M.S.; COSTA, L.E.N.; SOUZA, J.P.S.; BATISTA, W.V.S.M.; SILVA, M.P.P. Altitudinal gradient drives regional and local diversity and composition patterns of epiphyllous bryophytes in ecological refuges. **Plant Biology**, v. 24, p. 292-301, 2022.
- BACARO, G.; ROCCHINI, D.; BONINI, I.; MARIGNANI, M.; MACCHERINI, S.; CHIARUCCI, A. The role of regional and local scale predictors for plant species richness in Mediterranean forests. **Plant Biosystems**, v.142, p. 630-642, 2008.
- BATISTA, W.V.S.M.; PÔRTO, K.C.; SANTOS, N.D. Niche-based processes structure tropical bryophyte assemblages in phytogeographic domains of Brazil. **Flora**, v. 282, 2021.
- BATISTA, W.V.S.M.; PÔRTO, K.C.; SANTOS, N.D. Temporal changes in the taxonomic and functional structure of bryophyte assemblages warn about the conservation status of biological refuges. **Biodiversity and Conservation**, 2023.
- BOCH, S.; FISCHER, M.; KNOP, E.; ALLAN, E. Endozoochory by slugs can increase bryophyte establishment and species richness. **Oikos**, v. 124, p. 331–336, 2015.
- BROWN, J.H.; LOMOLINO, M.V. **Biogeografia**. 2ª Ed, FUNPEC Editora, 691p, 2006.

BUTCHART, S.H.M.; WALPOLE, M.; COLLEN, B.; VAN STRIEN, A. *et al.* Global Biodiversity: indicators of recent declines. **Science**, v. 328, p. 1164–1168, 2010.

CHAPIN, F.S.; OECHEL, W.C.; VAN CLEVE, K.; LAWRENCE, W. The role of mosses in the phosphorous cycling of an Alaskan black spruce forest. **Oecologia**, v. 74, p. 310–5, 1987.

CHURCHILL, S.P.; NINEL, N.; SANJINES, A.; ALDANA, C. **Catálogo de las briofitas de Bolivia: diversidad, distribución y ecología**. Santa Cruz: Missouri Botanical Garden & Museo de Historia Natural, 2009.

COLEY, P.D.; KURSAR, T.A.; MACHADO, J.L. Colonization of tropical rain forests leaves by epiphylls: effects of site and host plant leaf lifetime. **Ecology**, v. 74, p. 619–623, 1993.

COSTA, D.P. Epiphytic Bryophyte Diversity in Primary and Secondary Lowland Rainforest in Southeastern Brazil. **Bryologist**, v. 102, p. 320–326, 1999.

COSTA, D.P.; LIMA, F.M. Moss diversity in the tropical rainforest of Rio de Janeiro, Brazil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 28, p. 671–685, 2005.

COWLING, R.M. Endemism. **Encyclopedia of diversity**, v. 2, p. 497–507, 2001.

DANTAS, G.P.M.; CABANNE, G.S.; SANTOS, F.R. How past vicariant events can explain the Atlantic Forest biodiversity? In: Grillo O, Venora G (eds) **Ecosystems Biodiversity**. IntechOpen, p. 429–442, 2011.

DE LUCIA, E.H.; TURNBULL, M.H.; WALCROFT, A.S.; GRIFFIN, K.L. *et al.* The contribution of bryophytes to the carbon exchange for a temperate rainforest. **Global Change Biology**, v. 9, p. 1158–70, 2003.

DONOGHUE, P.C.J.; HARRISON, C.J.; PAPS, J.; SCHNEIDER, H. The evolutionary emergence of land plants. **Current Biology**, v. 31, p. R1281–R1298, 2021.

DUAN, R.; KONG, X.; HUANG, M.; VARELA, S.; JI, X. The potential effects of climate change on amphibian distribution, range fragmentation and turnover in China. **PeerJ**, v. 4, p. e2185, 2016.

FLORA E FUNGA DO BRASIL. **Jardim Botânico do Rio de Janeiro**. Available at: < <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/> >.

FONSECA, G.A.B.; RYLANDS, A.B.; PAGLIA, A.P.; MITTERMEIER, R.A. pp. 84–88. In Mittermeier, R. A., P. R. Gil, M. Hoffmann, J. Pilgrim, J. Brooks, C. G. Mittermeier, J. Lamourux & G. A. B. Fonsec (eds.). **Hotspots revisited: earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions**. Cemex, Washington, DC, 2004.

