UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA

TALITA DA SILVA DEWES

DIVERSIDADE E DISTRIBUIÇÃO DE COMUNIDADES DE BRIÓFITAS EM FLORESTAS COSTEIRAS NO SUL DO BRASIL

PORTO ALEGRE

2025

TALITA DA SILVA DEWES

DIVERSIDADE E DISTRIBUIÇÃO DE COMUNIDADES DE BRIÓFITAS EM FLORESTAS COSTEIRAS NO SUL DO BRASIL

Tese apresentada como parte dos requisitos estabelecidos pelo Programa de Pós-Graduação em Botânica da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, para obtenção do título de Doutora em Botânica.

Orientador: Dr. Jorge Luiz Waechter

Coorientadora: Dra. Juçara Bordin

PORTO ALEGRE

2025

CIP - Catalogação na Publicação

Dewes, Talita da Silva
Diversidade e distribuição de comunidades de briófitas em florestas costeiras no Sul do Brasil / Talita da Silva Dewes. -- 2025.
113 f.
Orientador: Jorge Luiz Waechter.

Coorientadora: Juçara Bordin.

Tese (Doutorado) -- Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Instituto de Biociências, Programa de Pós-Graduação em Botânica, Porto Alegre, BR-RS, 2025.

1. Briófitas. 2. Ecologia de comunidades. 3. Diversidade beta. 4. Similaridade taxonômica. 5. Gradiente ambiental. I. Waechter, Jorge Luiz, orient. II. Bordin, Juçara, coorient. III. Título.

Elaborada pelo Sistema de Geração Automática de Ficha Catalográfica da UFRGS com os dados fornecidos pelo(a) autor(a).

TALITA DA SILVA DEWES

DIVERSIDADE E DISTRIBUIÇÃO DE COMUNIDADES DE BRIÓFITAS EM FLORESTAS COSTEIRAS NO SUL DO BRASIL

Tese apresentada como parte dos requisitos estabelecidos pelo Programa de Pós-Graduação em Botânica da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, para obtenção do título de Doutora em Botânica.

Orientador: Dr. Jorge Luiz Waechter

Coorientadora: Dra. Juçara Bordin

Aprovada em: 13/11/2025

BANCA EXAMINADORA

_____

Dr. Denilson Fernandes Peralta
Instituto de Pesquisas Ambientais

_____

Dr. Flávio Nunes Ramos
Universidade Federal de Alfenas

_____

Dra. Sandra Cristina Müller
Universidade Federal do Rio Grande do Sul

AGRADECIMENTOS

Aos Professores Dr. Jorge Luiz Waechter e Dra. Juçara Bordin, pela orientação durante toda a jornada do doutorado, sempre disponíveis e apoiando minhas iniciativas.

Aos professores e funcionários do Programa de Pós-Graduação em Botânica que fizeram parte dessa etapa da minha formação, auxiliando na execução das atividades e compartilhando seus conhecimentos brilhantemente.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela concessão da bolsa de Doutorado e à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo apoio recebido através do Programa de Pós-Graduação em Botânica.

À equipe do Herbário Dr. Ronaldo Wasum: Victória R. M. Martins, Eduardo Miguel Ramos, Raiana Vidal, Rafael Brum, Luiza Portolann, Laura dos Santos Rosa, Maria Luísa Oliveira dos Santos, Júlia Kranz Kniest, Mateus Gonçalves Mader Severo, Pietra Wilges Menegassi, pela valiosa colaboração na realização das coletas.

À Dra. Wanessa Vieira Silva Menezes Batista pela colaboração, desde a concepção do projeto à estruturação do primeiro artigo. Sua ajuda foi imprescindível para o desenvolvimento desta tese.

Ao Dr. Felipe Gonzatti pelo auxílio na seleção de áreas para coleta.

À equipe do Parque Estadual de Itapeva, especialmente Danúbia Nascimento e Paulo Grubler, pelo apoio no acesso às áreas de coleta.

Aos estimados taxonomistas, Dra. Aline Matos de Souza, Dr. Denilson Fernandes Peralta, Dr. Fúvio Oliveira da Silva e Dra. Milena Evangelista dos Santos, pelo auxílio na confirmação de algumas espécies.

Às queridas colegas e amigas, Franciele Peter da Silveira, Julia Gabriele Dani e Rúbia Cristina Sonego, por terem sido o meu elo de ligação com o PPG. O carinho e a gentileza de vocês me proporcionaram a sensação de pertencimento, apesar da distância física.

Ao meu marido, Lucas, por tudo e por tanto. Paciente e compreensivo com a minha ausência, meu conforto nos momentos difíceis, celebrando os êxitos e me incentivando sempre. Teu amor e cuidado são essenciais para mim e foram muito importantes durante mais essa etapa da minha formação.

Aos meus pais, Iria e Wanderlei, por serem um grande exemplo de resiliência e determinação, por terem inspirado o meu interesse por plantas e por terem me ensinado o valor do conhecimento.

À Deus, por tudo o que eu sou e tudo o que conquistei.

“Imersa na perspectiva antagônica da sociedade moderna, que classifica coisas, lugares e seres vivos por aspectos relacionados à aparência, tamanho e utilidade, com base unicamente nos valores que representam para si mesma, eu escolho o que é discreto, pequeno e sutil.”

Autora (2025)

RESUMO

As briófitas desempenham papéis fundamentais nos micro-hábitats florestais e, devido à sua forte dependência de fatores ambientais, representam modelos ideais para estudos de montagem de comunidades. No entanto, essas abordagens são escassas, sobretudo em florestas tropicais e subtropicais. A fim de contribuir para o conhecimento da diversidade e distribuição de briófitas em diferentes micro-hábitats florestais, o objetivo desta tese é investigar como os tipos de floresta, os substratos e outros fatores ambientais influenciam a estrutura de comunidades de briófitas, em escala local e pontual. Foram amostradas 18 parcelas de 10 x 10 m em dois tipos de florestas contrastantes no sul do Brasil, Floresta Rupestre e Floresta Paludosa. As briófitas foram coletadas em subparcelas de 20 x 20 cm em sete substratos: tronco em decomposição, raiz exposta, folha, rocha, solo, base de árvore e tronco de árvore. As métricas avaliadas foram abundância, cobertura, frequência e riqueza de espécies, assim como a amplitude de nicho das espécies, a similaridade taxonômica, a diversidade beta total e seus componentes. Variáveis ambientais e espaciais foram registradas para cada parcela, incluindo umidade do solo, altitude, distância da linha costeira, distância de corpo hídrico, abertura do dossel, altura média das árvores, área basal das árvores e diversidade de substratos. Foram analisados 2565 espécimes em 561 subparcelas, resultando na identificação de 169 espécies, pertencentes a Marchantiophyta (96) e Bryophyta (73), distribuídas em 38 famílias e 83 gêneros. Destaca-se o registro de 30 novas ocorrências para o estado do Rio Grande do Sul. A Floresta Paludosa apresentou maior riqueza de espécies (137) e menor dissimilaridade florística, enquanto a Floresta Rupestre mostrou menor riqueza (101) e maior heterogeneidade interna. A maioria das espécies exibiu nicho restrito ou intermediário em relação aos substratos, e os troncos de árvores e bases de árvores apresentaram cerca de 20 espécies exclusivas. A diversidade beta foi consistentemente elevada (> 0,86) em ambas escalas, sendo estruturada principalmente por substituição de espécies e balanceamento de abundâncias. O tipo de floresta e os substratos foram os principais preditores da variação, enquanto os gradientes edáfico-espacial e estrutural-florestal tiveram influência menor e sobreposta. Na Floresta Rupestre, a abundância total, a cobertura e a riqueza de espécies variaram entre substratos, mas suas contribuições para a estrutura da comunidade não foram significativamente diferentes. Os substratos formaram grupos distintos em termos de composição de espécies (R^2 = 28%, p = 0,001), embora os substratos não-epifíticos não tenham apresentado diferenças significativas entre si. A composição das espécies foi fortemente influenciada pelas variáveis ambientais, tais como área basal das árvores (R^2 = 35%, p < 0,002) e altura das árvores (R^2 = 21%, p < 0,02), e umidade do solo (R^2 = 16%, p < 0,03). Esses resultados evidenciam que a heterogeneidade de florestas e micro-hábitats é essencial para manter a diversidade de briófitas e também reforçam a necessidade de estratégias de conservação em diferentes escalas, que considerem tanto a complementaridade entre formações florestais quanto a preservação de diferentes substratos.

Palavras-chave: Balanceamento de abundância. Diversidade beta. Gradiente ambiental. Nicho. Similaridade taxonômica. Substituição de espécies.

ABSTRACT

Bryophytes play fundamental roles in forest microhabitats and, due to their strong dependence on environmental factors, represent ideal models for studying community assembly. However, such approaches remain scarce, especially in tropical and subtropical forests. To contribute to the understanding of bryophyte distribution across different forest microhabitats, this thesis investigates how forest types, substrates, and other environmental factors influence bryophyte community structure at local (habitat) and small (microhabitat) scales. Eighteen 10 × 10 m plots were sampled in two contrasting forest types in Southern Brazil, Hill Forest, and Swamp Forest. Bryophytes were collected from 20 × 20 cm subplots across seven substrates: decomposing log, exposed root, leaf, rock, soil, tree base, and tree trunk. Species abundance, cover, frequency, and richness were assessed, along with niche breadth, taxonomic similarity, and beta diversity and its components. Environmental and spatial variables were also recorded for each plot, including soil moisture, elevation, distance from coastline, distance from lagoon, canopy openness, average tree height, tree basal area, and substrate diversity. A total of 2,565 specimens from 561 subplots were analyzed, resulting in a total of 169 species, belonging to Marchantiophyta (96) and Bryophyta (73), distributed across 38 families and 83 genera. Notably, 30 species were new reports for the state of Rio Grande do Sul. Swamp Forest harbored higher richness (137) and lower floristic dissimilarity, whereas Hill Forest presented lower richness (101) and higher internal heterogeneity. Most species exhibited restricted or intermediate niche breadth across substrates, and tree trunks and tree bases each hosted around 20 exclusive species. Beta diversity was consistently high (> 0.86) at both scales, dominated by species turnover and abundance balance. Forest type and substrates were the main predictors of community variation, while edaphic-spatial and forest-structure gradients had predominantly shared and marginal effects. In Hill Forest, abundance, cover, and species richness varied among substrates, but their contributions to community structure were not significantly different. Substrates formed distinct groups in terms of species composition (R^2 = 28%, p = 0.001), although non-epiphytic substrates did not differ significantly from each other. Species composition was strongly influenced by environmental variables, particularly tree basal area (R^2 = 35%, $p < 0.002$), tree height (R^2 = 21%, $p < 0.02$), and soil moisture (R^2 = 16%, $p < 0.03$). These findings demonstrate that forest and microhabitat heterogeneity are important to sustaining bryophyte diversity, and additionally reinforce the need for multiscale conservation strategies that integrate forest type complementarity with the preservation of diverse substrates.

Key words: Balanced variation in abundance. Beta diversity. Environmental gradient. Niche. Species turnover. Taxonomic similarity.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL....10
BRIÓFITAS COMO MODELOS NA ECOLOGIA DE COMUNIDADES.... 11
INFLUÊNCIA DOS FATORES AMBIENTAIS NAS COMUNIDADES DE BRIÓFITAS..... 12
BRIÓFITAS NA FLORESTA ATLÂNTICA....14
BRIÓFITAS NO RIO GRANDE DO SUL.... 15
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS....18
CAPÍTULO I....28
O que micro-hábitats de florestas contrastantes revelam sobre a amplitude de nicho de briófitas?.... 29
Abstract....30
Introdução....31
Material e Métodos....32
Resultados....35
Discussão.... 37
Conclusão....41
Referências Bibliográficas....42
Figuras.... 48
Tabelas.... 52
Material Suplementar....53
CAPÍTULO II.... 62
Ambientes contrastantes e tipos de substratos estruturam a diversidade beta taxonômica de briófitas em florestas subtropicais costeiras.... 63
Abstract....64
Introdução.... 65
Material e Métodos.... 66
Resultados....70
Discussão.... 72
Conclusão....76
Referências Bibliográficas....76
Figuras.... 81
Tabelas.... 84
Material suplementar.... 86
CAPÍTULO III....88
Influence of microhabitats on the bryophyte community in a coastal subtropical forest....89
Abstract....89
Introduction....90
Methods.... 91
Results....95
Discussion....98
Conclusion.... 103
References....104
Supplementary Material....107
CONSIDERAÇÕES FINAIS.... 112

INTRODUÇÃO GERAL

As comunidades biológicas são moldadas pela composição e abundância das espécies, e consequentemente, pelos padrões de diversidade (Vellend 2010; Weiher *et al.* 2011; Thompson et al. 2020). A compreensão desses padrões constitui uma questão central da ecologia de comunidades e da biologia da conservação (Jost 2007). Principalmente em face do contexto de mudanças climáticas, é fundamental entender a organização das comunidades e sua dinâmica em diferentes escalas espaciais e temporais (Chase *et al.* 2018; Blowes *et al.* 2024).

Considerando a escala espacial, Whittaker (1960) propôs um sistema hierárquico no qual a diversidade gama — a riqueza total de espécies de uma determinada região, resulta da combinação da diversidade alfa — a riqueza de espécies local, e da diversidade beta — a variação das espécies em relação a um gradiente ambiental. Posteriormente, o autor denominou de diversidade pontual, a riqueza dentro de uma pequena amostra ou micro-hábitat (Whittaker 1977). A diversidades alfa (α), beta (β) e gama (γ) constituem variáveis descritivas fundamentais, que avaliadas de forma integrada considerando múltiplas escalas espaciais e temporais permitem avançar na compreensão das mudanças da biodiversidade e identificar a homogeneização ou diferenciação das comunidades (Jost 2007; Chase *et al.* 2018; Blowes *et al.* 2024).

Há décadas, índices de (dis)similaridade têm sido utilizados para descrever a diversidade beta, evidenciando as diferenças na riqueza de espécies, na composição de espécies ou em ambos aspectos (Baselga 2010). Mais recentemente, métodos para separar a dissimilaridade em diferentes componentes foram propostos (Baselga & Leprieur 2015). Um desses métodos aborda a diversidade beta comparando dois locais ou vários locais (Baselga 2013a, 2017). O mesmo autor também propôs abordagens baseadas na (a) dissimilaridade da composição, particionada nos componentes de substituição (*turnover*) e aninhamento (*nestedness*) de espécies (Baselga 2010, 2012), e na (b) dissimilaridade da abundância, particionada nos componentes de balanceamento e gradiente de abundância (Baselga 2013b, 2017). A integração dessas perspectivas permite interpretações mais refinadas sobre a distribuição ecológica das espécies (Baselga 2013a, 2017).

A variação na composição e abundância das comunidades vegetais pode decorrer da atuação de processos determinísticos, relacionados aos filtros ambientais (Grinnell 1917; Legendre & Legendre 1998), e estocásticos, relacionados à fatores aleatórios ou dependentes de dispersão (Hubbell 2001; Weiher & Keddy 2004), amplamente discutidos com base na Teoria Neutra e na Teoria de Nicho (Grinnell 1917; Hubbell 2001; Weiher & Keddy 2004).

Esses processos atuam de forma concomitante e em diferentes intensidades ao longo das escalas espaciais, moldando os padrões observados de diversidade e composição (Vellend 2010; Weiher *et al*. 2011; Thompson et al. 2020).

O conceito de nicho ecológico fornece uma base teórica fundamental para compreender os processos determinísticos (Vellend 2010; Weiher *et al.* 2011). Hutchinson (1957) definiu o nicho como um espaço multidimensional formado por fatores físicos, químicos e biológicos, cuja extensão e intersecção determinam o número de espécies capazes de coexistir em uma comunidade. Assim, a heterogeneidade ambiental pode favorecer a coexistência de espécies com diferentes amplitudes de nicho, promovendo a substituição de espécies ao longo de gradientes ambientais e aumentando a diversidade beta (Whittaker 1960; Cáceres *et al.* 2011; Baselga 2013b). Avaliar como essas dimensões do nicho se expressam em escalas locais e pontuais é essencial para compreender os mecanismos de montagem de comunidades (Cáceres *et al*. 2011; Baselga 2013b).

BRIÓFITAS COMO MODELOS NA ECOLOGIA DE COMUNIDADES

O estudo da estrutura e variações na comunidade vegetal em escala pontual contribui para a compreensão da resiliência e o potencial de recuperação da vegetação do sub-bosque em resposta a perturbações florestais (Haritika & Negi 2025). Os diversos substratos disponíveis nesses ambientes promovem diferentes micro-hábitats, que são responsáveis pela heterogeneidade ambiental em escala pontual, e oferecem locais de proteção, alimentação, repouso, reprodução e oviposição para várias espécies (Stein & Kreft 2015). A maior disponibilidade de recursos resultante da distribuição espacial dos micro-hábitats pode aumentar tanto a diversidade taxonômica quanto a diversidade funcional e filogenética de animais e plantas (Stein & Kreft 2015; Heidrich *et al.* 2023). A cobertura vegetal desempenha um papel estrutural nos micro-hábitats, atenuando os efeitos das chuvas fortes e das temperaturas extremas no sub-bosque da floresta (Haritika & Negi 2025).

As briófitas colonizam diversos micro-hábitats florestais, contribuindo em diferentes proporções para a fisionomia destas formações no mundo inteiro (Slate *et al.* 2024; Glime 2024). Esse grupo de plantas, conhecidas popularmente como antóceros, hepáticas e musgos, pertencem às divisões Anthocerotophyta, Marchantiophyta e Bryophyta (Stotler & Crandall-Stotler 2005; Crandall-Stotler *et al.* 2009; Goffinet *et al.* 2009). Embora apresentem em geral biomassa reduzida em florestas tropicais e subtropicais (Wang *et al.* 2025), as briófitas são importantes na estruturação de micro-hábitats, desempenhando várias funções ecológicas, como retenção de água, controle de erosão, regulação da temperatura, interações

com fungos micorrízicos, efeitos sobre a germinação de sementes e sobrevivência de mudas, além de fornecer ambientes para animais (Slate *et al.* 2024; Glime 2024).