FRAHM, J.P. Diversity, dispersal and biogeography of bryophytes (mosses). **Biodiversity and Conservation**, v. 17, p. 277–284, 2008.

FUNDAÇÃO INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA.
Recursos naturais e meio ambiente: uma visão do Brasil. Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro, 1993.

GALETTI, M.; FERNANDEZ, J.C. Palm heart harvesting in the Brazilian Atlantic Forest: changes in industry structure and the illegal trade. **Journal of Applied Ecology**, v. 35, p. 294–301, 1998.

GERBER, D.; BECHARA, F.C.; TOPANOTTI, L.R.; NICOLETTI, M.F.; AZEVEDO, J.C. Evaluating tree survival and modeling initial growth for Atlantic Forest restoration. **Ciência Rural**, v. 53, p. e20220066, 2023.

GERMANO, S.R. Florística e ecologia das comunidades de briófitas em um remanescente de Floresta Atlântica (Reserva Ecológica de Gurjaú, Pernambuco, Brasil). **Tese de doutorado**, Curso de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, UFPE, Recife, 2003.

GLIME, J.M.; CHAVOUTIER, L. Glossary. In Glime JM (ed) **Bryophyte Ecology**. Ebook sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists, pp 1–46, 2017. Available at: <http://digitalcommons.mtu.edu/bryophyte-ecology>

GOERCK, J.M. Patterns of rarity in the Birds of the Atlantic Forest of Brazil. **Conservation Biology**, v. 11, p. 112–118, 1997.

GOFFINET, B.; SHAW, A.J. **Bryophyte biology**. Cambridge: Cambridge University Press, eds. 2008.

GRADSTEIN, S.R. Threatened bryophytes of the Neotropical Rain Forest: a status report. **Tropical Bryology**, v. 6, p. 83-93, 1992a.

GRADSTEIN, S.R. The vanishing tropical rain forest as an environment for bryophytes and lichens. In: Bates J.W. & Farmer A.M. (eds.). **Bryophytes in a Changing Environment**. Claredon, Press, Oxford, p. 232-256. 1992b.

GRADSTEIN, S.R.; CHURCHILL, S.P.; SALAZAR, A.N. Guide to the Bryophytes of Tropical America. **Memoirs of the New York Botanical Garden**, v. 86, p. 1-577, 2001.

HALLINGBÄCK, T.; HODGETTS, N. **Mosses, liverworts and hornworts**. Status survey and conservation action plan for bryophytes. Gland/Cambridge: IUCN/SSC Bryophyte Specialist Group, 2000.

HALLINGBÄCK, T.; TAN, B.C. Past and present activities and future strategy of bryophyte conservation. **Phytotaxa**, v. 9, p. 266–74, 2010.

HENRIQUES, D.S.; RIGAL, F.; BORGES, P.A.; AH-PENG, C.; GABRIEL, R. Functional diversity and composition of bryophyte water-related traits in Azorean native vegetation. **Plant Ecology & Diversity**, v. 10, p. 127–137, 2017.

HOBOHM, C.; BARKER, N. Centers of Endemism and The Potential of Zoos and Botanical Gardens in Conservation of Endemics. **Journal of Zoological and Botanical Gardens**, v. 4, p. 527-548, 2023.

HUTTUNEN, S.; BELL, N.; HEDENÄS, L. The Evolutionary Diversity of Mosses – Taxonomic Heterogeneity and its Ecological Drivers. **Critical Reviews in Plant Sciences**, v. 37, p. 128-174, 2018.

IBGE. **MANUAL TÉCNICO DA VEGETAÇÃO BRASILEIRA**. Rio de Janeiro: Instituto brasileiro de geografia e estatística, 2012.

ICMBio - **Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade**. 2024. Available at: <https://www.icmbio.gov.br/educacaoambiental/politicas/snuc.html>

JABLONSKI, D.; HUANG, S.; ROY, K.; VALENTINE, J.W. Shaping the latitudinal diversity gradient: new perspectives from a synthesis of paleobiology and biogeography. **The American Naturalist**, v. 189, p. 1–12, 2017.

KANTVILAS, G.; JARMAN, S.J. The cryptogamic flora of an isolated rainforest fragment in Tasmania. **Botanical Journal of Linnean Society**, v. 111, p. 211-228, 1993.