Entre as características que as briófitas compartilham, a dependência de água para reprodução sexuada e a capacidade de absorver e perder água rapidamente faz com que o metabolismo e as atividades reprodutivas sejam estreitamente relacionados às condições hídricas do ambiente (Proctor *et al.* 2007; Goffinet & Shaw 2009). Além disso, geralmente apresentam alta capacidade de dispersão, variando conforme o tamanho e a quantidade de esporos (Patiño & Vanderpoorten 2018; Vanderpoorten *et al*. 2019). Essas características tornam essas plantas eficientes modelos para investigar a contribuição de processos determinísticos e estocásticos na estruturação de comunidades (Patiño *et al.* 2022).

INFLUÊNCIA DOS FATORES AMBIENTAIS NAS COMUNIDADES DE BRIÓFITAS

A influência dos fatores que estruturam as comunidades de briófitas depende da escala de análise, e o efeito de macrovariáveis tende a diminuir em escalas menores (Hurtado *et al.* 2025). Em nível local, variáveis como luz, umidade e substrato influenciam a composição e a riqueza de espécies (Batista & Santos 2016; Chen *et al.* 2017; Lombo Sanchez *et al.* 2023; Batista *et al.* 2024; Dai *et al.* 2025). Em escalas mais amplas, fatores meso e macroclimáticos, como a estrutura da vegetação, a topografia e o clima, também atuam na estrutura da comunidade de briófitas (Santos *et al.* 2017; Costa *et al.* 2020; Batista *et al.* 2021; Man *et al.* 2022; Martins *et al.* 2024).

Visto que a altitude pode ser considerado um preditor de temperatura e umidade, estudos sobre a distribuição de briófitas ao longo de gradientes altitudinais são amplamente difundidos (Hernández-Hernández *et al.* 2017; Rodríguez-Quiel *et al.* 2022; Man *et al*. 2022; Maul *et al.* 2023; Martins *et al.* 2024; Dai *et al.* 2025). Em geral, a riqueza de briófitas tende a se destacar em zonas intermediárias (Spitale 2016; Maul *et al.* 2023; Martins *et al.* 2024), especialmente em hepáticas epífitas (Hernández-Hernández *et al*. 2017; Dai *et al.* 2025). No entanto, esse padrão não é universal, variando entre grupos funcionais e regiões biogeográficas (Spitale 2016; Hernández-Hernández *et al.* 2017; Rodríguez-Quiel *et al.* 2022; Maul *et al.* 2023).

O tipo de vegetação representa um fator importante, podendo ser analisado de modo independente ou de forma integrada com o gradiente altitudinal (Cornelissen & Gradstein 1990; Holz *et al*. 2002; Gabriel & Bates 2005; Benavides *et al.* 2006; Martins *et al.* 2024). Em ambos os casos, as características estruturais das florestas influenciam a riqueza e composição de briófitas (Benavides *et al.* 2006; Chen *et al.* 2017; Man *et al*. 2022; Martins *et*

al. 2024). Mesmo entre locais com fisionomia similar, a montagem de comunidades tende a ser marcada pela substituição de espécies (Hernández-Hernández *et al.* 2017; Iriarte-Cárdenas *et al.* 2021). O efeito do tipo de vegetação tende a diminuir com o aumento da diversidade da comunidade arbórea (Benavides *et al.* 2006; Spitale 2017; Kutnar *et al.* 2023).

O substrato é outro fator importante, interagindo com os gradientes florestais e altitudinais na modulação da distribuição de briófitas (Spitale 2016; Santos *et al.* 2017; Rodríguez-Quiel *et al.* 2022). A diversidade de substratos foi apontada como aspecto chave na variação da composição de comunidades em florestas tropicais e temperadas (Pharo & Beattie 2002; Chen *et al.* 2017). Comparações entre troncos, solos e rochas revelam comunidades taxonomicamente distintas, sugerindo que cada tipo de substrato funciona como um filtro ecológico (Iriarte-Cárdenas *et al.* 2021; Kentjens *et al.* 2023). Essas comunidades sobre substratos distintos variam em termos de riqueza e espécies dominantes ao longo de fragmentos com fisionomia similar e de gradientes altitudinais (Iriarte-Cárdenas *et al.* 2021; Rodríguez-Quiel *et al.* 2022).

Em florestas temperadas, a substituição de espécies predomina na montagem de comunidades de diferentes substratos (Spitale 2016; Riffo-Donoso *et al.* 2021). Em florestas tropicais e subtropicais, a contribuição desses componentes é analisada geralmente para comunidades de briófitas em apenas um tipo de substrato (Araújo *et al.* 2022; Berdugo *et al.* 2022; Shen *et al.* 2022), ou agrupando as espécies terrestres e epífitas (Tang *et al.* 2025). Dados quantitativos de briófitas abrangendo diferentes substratos ainda são escassos (Iriarte-Cárdenas *et al.* 2021), resultando em uma lacuna que limita a avaliação da amplitude de nicho e restringe a compreensão dos processos de montagem de comunidades em florestas (Cáceres *et al.* 2011; Baselga 2013b).

A avaliação da amplitude de nicho das espécies em relação aos micro-hábitats e da associação com determinados hábitats possibilitam identificar espécies com potencial de diagnosticar condições bióticas ou abióticas do ambiente, de revelar evidências do impacto das mudanças ambientais, ou de indicar a diversidade de outras espécies, táxons ou comunidades dentro de uma área (Cáceres & Legendre 2009; Cáceres *et al.* 2010, 2011). Aliado a isso, a integração da decomposição da diversidade beta na perspectiva de espécies e abundância em escala pontual e local permite interpretações mais refinadas sobre a distribuição ecológica das espécies (Baselga 2013a, 2017). Consequentemente, viabiliza o planejamento de estratégias de conservação eficientes (Baselga 2010).

BRIÓFITAS NA FLORESTA ATLÂNTICA

A Floresta Atlântica ocorre em toda a costa brasileira, desde o Rio Grande do Sul ao Rio Grande do Norte, e caracteriza-se pelo domínio de formações florestais, incluindo Florestas Ombrófilas e Estacionais (IBGE 2019). Os dados compilados pelo BFG – The Brazilian Flora Group (2018), indicam que a Floresta Atlântica é o domínio fitogeográfico brasileiro mais diversificado para todos os grupos de plantas, exceto gimnospermas, com uma elevada riqueza de espécies raras e endêmicas. Apesar dos esforços de conservação, a Floresta Atlântica ainda é um dos *hotspots* mais ameaçados globalmente, apresentando atualmente 28% da cobertura original, que na maior parte está fora de áreas protegidas (Rezende *et al.* 2018).

Além do núcleo de formações florestais, *i.e.* Floresta Atlântica *stricto sensu*, esse domínio abrange também ambientes marginais, como florestas de altitude, campos rupestres, campos de altitude, florestas ribeirinhas, florestas sazonalmente secas e restingas, que são condicionados pela disponibilidade hídrica, geada, salinidade, solos rasos ou ausentes e fogo (Scarano 2002; Neves *et al.* 2017). Esses ambientes contribuem significativamente para a elevada riqueza da Floresta Atlântica, pois apresentam uma composição florística distinta e cerca de 45 % das 7.099 espécies endêmicas de plantas vasculares ocorrem exclusivamente nesses ambientes (Neves *et al.* 2017).

Diversos estudos têm analisado a distribuição e a riqueza de plantas vasculares ao longo da Floresta Atlântica, bem como os fatores determinantes dessas métricas (Scarano 2002; Marques *et al.* 2015; Neves *et al.* 2017; Oliveira *et al*. 2021; Bohn *et al.* 2025). Em contraste, pesquisas sobre as briófitas são conduzidas geralmente apenas por especialistas e consequentemente são mais escassas, apesar da alta diversidade e endemismos nesse domínio (Costa & Peralta 2015; BFG 2018). A maioria dos estudos sobre a distribuição e a riqueza de briófitas se concentra na região nordeste e sudeste do país (Silva *et al*. 2016; Amorim *et al.* 2017; Batista *et al.* 2021), embora cerca de 15 mil registros de ocorrência estejam disponíveis para o sul do Brasil (CRIA, 2025). A partir de registros desse tipo de banco de dados, pesquisas recentes avaliaram a distribuição de determinados táxons em escala geográfica ampla, revelando centros de riqueza e endemismo nas áreas costeiras, especialmente no sudeste e sul do Brasil (Lima *et al.* 2025; Araújo *et al.* 2025), além de confirmar a lacuna de conhecimento na região sul do país (Souza da Silva *et al.* 2025).

A variação da riqueza total de briófitas é notável ao longo de diferentes áreas e formações vegetais da Floresta Atlântica no nordeste e sudeste do país (Santos *et al.* 2011;

Silva *et al.* 2016). A similaridade florística é geralmente maior entre áreas geograficamente próximas, independentemente do tipo de vegetação (Santos *et al.* 2011; Silva *et al.* 2016; Amorim *et al.* 2017; Batista *et al.* 2021). Os principais fatores que explicam a variação da composição de espécies em larga escala são a altitude, a temperatura, a distância do oceano, a precipitação anual e a pressão do vapor de água (Amorim *et al.* 2017; Batista *et al.* 2021). Apenas um estudo do sul do Brasil foi incluído nessas análises, evidenciando a sub-representação dessa região em estudos de comunidades de briófitas (Dewes *et al.* 2021a).