KRUCKEBERG, A.R.; RABINOWITZ, D. Biological aspects of endemism in higher plants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 16, p. 447-479, 1985.

LEXER, C.; MANGILI, S.; BOSSOLINI, E.; FOREST, F. *et al.* 'Next generation' biogeography: towards understanding the drivers of species diversification and persistence. **Journal of Biogeography**, v. 40, p. 1013–1022, 2013.

LEWIS, L. R.; BEHLING, E.; GOUSSE, H.; QIAN, E. *et al.* First evidence of bryophyte diaspores in the plumage of transequatorial migrant Birds. **PeerJ**, v. 2, p. e424, 2014.

MARQUES, MCM; GRELLE, CEV (ed.). **The Atlantic Forest**. Cham: Springer International Publishing, 2021. E-book. ISBN 9783030553210.

MMA - **Ministério do Meio Ambiente**. 2024. Available at: <https://app.powerbi.com/view?r=eyJrIjoiaMDNmZTA5Y2ltNmFkMy00Njk2LWl4YjYtZDJINzFkOGM5NWQ4IiwidCI6IjJiMjY2ZmE5LTNmOTMtNGJiMS05ODMwLTZNDY3NTJmMDNINCisImMiOjF9>. Accessed on 24 January 2024.

MITTERMEIER, R.A.; MYERS, N.; ROBLES Gil, P.; MITTERMEIER, C.C. **Hotspots**. Agrupación Sierra Madre, CEMEX, Mexico City, 1999.

MITTERMEIER, R.A.; GIL, P.R.; HOFFMAN, M.; PILGRIM, J.; BROOKS, T.; MITTERMEIER, C.G.; LAMOREUX, J.; FONSECA, G.A.B. **Hotspots revisited: earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions**. CEMEX & Agrupacion Sierra Madre, Cidade do México, 392p, 2004.

- MOTA DE OLIVEIRA, S. Diversity of epiphytic bryophytes across the Amazon. **Tese de doutorado**. Universiteit Utrecht, Holanda, 2010.
- MUÑOZ, J.; FELICISIMO, A.M.; CABEZAS, F.; BURGAS, A.R.; MARTINEZ, I. Wind as a long-distance dispersal vehicle in the Southern Hemisphere. **Science**, v. 304, p. 1144–1147, 2004.
- MYERS, N.; MITTERMEIER, R.A.; MITTERMEIER, C.G.; FONSECA, G.A.; KENT, J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, p. 853–858, 2000.
- OLIVEIRA, J.R.P.M.; PÔRTO, K.C.; SILVA, M.P.P. Richness preservation in a fragmented landscape: a study of epiphytic bryophytes in an Atlantic forest remnant in Northeast Brazil. **Journal of Bryology**, v. 33, p. 279-290, 2011.
- PARSONS, J. G.; CAIRNS, A.; JOHNSON, C.N.; ROBSON, S.K.A. *et al.* Bryophyte dispersal by flying foxes: a novel discovery. **Oecologia**, v. 152, p. 112–114, 2007.
- PATÍÑO, J.; VANDERPOORTEN, A. Bryophyte Biogeography, **Critical Reviews in Plant Sciences**, v. 37, p. 175-209, 2018.
- PAULIUK, F.; MEÜLLER, J.; HEINKEN, T. Bryophyte dispersal by sheep on dry grassland. **Nova Hedwigia**, v. 92, p. 327–341, 2011.
- PEREIRA, J.B.S.; ALMEIDA, J.R. Biogeografia e geomorfologia. In: Guerra, A. J. T.; Cunha, S. B. (orgs.). **Geomorfologia e Meio Ambiente**. Bertrand Brasil, 5ª ed., 394p, 2004.
- PERES, E.A.; PINTO-DA-ROCHA, R.; LOHMANN, G. *et al.* Patterns of species and lineage diversity in the Atlantic rainforest of Brazil. In: Rull V, Carnaval AC (eds) **Neotropical diversification: patterns and processes**. Springer, Switzerland, 2020.
- PINTO, L.P.; BEDÊ, L.C.; PAESE, A.; FONSECA, M.T.; PAGLIA, A.P.; LAMAS, I.R. Mata Atlântica Brasileira: os desafios para conservação da biodiversidade de um hotspot mundial. In: Rocha CFD, Bergallo HG, Sluys MV, Alves MAS. editores. **Biologia da conservação: essências**. São Carlos: RiMa, p.91-118, 2006.
- PÓCS, T. The epiphytic biomass and its effect on the water balance of two rain forest types in the Uluguru Mountains (Tanzania, East Africa). **Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae**, v. 26, p. 143-167, 1980.
- PÔRTO, K.C. Bryoflores d'une forêt de plaine et d'une forêt d'altitude moyenne dans l'État de Pernambuco (Brésil); 2. Analyse écologique comparative des forêts. **Cryptogamie, Bryologie, Lichénologie**, v. 13, p. 187-219, 1992.
- PÔRTO, K.C.; OLIVEIRA, S.M. Reproductive phenology of *Octoblepharum albidum* (Bryopsida, Leucobryaceae) in a tropical lowland Forest of north-eastern Brazil. **Journal of Bryology**, v. 24, p. 291-294, 2002.