A Floresta Atlântica do Sul do Brasil abrange diferentes formações florestais e ecossistemas campestres, compondo um mosaico ambiental altamente heterogêneo (Müller *et al.* 2024). Essas florestas apresentam elevada diversidade arbórea, influenciada por fatores ambientais e espaciais (Bergamin *et al.* 2012). Análises recentes em escala espacial e temporal revelam que alterações na temperatura estão promovendo mudanças na composição de espécies arbóreas, com tendências migratórias tanto ascendentes quanto descendentes ao longo do gradiente altitudinal (Bergamin *et al.* 2024). Além disso, evidências indicam uma diminuição da diversidade beta, taxonômica e funcional, sugerindo processos de homogeneização dessas comunidades (Kramer *et al.* 2025). As mudanças detectadas na comunidade arbórea alertam para os impactos das mudanças climáticas nas florestas subtropicais do sul do Brasil, que são relevantes não apenas pela sua biodiversidade, mas também pelo estoque de carbono que armazenam (Bordin *et al.* 2021).

As briófitas representam um grupo complementar para o monitoramento dessas florestas e a compreensão da vulnerabilidade dos micro-hábitats às mudanças climáticas (Frego 2007). Abordagens inovadoras, integrando a distribuição espacial e a amplitude de nicho de briófitas, permitem identificar a vulnerabilidade de espécies e de comunidades às mudanças climáticas (Hespanhol *et al*. 2022). Por apresentarem ciclos de vida mais curtos e alta sensibilidade às condições ambientais, as briófitas podem fornecer respostas rápidas às variações locais (Goffinet & Shaw 2009; Patiño *et al.* 2022).

BRIÓFITAS NO RIO GRANDE DO SUL

Os primeiros registros de briófitas no Rio Grande do Sul datam do século XIX, feitos por naturalistas estrangeiros como Lindman, Saint-Hilaire e Sellow (Montagne 1839; Sehnem 1953). No século seguinte, foram realizados estudos florísticos amplos ou restritos a determinados grupos, com coletas dispersas em diferentes regiões do estado (Sehnem 1969, 1970, 1972, 1976, 1978, 1979, 1980; Vianna 1970, 1971, 1985; Lorscheitter 1973, 1977; Oliveira 1973; Lemos-Michel 1983, 2001; Bueno 1984, 1986; Farias 1984, 1987;

Lemos-Michel & Bueno 1992; Lemos-Michel & Yano 1998). Já no século XXI, os estudos continuaram com a publicação de novas ocorrências para o estado, um levantamento florístico na região urbana de Caxias do Sul e a compilação de uma lista de espécies para o estado (Bordin & Yano 2009a, b, c, 2010). Desde então, outros levantamentos florísticos foram realizados em locais pontuais (Peralta & Athayde Filho 2008; Heidtmann *et al*. 2013; Yano & Bordin 2015; Aires *et al.* 2020), além de coletas esporádicas em expedições amplas (Bordin *et al.* 2020a, b; Peralta *et al.* 2020).

Alguns desses levantamentos florísticos foram realizados na região costeira do nordeste do Rio Grande do Sul, ampliando significativamente o conhecimento sobre o grupo (Weber *et al.* 2015; Chilanti & Bordin 2016; Dewes *et al.* 2021b). Atualmente, a riqueza conhecida nessa região ultrapassa 200 espécies, um número muito maior que as estimativas iniciais de aproximadamente 30 espécies (Bordin & Yano 2010). Apesar desse avanço, abordagens quantitativas sobre a estrutura de comunidades de briófitas ainda são escassas no Rio Grande do Sul (Chilanti & Bordin 2016; Dewes *et al.* 2021a). Esse panorama está longe da quantidade de estudos desenvolvidos no estado para outros organismos, sobretudo plantas vasculares (Guimaraes *et al.* 2024).

A região costeira da Floresta Atlântica no Rio Grande do Sul apresenta formações florestais condicionadas principalmente pelas características edáficas, exibindo condições de drenagem contrastantes (Waechter 1985; Scherer *et al.* 2009; Mancino *et al.* 2015). No extremo desse gradiente edáfico, destacam-se as Florestas Paludosas (*Swamp Forests*), localizadas em planícies com solos orgânicos mal drenados, também referidas como Florestas Turfosas (*Peat Forests*) em diversos trabalhos (Waechter 1985; Rocha & Waechter 2010; Santos-Junior *et al.* 2018). Por outro lado, as Florestas Rupestres, que ocorrem sobre morros areníticos ou basálticos dispersos na matriz sedimentar, possuem solos rasos e bem drenados (Waechter 1985; Duarte & Bencke 2006). As Florestas Paludosas tendem a apresentar menor riqueza de espécies arbóreas e altura do dossel pode atingir 20 m (Mancino *et al.* 2015; Santos-Junior *et al.* 2015). As Florestas Rupestres geralmente apresentam maior riqueza de espécies arbóreas, atingindo até 10 m de altura (Duarte e Bencke 2006; Silva Filho *et al.* 2013). Essas florestas de ambientes contrastantes configuram um cenário ideal para investigar o padrão de distribuição de briófitas e os fatores que os influenciam.

Esta tese tem como objetivo geral investigar como os tipos de floresta, os substratos e outros fatores ambientais como umidade do solo, altitude, distância da linha costeira, distância de corpo hídrico, abertura do dossel, altura média das árvores, área basal das árvores e diversidade de substratos influenciam a estrutura de comunidades de briófitas. A fim de

alcançar este objetivo, três capítulos foram organizados em formato de manuscritos. O Capítulo 1 compara a distribuição de briófitas em micro-hábitats de Florestas Paludosas e Florestas Rupestres, abordando (i) a similaridade taxonômica entre comunidades, (ii) as espécies mais fortemente associadas a cada formação florestal e (iii) a variação da amplitude de nicho em relação aos micro-hábitats. O Capítulo 2 avalia a influência dos fatores ambientais, de diferentes substratos e dos tipos de florestas sobre a comunidade de briófitas, com ênfase na diversidade beta taxonômica em escala local e pontual. O Capítulo 3 analisa a estrutura da comunidade de briófitas em escala pontual em Florestas Rupestres, identificando (i) como os diferentes substratos contribuem para a estruturação da comunidade, (ii) a similaridade taxonômica entre substratos e (iii) as variáveis ambientais que mais afetam a organização das comunidades.

Considerar múltiplos tipos de floresta e micro-hábitats em abordagens quantitativas é essencial para compreender como fatores ambientais modulam a distribuição e os mecanismos de variação de espécies em florestas tropicais e subtropicais. Esse enfoque permitirá integrar as áreas de estudo aos complexos gradientes que caracterizam a Floresta Atlântica, tanto geográficos (latitude, altitude e continentalidade), como também ambientais (fisionomia, drenagem e substrato). Com isso, esperamos contribuir para o avanço do conhecimento sobre os padrões e processos ecológicos que moldam a diversidade de briófitas, um aspecto fundamental para o planejamento de estratégias de conservação de toda a diversidade biológica da Floresta Atlântica.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Aires ET, Garcia M, Bordin J (2020) Brioflora associada a arroio rural no município de Morro Redondo, Rio Grande do Sul, com novas ocorrências para o Pampa. Pesq Botânica 74:303–323

Amorim ET, Carvalho FA, Santos ND, Luizi-Ponzo AP (2017) Distribution of bryophytes in South-eastern Brazil: an approach on floristic similarity and environmental filtering. Cryptogam Bryol 38:3–17. https://doi.org/10.7872/cryb/v38.iss1.2017.3

Araújo ACF de, Lombo-Sanchez YJ, Costa LEN da, et al (2025) Assessing richness and endemism centers and conservation status of mosses in the Brazilian Atlantic forest. Biodivers Conserv 34:2215–2225. https://doi.org/10.1007/s10531-025-03072-3

Araújo FMS, Costa LEN, Souza JPS, et al (2022) Altitudinal gradient drives regional and local diversity and composition patterns of epiphyllous bryophytes in ecological refuges. Plant Biol 24:292–301. https://doi.org/10.1111/plb.13365

Baselga A (2010) Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. Glob Ecol Biogeogr 19:134–143. https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x

Baselga A (2012) The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness. Glob Ecol Biogeogr 21:1223–1232. https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00756.x

Baselga A (2013a) Multiple site dissimilarity quantifies compositional heterogeneity among several sites, while average pairwise dissimilarity may be misleading. Ecography 36:124–128. https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.00124.x

Baselga A (2013b) Separating the two components of abundance-based dissimilarity: balanced changes in abundance vs. abundance gradients. Methods Ecol Evol 4:552–557. https://doi.org/10.1111/2041-210X.12029

Baselga A (2017) Partitioning abundance-based multiple-site dissimilarity into components: balanced variation in abundance and abundance gradients. Methods Ecol Evol 8:799–808. https://doi.org/10.1111/2041-210X.12693

Baselga A, Leprieur F (2015) Comparing methods to separate components of beta diversity. Methods in Ecology and Evolution 6:1069–1079. https://doi.org/10.1111/2041-210X.12388

Batista WVSM, Pôrto KC, Santos ND (2024) Temporal changes in the taxonomic and functional structure of bryophyte assemblages warn about the conservation status of biological refuges. Biodivers Conserv 33:629–645. https://doi.org/10.1007/s10531-023-02763-z

Batista WVSM, Pôrto KC, Santos ND (2021) Niche-based processes structure tropical bryophyte assemblages in phytogeographic domains of Brazil. Flora 282:151875. https://doi.org/10.1016/j.flora.2021.151875

Batista WVSM, Santos ND (2016) Can regional and local filters explain epiphytic bryophyte distributions in the Atlantic Forest of Southeastern Brazil? Acta Bot Bras 30:462–472. https://doi.org/10.1590/0102-33062016abb0179

Benavides JC, Duque M. AJ, Duivenvoorden JF, Cleef AM (2006) Species richness and distribution of understorey bryophytes in different forest types in Colombian Amazonia. J Bryol 28:182–189. https://doi.org/10.1179/174328206X120040

Berdugo MB, Gradstein SR, Guérot L, et al (2022) Diversity patterns of epiphytic bryophytes across spatial scales: Species-rich crowns and beta-diverse trunks. Biotropica 54:893–905. https://doi.org/10.1111/btp.13113

Bergamin RS, Bastazini VAG, Esquivel-Muelbert A, et al (2024) Elevational shifts in tree community composition in the Brazilian Atlantic Forest related to climate change. J Veg Sci 35:e13289. https://doi.org/10.1111/jvs.13289

Bergamin RS, Müller S, Mello RSP (2012) Indicator species and floristic patterns in different forest formations in southern Atlantic rainforests of Brazil. Community Ecol 13:162–170. https://doi.org/10.1556/ComEc.13.2012.2.5

BFG (2018) Brazilian Flora 2020: Innovation and collaboration to meet Target 1 of the Global Strategy for Plant Conservation (GSPC). Rodriguésia 69(4):1513–1527. https://doi.org/10.1590/2175-7860201869402

Blowes SA, McGill B, Brambilla V, et al (2024) Synthesis reveals approximately balanced biotic differentiation and homogenization. Science Advances 10:eadj9395. https://doi.org/10.1126/sciadv.adj9395

Bohn A, Capellesso ES, Domingos FMCB, et al (2025) Contrasting environmental factors explain the beta diversity of Atlantic Forest ferns and lycophytes among different spatial scales. J Biogeogr n/a:e70051. https://doi.org/10.1111/jbi.70051

Bordin J, Dewes T da S, Peralta DF, et al (2020a) New occurrences of bryophytes species in Southern Brazil: bryodiversity still scarcely known. Check List 16:915–926. https://doi.org/10.15560/16.4.915

Bordin J, Valente DV, Peralta DF, Câmara PEAS (2020b) *Sphaerocarpos muccilloi* (Sphaerocarpaceae, Marchantiophyta), a critically endangered species recollected in Rio Grande do Sul, Brazil, and Sphaerocarpos texanus, a new record to Brazil. Rodriguésia 71:e02312018. https://doi.org/10.1590/2175-7860202071004

Bordin J, Yano O (2009a) Novas ocorrências de antóceros e hepáticas para o Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. Braz J Bot 32:189–211. https://doi.org/10.1590/S0100-84042009000200002

Bordin J, Yano O (2009b) Briófitas do centro urbano de Caxias do Sul, Rio Grande do Sul, Brasil. Hoehnea 36:7–71. https://doi.org/10.1590/S2236-89062009000100001

Bordin J, Yano O (2009c) Novas ocorrências de musgos (Bryophyta) para o Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. Braz J Bot 32:455–477. https://doi.org/10.1590/S0100-84042009000300006

Bordin J, Yano O (2010) Lista das briófitas (Anthocerotophyta, Bryophyta, Marchantiophyta) do Rio Grande do Sul, Brasil. Pesqui Bot 39–170

Bordin KM, Esquivel-Muelbert A, Bergamin RS, et al (2021) Climate and large-sized trees, but not diversity, drive above-ground biomass in subtropical forests. For Ecol Manag 490:119126. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119126

Bueno RM (1984) Gêneros de Jungermanniales (excl. Lejeuneaceae) no Rio Grande do Sul, Brasil. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre

Bueno RM (1986) O gênero *Balantiopsis* Mitt (Hepaticopsida) no Brasil. Rickia 13:29–33

Cáceres MD, Legendre P (2009) Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. Ecology 90:3566–3574. https://doi.org/10.1890/08-1823.1

Cáceres MD, Legendre P, Moretti M (2010) Improving indicator species analysis by combining groups of sites. Oikos 119:1674–1684. https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18334.x

Cáceres MD, Sol D, Lapiedra O, Legendre P (2011) A framework for estimating niche metrics using the resemblance between qualitative resources. Oikos 120:1341–1350. https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19679.x

Chase JM, McGill BJ, McGlinn DJ, May F, Blowes SA, Xiao X, Knight TM, Purschke O, Gotelli NJ (2018) Embracing scale-dependence to achieve a deeper understanding of biodiversity and its change across communities. Ecology Letters 21(11). https://doi.org/10.1111/ele.13151

Chen Y, Niu S, Li P, et al (2017) Stand structure and substrate diversity as two major drivers for bryophyte distribution in a temperate montane ecosystem. Front Plant Sci 8:874. https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00874

Chilanti SB, Bordin J (2016) Variação vertical de briófitas epífitas na Área de Proteção Ambiental Morro de Osório, Osório, Rio Grande do Sul, Brasil. Rev Eletrônica Científica UERGS 2:05–17. https://doi.org/10.21674/2448-0479.21.05-17

Cornelissen JHC, Gradstein SR (1990) On the occurrence of bryophytes and macrolichens in different lowland rain forest types at Mabura Hill, Guyana. Bryophyte Divers Evol 3:29–35. https://doi.org/10.11646/bde.3.1.4

Costa DP, Nadal F, da Rocha TC (2020) The first botanical explorations of bryophyte diversity in the Brazilian Amazon mountains: high species diversity, low endemism, and low similarity. Biodivers Conserv 29:2663–2688. https://doi.org/10.1007/s10531-020-01993-9

Costa DP, Peralta DF (2015) Bryophytes diversity in Brazil. Rodriguésia 66:1063–1071. https://doi.org/10.1590/2175-7860201566409

Crandall-Stotler B, Stotler RE, Long DG (2009) Morphology and classification of the Marchantiophyta. In: Goffinet B, Shaw AJ (eds) Bryophyte Biology, 2nd edn. Cambridge University Press, Cambridge, pp 1–54

CRIA- Centro de referência em informação ambiental (2025) speciesLink: rede de acesso livre a dados e informações de biodiversidade. Disponível em: <https://specieslink.net>. Acesso em: 20 set 2025.

Dai Z, Zhang H-W, Qian H, et al (2025) Effects of microclimates on species richness of epiphytic and non-epiphytic bryophytes along a subtropical elevational gradient in China. J Biogeogr n/a:e15134. https://doi.org/10.1111/jbi.15134

Dewes TS, Santos ND, Bordin J (2021a) What does a phytophysiognomic mosaic reveal about mosses and liverworts from the subtropical Atlantic Forest? Acta Bot Bras 35:517–531. https://doi.org/10.1590/0102-33062020abb0425

Dewes TS, Peralta DF, Bordin J (2021b) As 100 primeiras espécies de briófitas, com sete novos registros para o Sul do Brasil identificadas no Parque Estadual de Itapeva, Torres, Estado do Rio Grande do Sul. Hoehnea 48:e1272020. https://doi.org/10.1590/2236-8906-127/2020

Duarte MM, Bencke GA (2006) Plano de Manejo do Parque Estadual de Itapeva: Relatório final. Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre

Farias HC (1984) A família Polytrichaceae no Rio Grande do Sul, Brasil. I. Taxonomia. Iheringia Sér Bot 32:77–89

Farias HC (1987) A família Polytrichaceae no Rio Grande do Sul, Brasil. II. Anatomia do gametófito. Iheringia Sér Bot 36:75–82

Frego KA (2007) Bryophytes as potential indicators of forest integrity. For Ecol Manag 242:65–75. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.01.030

Gabriel R, Bates JW (2005) Bryophyte community composition and habitat specificity in the natural forests of Terceira, Azores. Plant Ecol 177:125–144. https://doi.org/10.1007/s11258-005-2243-6

Glime JM (2024) Roles of bryophytes in forest sustainability — positive or negative? Sustainability 16:2359. https://doi.org/10.3390/su16062359

Goffinet B, Buck WR, Shaw AJ (2009) Morphology, anatomy and classification of the Bryophyta. In: Goffinet B, Buck WR, Shaw AJ (eds) Bryophyte Biology, 2nd edn. Cambridge University Press, Cambridge, pp 55–138

Goffinet B, Shaw AJ (2009) Bryophyte Biology, 2nd edn. Cambridge University Press, Cambridge

Grinnell J (1917) The niche-relationships of the California thrasher. The Auk 34:27-433

Guimaraes AF, de Alagao Querido LC, Rocha T, et al (2024) Disentangling the veil line for Brazilian biodiversity: An overview from two long-term research programs reveals huge gaps in ecological data reporting. Sci Total Environ 950:174880. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.174880

Haritika, Negi AK (2025) The underestimated role of understory vegetation dynamics for forest ecosystem resilience: a review. Plant Ecol. https://doi.org/10.1007/s11258-025-01529-7