- PRANCE, G.T. Forest refuges: evidence from woody angiosperms. In: **Biological Diversification in the Tropics**. Prance GT, (ed.), pp. 137-157, Columbia University Press, New York, 1982.
- PRIMACK, R.B. **Essentials of Conservation Biology**. Sinauer Assoc., Inc., Sunderland, MA, 2006.
- PROCTOR, M.C.F.; TUBA, Z. Poikilohydry and homoihydry: antithesis or spectrum of possibilities? **New Phytologist**, v.156, p.327-349, 2002.
- PUGLISI, M.; SCIANDRELLO, S. Bryophyte Diversity and Distribution Patterns along Elevation Gradients of the Mount Etna (Sicily), the Highest Active Volcano in Europea. **Plants**, v. 12, p. 2655, 2023.
- RABINOWITZ, D. Seven forms of rarity. In: Synge, H. (ed.) **The biological aspects of rare plant conservation**, New York, 1981.
- REDE DE ONGS DA MATA ATLÂNTICA. **Mata Atlântica, uma rede pela floresta**. Campanili, M. & Prochnow, M. (Orgs.). RMA, Brasília. 2006.
- REZENDE, C.L.; SCARANO, F.R.; ASSAD, E.D.; JOLY, C.A. *et al.* From hotspot to hopespot: An opportunity for the Brazilian Atlantic Forest. **Perspectives in Ecology and Conservation**, v. 16, p. 208-214, 2018.
- RIBEIRO, M.C.; METZGER, J.P.; MARTENSEN, A.C.; PONZONI, F.J.; HIROTA, M.M. The Brazilian Atlantic Forest: how much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biological Conservation**, v. 142, p. 1141-1153, 2009.
- RUDOLPHI, J. Ant-mediated dispersal of asexual moss propagules. **Bryologist**, v. 112, p. 73–79, 2009.
- SANTOS, N.D.; COSTA, D.P. Phytogeography of the liverwort flora of the Atlantic Forest of south-eastern Brazil. **Journal of Bryology**, v. 32, p. 9-22, 2010.
- SANTOS, N.D.; COSTA, D.P.; KINOSHITA, L.S.; SHEPERD, G.J. Aspectos brioflorísticos e fitogeográficos de duas formações costeiras de Floresta Atlântica da Serra do Mar (Ubatuba, SP). **Biota Neotropica** (Edição em português. Impresso), v. 11, p. 1-14, 2011.
- SANTOS, N.D.; COSTA, D.P.; KINOSHITA, L.S.; SHEPHERD, G.J. Windborne: Can liverworts be used as indicators of altitudinal gradient in the Brazilian Atlantic Forest? **Ecological Indicators**, v. 36, p. 431-440, 2014.
- SANTOS, N.D.; COSTA, D.P.; KINOSHITA, L.S.; SHEPHERD, G.J. Variations in bryophyte communities in a short elevational gradient in Atlantic Forest of southeastern Brazil. **Cryptogamie, Bryologie**, v. 38, p. 191-211, 2017.

SCHNEIDER, L.C.A.; SILVA, M.T.; AGOSTINETTO, L.; SIEGLOCH, A.E. Deforestation in mixed ombrophilous forest in the serrana region of Santa Catarina. **Revista Árvore**, v. 42, 2018.

SILVA, J.L.Se.; CRUZ-NETO, O.; PERES, C.A.; TABARELLI, M.; LOPES, A.V. Climate change will reduce suitable Caatinga dry forest habitat for endemic plants with disproportionate impacts on specialized reproductive strategies. **PLOS ONE**, v. 14, p. e0217028, 2019.