Heidtmann LP, Peralta DF, Giroldo D, Hefler SM (2013) New records of bryophytes for the state of Rio Grande do Sul, Brazil. Acta Bot Bras 27:626–628. https://doi.org/10.1590/S0102-33062013000300021

Heidrich L, Brandl R, Ammer C (2023) Effects of heterogeneity on the ecological diversity and redundancy of forest fauna. Basic Appl Ecol 73:72–79. https://doi.org/10.1016/j.baae.2023.10.005

Hernández-Hernández R, Borges PAV, Gabriel R, et al (2017) Scaling α- and β-diversity: bryophytes along an elevational gradient on a subtropical oceanic Island (La Palma, Canary Islands). J Veg Sci 28:1209–1219. https://doi.org/10.1111/jvs.12573

Hespanhol H, Cezón K, Muñoz J, et al (2022) How vulnerable are bryophytes to climate change? Developing new species and community vulnerability indices. Ecol Indic 136:108643. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2022.108643

Holz I, Gradstein SR, Heinrichs J, Kappelle M (2002) Bryophyte diversity, microhabitat differentiation, and distribution of life forms in Costa Rican upper montane Quercus Forest. The Bryologist 105:334–348. https://doi.org/10.1639/0007-2745(2002)105%255B0334:BDMDAD%255D2.0.CO;2

Hubbell SP (2001) The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press, Princeton

Hurtado F, Gonçalves J, Hespanhol H, et al (2025) Macroclimatic niche similarity and species relatedness shift their influence on species co-occurrence in bryophyte forest communities across scales. J Ecol 113:1546–1559. https://doi.org/10.1111/1365-2745.70043

Hutchinson, GE (1957) Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology 22:415–427. https:// doi.org/10. 1101/ SQB.1957.022.01.039

IBGE (2019) Biomas e sistema costeiro-marinho do Brasil: compatível com a escala 1:250000. IBGE, Coordenação de Recursos Naturais e Estudos Ambientais, Rio de Janeiro

Iriarte-Cárdenas S, García-Martínez S, Mercado-Gómez JD (2021) Beta diversity analyses reveal distinct bryophyte community assemblages on different substrates in Neotropical seasonally dry forest fragments of the Colombian Caribbean. J Bryol 43:355–367. https://doi.org/10.1080/03736687.2021.2009268

Jost L (2007) Partitioning Diversity into Independent Alpha and Beta Components. Ecology 88:2427–2439. https://doi.org/10.1890/06-1736.1

Kentjens W, Glenny D, Curran TJ, Sullivan JJ (2023) Bryophyte community composition is influenced by microhabitat and cover of vascular plants and lichens in New Zealand montane forest. N Z J Bot 0:1–24. https://doi.org/10.1080/0028825X.2023.2284205

Kramer JMF, Bordin KM, Scarton Bergamin R, et al (2025) Temporal changes in taxonomic and functional alpha and beta diversity across tree communities in subtropical Atlantic forests. Oikos 2025:e10961. https://doi.org/10.1111/oik.10961

Kutnar L, Kermavnar J, Sabovljević MS (2023) Bryophyte diversity, composition and functional traits in relation to bedrock and tree species composition in close-to-nature managed forests. Eur J For Res 142:865–882. https://doi.org/10.1007/s10342-023-01560-1

Legendre P, Legendre L (1998) Numerical Ecology. 2nd edn. Elsevier Science, Amsterdam

Lemos-Michel E (1983) *Frullania* (Jungermanniales, Hepaticopsida) no Rio Grande do Sul. Rev Bras Bot 6:115–123

Lemos-Michel E (2001) Hepáticas epífitas sobre o pinheiro-brasileiro no Rio Grande do Sul. Editora da Universidade, Porto Alegre

Lemos-Michel E, Bueno RM (1992) O gênero *Bazzania* S.F. Gray (Hepaticae) no Rio Grande do Sul, Brasil. Hoehnea 19:143–149

Lemos-Michel E, Yano O (1998) O gênero *Bryopteris* (Hepatophyta) no Brasil. Acta Bot Bras 12:5–24

Lima E, Anjos LJS, Takashima TTG, Ilkiu-Borges AL (2025) Richness and endemism patterns of *Frullania* Raddi reveal key areas for conservation of liverworts in Brazil. Biodivers Conserv 34:1733–1750. https://doi.org/10.1007/s10531-025-03040-x

Lombo Sanchez J, Contento KYS, Merchan MM, Silva MPP (2023) Community assembly in epiphytic bryophyte communities along the vertical gradient in a Colombian tropical rainforest. The Bryologist 126:473–485. https://doi.org/10.1639/0007-2745-126.4.473

Lorscheitter ML (1973) Hepáticas folhosas primitivas, novas para o Rio Grande do Sul. Iheringia Sér Bot 17:3–17

Lorscheitter ML (1977) Flora Ilustrada do Rio Grande do Sul. XIII. Lejeuneaceae. Bol Inst Ciênc Biol Sér Bot 36:1–139

Maul K, Wei Y-M, Iskandar EAP, et al (2023) Liverworts show a globally consistent mid-elevation richness peak. Ecol Evol 13:e9862. https://doi.org/10.1002/ece3.9862

Man M, Wild J, Macek M, Kopecký M (2022) Can high-resolution topography and forest canopy structure substitute microclimate measurements? Bryophytes say no. Sci Total Environ 821:153377. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.153377

Mancino LC, Overbeck GE, Baptista LR de M (2015) Structure of the tree stratum of three swamp forest communities in Southern Brazil under different soil conditions. Acta Bot Bras 29:30–39. https://doi.org/10.1590/0102-33062014abb3278

Marques MCM, Silva SM, Liebsch D (2015) Coastal plain forests in Southern and Southeastern Brazil: ecological drivers, floristic patterns and conservation status. Braz J Bot 38:1–18. https://doi.org/10.1007/s40415-015-0132-3

Martins A, Collart F, Sim-Sim M, Patiño J (2024) Ecological drivers of taxonomic, functional, and phylogenetic diversity of bryophytes in an oceanic island. Ecol Evol 14:e70023. https://doi.org/10.1002/ece3.70023

Müller SC, Bergamim RS, Duarte LS, et al (2024) Mechanisms and processes shaping patterns of forest-grassland mosaics in Southern Brazil. In: Overback GE, Pillar VD, Sandra Cristina Müller, Bencke GA (eds) South Brazilian Grasslands. Springer, Cham., pp 417–443

Montagne C (1839) Cryptogamae brasiliensis seu plantae cellulares quas in itinere per Brasiliam à celeb. Auguste de Saint-Hilaire collectas recensuit observationibusque nonnullis illustravit. Ann Sci Nat Bot Sér 2:42–55

Neves DM, Dexter KG, Pennington RT, et al (2017) Dissecting a biodiversity hotspot: The importance of environmentally marginal habitats in the Atlantic Forest Domain of South America. Divers Distrib 23:898–909. https://doi.org/10.1111/ddi.12581

Oliveira EVS, Alves DMC, Landim MF, Gouveia SF (2021) Sampling effort and the drivers of plant species richness in the Brazilian coastal regions. Oecologia 195:163–171. https://doi.org/10.1007/s00442-020-04805-7

Oliveira PL (1973) Espécies do gênero Radula Dumortier ocorrentes no Rio Grande do Sul, Brasil (Hepáticas). Iheringia Sér Bot 18:48–53

Patiño J, Bisang I, Goffinet B, et al (2022) Unveiling the nature of a miniature world: a horizon scan of fundamental questions in bryology. J Bryol 44:1–34. https://doi.org/10.1080/03736687.2022.2054615

Patiño J, Vanderpoorten A (2018) Bryophyte Biogeography. Crit Rev Plant Sci 37:175–209. https://doi.org/10.1080/07352689.2018.1482444

Peralta DF, Athayde Filho F de P (2008) Briófitas corticícolas de mata ciliar ao longo do Rio Uruguai, antes do alagamento da área pela Barragem de Itá, entre Santa Catarina e Rio Grande do Sul, Brasil. Hoehnea 35:411–418. https://doi.org/10.1590/S2236-89062008000300009

Peralta DF, Bordin J, Valente DV, et al (2020) First record of the family Gigaspermaceae (Bryophyta) in Brazil. Hoehnea 47:e102020. https://doi.org/10.1590/2236-8906-10/2020

Pharo EJ, Beattie AJ (2002) The association between substrate variability and bryophyte and lichen diversity in Eastern Australian Forests. The Bryologist 105:11–26. https://doi.org/10.1639/0007-2745(2002)105%255B0011:TABSVA%255D2.0.CO;2

Proctor MCF, Oliver MJ, Wood AJ, et al (2007) Desiccation-tolerance in bryophytes: a review. The Bryologist 110:595–621. https://doi.org/10.1639/0007-2745(2007)110%255B595:DIBAR%255D2.0.CO;2

Rezende CL, Scarano FR, Assad ED, et al (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

Riffo-Donoso V, Osorio F, Fontúrbel FE (2021) Habitat disturbance alters species richness, composition, and turnover of the bryophyte community in a temperate rainforest. For Ecol Manag 496:119467. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119467

Rocha FS, Waechter JL (2010) Ecological distribution of terrestrial orchids in a south Brazilian Atlantic region. Nord J Bot 28:112–118. https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2009.00500.x

Rodríguez-Quiel EE, Kluge J, Mendieta-Leiva G, Bader MY (2022) Elevational patterns in tropical bryophyte diversity differ among substrates: A case study on Baru volcano, Panama. J Veg Sci 33:e13136. https://doi.org/10.1111/jvs.13136

Santos ND, Costa DPD, Kinoshita LS, Shepherd GJ (2017) Variations in bryophyte communities in a short elevational gradient in Atlantic Forest of Southeastern Brazil. Cryptogam Bryol 38:191–211. https://doi.org/10.7872/cryb/v38.iss2.2017.191

Santos NDD, Costa DPD, Kinoshita LS, Shepherd GJ (2011) Aspectos brioflorísticos e fitogeográficos de duas formações costeiras de Floresta Atlântica da Serra do Mar, Ubatuba/SP, Brasil. Biota Neotropica 11:425–438. https://doi.org/10.1590/S1676-06032011000200040

Santos-Junior R, Müller SC, Waechter JL (2018) Diversity and floristic differentiation of South Brazilian Coastal Clain Atlantic Forests based on herb layer life-forms. Flora 249:164–171. https://doi.org/10.1016/j.flora.2018.11.007

Santos-Junior R, Silva JG, Martins R (2015) Estrutura da comunidade arbórea em uma floresta paludosa de restinga na planície costeira do sul do Brasil. Rev Bras Biociências 13:55–63

Scarano FR (2002) Structure, Function and Floristic Relationships of Plant Communities in Stressful Habitats Marginal to the Brazilian Atlantic Rainforest. Ann Bot 90:517–524. https://doi.org/10.1093/aob/mcf189

Scherer A, Maraschin-Silva F, Baptista LR de M (2009) Estrutura do componente arbóreo em remanescentes florestais nas restingas sul brasileiras. Rev Bras Biociências 7:354–363

Sehnem A (1953) Bryologia riograndensis. I. Elementos austral-antárticos da flora briológica do Rio Grande do Sul. Anais Botânicos do Herbário Barbosa Rodrigues 5:95-106.

Sehnem A (1969) Musgos Sul-Brasileiros. I. Pesq Botânica 27:1-36.

Sehnem A (1970) Musgos Sul-brasileiros II. Pesq Botânica 28:1-106.

Sehnem A (1972) Musgos Sul-Brasileiros III. Pesq Botânica 29:1-70.

Sehnem A (1976) Musgos Sul-Brasileiros IV. Pesq Botânica 30:1-79.

Sehnem A (1978) Musgos Sul-Brasileiros V. Pesq Botânica 32:1-170.

Sehnem A (1979) Musgos Sul-Brasileiros VI. Pesq Botânica 33:1-149.

Sehnem A 91980) Musgos Sul-Brasileiros VII. Pesq Botânica 34:1-121.

Shen T, Corlett RT, Collart F, et al (2022) Microclimatic variation in tropical canopies: A glimpse into the processes of community assembly in epiphytic bryophyte communities. J Ecol 110:3023–3038. https://doi.org/10.1111/1365-2745.14011

Silva MPP, Zickel CS, Pôrto KC (2016) Bryophyte communities of restingas in Northeastern Brazil and their similarity to those of other restingas in the country. Acta Bot Bras 30:455–461. https://doi.org/10.1590/0102-33062016abb0130

Silva Filho PJS, Silva CC, Franco FP, et al (2013) Levantamento florístico de um fragmento de Floresta Ombrófila Densa no Litoral Norte do Rio Grande do Sul, Brasil. Revista Brasileira de Biociências 11:163–183

Slate ML, Antoninka A, Bailey L, et al (2024) Impact of changing climate on bryophyte contributions to terrestrial water, carbon, and nitrogen cycles. New Phytol 242:2411–2429. https://doi.org/10.1111/nph.19772

Souza da Silva AT, Kramer JMF, Zwiener VP (2025) Diversity patterns and knowledge gaps of Atlantic Forest epiphyllous bryophytes: a highly neglected group. Ann Bot 135:1047–1058. https://doi.org/10.1093/aob/mcaf007

Spitale D (2016) The interaction between elevational gradient and substratum reveals how bryophytes respond to the climate. J Veg Sci 27:844–853. https://doi.org/10.1111/jvs.12403

Spitale D (2017) Forest and substrate type drive bryophyte distribution in the Alps. J Bryol 39:128–140. https://doi.org/10.1080/03736687.2016.1274090

Stein A, Kreft H (2015) Terminology and quantification of environmental heterogeneity in species-richness research. Biol Rev 90:815–836. https://doi.org/10.1111/brv.12135

Stotler RE, Crandall-Stotler B (2005) A Revised Classification of the Anthocerotophyta and a Checklist of the Hornworts of North America, North of Mexico. The Bryologist 108:16–26. https://doi.org/10.1639/0007-2745(2005)108%255B16:ARCOTA%255D2.0.CO;2

Tang Q, Liu Y, Lou Y, et al (2025) Bryophyte diversity, distribution pattern and their environmental drivers in the forest along the vertical gradient of a mature tiankeng, China. Glob Ecol Conserv 62:e03821. https://doi.org/10.1016/j.gecco.2025.e03821

Thompson PL, Guzman LM, De Meester L, et al (2020) A process-based metacommunity framework linking local and regional scale community ecology. Ecol Lett 23:1314–1329. https://doi.org/10.1111/ele.13568

Vanderpoorten A, Patiño J, Désamoré A, et al (2019) To what extent are bryophytes efficient dispersers? J Ecol 107:2149–2154. https://doi.org/10.1111/1365-2745.13161

Vellend M (2010) Conceptual synthesis in community ecology. Q Rev Biol 85:183–206. https://doi.org/10.1086/652373

Vianna EC (1970) Marchantiales e Anthocerotales coletadas no Rio Grande do Sul. Iheringia Sér Bot 14:45–54

Vianna EC (1971) Considerações sobre algumas hepáticas de Gramado, Rio Grande do Sul, Brasil. Iheringia Sér Bot 15:3–17

Vianna EC (1985) Flora Ilustrada do Rio Grande do Sul. 15. Marchantiales. Bol Inst Biociências 38:1–213

Waechter JL (1985) Aspectos ecológicos da vegetação da restinga no Rio Grande do Sul, Brasil. Comun Mus Ciênc PUCRS 33:49–68

Wang Z, Liu X, Feng D, et al (2025) Missing biomass stock: a systematic investigation of understory bryophytes across 413 subtropical forests. Carbon Res 4:55. https://doi.org/10.1007/s44246-025-00224-6

Weber DA, Bordin J, Prado JF (2015) Briófitas da Restinga de Imbé, Rio Grande do Sul, Brasil. Pesq Botânica 81–99

Weiher E, Freund D, Bunton T, et al (2011) Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory. Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci 366:2403–13. https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0056

Weiher E, Keddy P (2004) Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats. Cambridge University Press

Whittaker RH (1960) Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. Ecol Monogr 30:279–338. https://doi.org/10.2307/1943563

Whittaker RH (1977) Evolution of species diversity in land communities. Evol Biol 10:1–67

Yano O, Bordin J (2015) Briófitas da restinga de Tapes, Rio Grande do Sul, Brasil. Pesqui Botânica 68:177–209

CAPÍTULO I

Manuscrito a ser submetido a (periódico não definido)

Tipo de artigo: Artigo Original

O que micro-hábitats de florestas contrastantes revelam sobre a amplitude de nicho de briófitas?

Talita da Silva Dewes [1*]0000-0001-6784-0213, Juçara Bordin [2]0000-0002-6964-7334, Jorge Luiz Waechter [1] 0000-0002-5210-2389

[1] Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil.

[2] Universidade Estadual do Rio Grande do Sul, Osório, Brasil.

[*] Autor correspondente: talitadewes@gmail.com

Agradecimentos: Este estudo é parte da tese de doutorado da primeira autora, realizado no Programa de Pós-Graduação em Botânica da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Brasil. Os autores agradecem ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela concessão de uma bolsa à primeira autora; à equipe do Laboratório de Biologia de Briófitas da Universidade Estadual do Rio Grande do Sul pelo apoio durante as viagens de campo; e ao Dr. Denilson Fernandes Peralta pela confirmação da identificação de algumas espécies.

Abstract

Bryophytes are key components of forest microhabitats worldwide, contributing to nutrient cycling, water regulation, and habitat provision. Understanding their distribution across contrasting environments and substrates is essential to promote effective conservation strategies. We evaluated the taxonomic similarity between bryophyte communities of two contrasting forest types, identified indicator species, and assessed niche breadth across substrates. We sampled eighteen 10 x 10 m plots across two forest types and collected bryophytes from 20 × 20 cm subplots on seven substrates: decomposing log, exposed root, leaf, rock, soil, tree base, and tree trunk. A total of 169 species were recorded, 96 liverworts (Marchantiophyta) and 73 mosses (Bryophyta), distributed across 38 families and 83 genera. Swamp Forest harbored higher richness (137 spp.) compared to Hill Forest (101 spp.), with less than half of the species shared between forests. Indicator species analysis revealed 39 species significantly associated with one of the forest types, the majority linked to Swamp Forest. Among substrates, tree trunks and tree bases supported the greatest richness, and hosted about 20 exclusive species each. Niche breadth values revealed a predominance of specialists (67%) restricted to one or few substrates, though generalists such as *Lejeunea glaucescens* and *Sematophyllum beyrichii* were broadly distributed across microhabitats. These findings demonstrate that contrasting forests and their microhabitats host distinct yet complementary bryophyte assemblages, highlighting the importance of conserving habitat heterogeneity to maintain bryophyte diversity and resilience.