SILVA, J.M.C.; CASTELETTI, C.H.M. Status of the biodiversity of the Atlantic Forest of Brazil. In: Galindo-Leal C, Câmara IG (eds) **The Atlantic forest of South America: biodiversity status, threats, and outlook**. CABS and Island Press, Washington, pp 43–59, 2003.

SILVA, M.P.P.; ARAÚJO, A.C.F.; SOUZA, J.P.S. *et al.* Do local environmental conditions affect intraspecific trait variance? Insights from liverwort populations in ecological refuges. **Folia Geobotanica**, 2024.

SILVA, M.P.P.; KAMINO, L.H.Y.; PÔRTO, K.C. Is the current network system of protected areas in the Atlantic Forest effective in conserving key species of bryophytes? **Tropical Conservation Science**, v. 7, p. 61-85, 2014.

SILVA, M.P.P.; PÔRTO, K.C. Effect of fragmentation on the community structure of epixylic bryophytes in Atlantic Forest remnants in the Northeast of Brazil. **Biodiversity and Conservation**, v. 18, p. 317-337, 2009.

SILVA, M.P.P.; PÔRTO, K.C. Spatial structure of bryophyte communities along an edge-interior gradient in an Atlantic Forest remnant in Northeast Brazil. **Journal of Bryology**, v. 32, p. 101-112, 2010.

SLATYER, R.A.; HIRST, M.; SEXTON, J.P. Niche breadth predicts geographical range size: a general ecological pattern. **Ecology Letters**, v. 16, p. 1104-1114, 2013.

SOUZA, J.P.S.; SILVA, M.P.P.; PÔRTO, K.C. Spatial distribution of functional traits of bryophytes along environmental gradients in an Atlantic Forest remnant in north-eastern Brazil. **Plant Ecology & Diversity**, v. 13, p. 93-104, 2020.

TABARELLI, M.; PINTO, L.P.; SILVA, J.M.C.; HIROTA, M.; BEDÊ, L. Challenges and opportunities for biodiversity conservation in the Brazilian Atlantic Forest. **Conservation Biology**, v. 19, p. 695-700, 2005.

TABARELLI, M.; SILVA, J.M.C., GASCON, C. Forest fragmentation, synergisms and the impoverishment of neotropical forests. **Biodiversity and Conservation**, v. 13, p. 1419–1425, 2004.

TABARELLI, M.; SIQUEIRA FILHO, J.A.; SANTOS, A.M.M. **A Floresta Atlântica ao norte do rio São Francisco**. In **Diversidade Biológica e Conservação da Floresta Atlântica ao Norte do Rio São Francisco** (K.C. Pôrto, J.S. Almeida-Cortez & M. Tabarelli, eds.). MMA, Brasília, p. 25-40, 2006.

- TURETSKY, M.R. The role of bryophytes in carbon and nitrogen cycling. **Bryologist**, v. 106, p. 395–409, 2003.
- VALLADARES-PADUA, C.B.; MARTINS, C.S.; RUDRAN, R. Manejo integrado de espécies ameaçadas. pp. 647-664. In Cullen Jr., L., R. Rudran & C. Valladares-Padua (orgs.). **Métodos de estudos em biología da conservação e manejo da vida silvestre**. Ed. da UFPR, Curitiba, 2003.
- VAN ZANTEN, B.O.; POCS, T. Distribution and dispersal of bryophytes. **Advances in bryology**, v. 1, p. 479–562, 1981.
- VANDERPOORTEN, A.; GOFFINET, B. **Introduction to bryophytes**. Cambridge University Press, Cambridge, 2009.
- WIKLUND, K.; RYDIN, H. Ecophysiological constraints on spore establishment in bryophytes. **Functional Ecology**, v. 18, p. 907-913, 2004.
- WILKINSON, D.M.; LOVAS-KISS, A.; CALLAGHAN, D.A.; GREEN, A.J. Endozoochory of large bryophyte fragments by waterbirds. **Cryptogamie, Bryologie**, v. 38, p. 223–228, 2017.
- ZARTMAN, C.E. Habitat fragmentation impacts on epiphyllous bryophyte communities in Central Amazonia. **Ecology**, v. 84, p. 948-954, 2003.