Key words: Atlantic Forest, community assembly, environmental gradient, indicator species.

Introdução

As briófitas são um dos grupos de organismos fotossintetizantes que colonizam diversos micro-hábitats florestais, contribuindo em diferentes proporções para a fisionomia de florestas do mundo inteiro (Slate *et al.* 2024; Glime 2024). Embora apresentem em geral biomassa reduzida em florestas tropicais e subtropicais (Wang *et al.* 2025), essas plantas são importantes na estruturação de micro-hábitats, desempenhando várias funções ecológicas, como retenção de água, controle de erosão, regulação da temperatura, interações com fungos micorrízicos, efeitos sobre a germinação de sementes e sobrevivência de mudas, além de fornecer ambientes para outros organismos (Slate *et al.* 2024; Glime 2024). Os fatores abióticos como luz, umidade e substrato, influenciam tanto a riqueza quanto a composição de espécies (Hespanhol *et al.* 2011; Batista & Santos 2016; Chen *et al.* 2017; Dai *et al.* 2025). Além desses, fatores meso e macroclimáticos, como a estrutura da vegetação e topografia, também podem atuar na estrutura da comunidade de briófitas (Santos *et al.* 2017; Batista *et al.* 2021; Man *et al.* 2022; Martins *et al.* 2024).

Variações na riqueza e na composição de comunidades de briófitas entre formações florestais e substratos são amplamente reconhecidas em diversos contextos e escalas de comparação, refletindo mudanças ambientais e estruturais (Cornelissen & Gradstein 1990; Tng *et al.* 2009; Santos *et al.* 2011, 2017; Valente *et al.* 2017; Costa *et al.* 2020). Formações mais complexas, como a Floresta Ombrófila Densa, apresentam maior riqueza total e de espécies exclusivas, possivelmente devido à heterogeneidade ambiental e à maior disponibilidade de micro-hábitats (Costa & Lima 2005; Santos *et al.* 2011; Sousa-Pereira *et al.* 2024). Em contraste, florestas pioneiras com estrutura mais simples, que ocorrem sobre solos pouco desenvolvidos, como restingas ou alagáveis, como várzeas, apresentam menor riqueza, embora mantenham espécies exclusivas adaptadas a estas condições mais estressantes (Silva *et al.* 2016; Sousa-Pereira *et al.* 2024). A composição taxonômica mostra uma alta substituição de espécies, que se manifesta em elevados índices de diversidade beta e baixa similaridade entre diferentes formações e substratos (Costa *et al.* 2020; Batista *et al.* 2021).

Diversos estudos relatam elevada especificidade de briófitas em relação ao substrato em diferentes tipos de florestas (Visnadi 2009, 2010; Valente *et al.* 2017; Costa *et al.* 2020; Sousa-Pereira *et al.* 2024). Essa relação é apontada como ponto central da ecologia de briófitas, resultando da interação entre a vida útil da superfície e a estratégia de vida da espécie, bem como entre as propriedades químicas e a capacidade de retenção de água do substrato e o estabelecimento de esporos e a permanência de gametófitos adultos (Goffinet & Shaw 2009). Quantificar a distribuição de espécies em diferentes hábitats e micro-hábitats

florestais possibilita entender a amplitude de nicho dessas espécies (Cáceres & Legendre 2009; Cáceres *et al*. 2010, 2011). Assim como identificar espécies com potencial de diagnosticar condições bióticas ou abióticas do ambiente, de revelar evidências do impacto das mudanças ambientais, ou de indicar a diversidade de outras espécies, taxas ou comunidades dentro de uma área (Frego 2007; Silva & Pôrto 2013; Batista *et al.* 2024).

A Floresta Atlântica do sul do Brasil é especialmente interessante, pois abrange diferentes formações florestais e ecossistemas campestres, compondo um mosaico ambiental altamente heterogêneo (Müller *et al.* 2024). A porção mais costeira desse mosaico apresenta formações florestais condicionadas principalmente pelas características edáficas, entre elas estão as Florestas Paludosas ou Turfosas e Florestas Rupestres, exibindo condições de drenagem contrastantes (Waechter 1985; Scherer *et al.* 2009; Mancino *et al*. 2015). Diante desse contexto, o presente estudo teve como objetivo avaliar a distribuição de briófitas nos micro-hábitats desses dois tipos de florestas, respondendo às seguintes perguntas: (i) Qual a similaridade taxonômica entre as comunidades de briófitas dessas formações florestais? (ii) Quais espécies estão mais fortemente associadas a cada formação florestal? (iii) Como varia a amplitude de nicho das espécies em relação aos micro-hábitats florestais? Entender as condições ecológicas que as espécies podem tolerar em diferentes escalas é essencial para avaliar a vulnerabilidade de comunidades em relação às mudanças climáticas, e desenvolver estratégias eficazes de manejo e restauração dos micro-hábitats florestais (Cleavitt 2005; Hespanhol *et al.* 2022).

Material e Métodos

Área de estudo

A área de estudo está localizada no nordeste do Rio Grande do Sul, onde se localiza o limite sul da Floresta Atlântica na costa brasileira (Waechter 1985). Essa região é constituída predominantemente por depósitos sedimentares que apresentam diferentes tipos de solos, como Gleissolos, Neossolos e Organossolos (IBGE 2021). O clima regional é subtropical úmido (tipo Cfa segundo a classificação de Köppen), com forte influência do Oceano Atlântico e das escarpas interiores do Planalto Sul-Brasileiro, apresentando temperatura média anual em torno de 19 ºC e precipitação aproximada de 1900 mm (Alvares *et al.* 2013, Rio Grande do Sul 2021). Conhecida coletivamente como Restinga, a vegetação que ocorre nesta região varia de campos de dunas a formações arbustivas e florestais, que em geral apresentam menor riqueza de espécies e uma grande influência florística da Floresta Atlântica *stricto sensu* (Waechter 1985; Marques *et al.* 2015). As variações florísticas e fisionômicas são

condicionadas pelas condições edáficas e a disponibilidade de água, salinidade e nutrientes (Scarano 2009; Marques *et al.* 2015; Neves *et al.* 2017). A combinação desses fatores promove um mosaico ambiental que abrange desde Florestas Arenosas (*Dune Forests*) em solos minerais quartzosos bem drenados até Florestas Paludosas (*Swamp Forests*) em planícies com solos orgânicos mal drenados, também conhecidas como Florestas Turfosas ou *Peat Forests* (Waechter 1985; Rocha & Waechter 2010; Santos-Junior *et al.* 2018). Essas florestas compartilham alguns elementos florísticos, como a alta riqueza de espécies da família Myrtaceae, mas diferem em termos de riqueza total de espécies e de altura do estrato arbóreo, sendo ambas características sutilmente maiores nas Florestas Paludosas (Waechter 1985; Scherer *et al.* 2009; Mancino *et al.* 2015; Santos-Junior *et al.* 2015). Em relação ao estrato herbáceo, as Florestas Paludosas apresentam menor riqueza de espécies e baixa similaridade florística em comparação às Florestas Arenosas (Santos-Junior *et al.* 2018). Além das formações típicas de áreas sedimentares, Florestas Rupestres (*Hill Forests*) ocorrem sobre morros basálticos, com menos de 60 m de altitude e com solos rasos, dispersos na planície (Waechter 1985; Duarte & Bencke 2006; Buchmann *et al.* 2009). Como consequência, as florestas apresentam altura relativamente baixa (menos de 10 m) e influência florística da Restinga e da Floresta Atlântica *stricto sensu* (Duarte & Bencke 2006; Silva Filho *et al*. 2013).

Desenho Amostral

Para este estudo foram selecionadas duas florestas contrastantes que ocorrem na região costeira, aqui designadas como Floresta Rupestre (HF) e Floresta Paludosa (SF), diferenciadas principalmente pelo relevo e pelo tipo de solo, sobretudo pelas condições de drenagem (Fig. 1). Em cada área, uma grade foi sobreposta aos limites da área mapeada (shapefile), com linhas espaçadas por 50 m no mínimo. Três pontos de interseção foram sorteados para a localização das parcelas. No total, foram amostradas dezoito parcelas de 10 × 10 m em três áreas de cada tipo florestal (HF e SF), entre setembro de 2022 e abril de 2025.

As briófitas foram coletadas em subparcelas de 20 × 20 cm alocadas em sete tipos de micro-hábitats: tronco em decomposição, raiz exposta, folha, rocha, solo, base de árvore (até 0,3 m de altura) e tronco de árvore (a 1,5 m de altura). Todas as árvores com diâmetro à altura do peito (DAP) ≥ 15 cm foram incluídas. Para os demais micro-hábitats não foram estabelecidos critérios de inclusão nem restrição, sendo amostradas todas as subparcelas existentes. No total, foram amostradas 561 subparcelas.

As subparcelas de um mesmo tipo de substrato foram agrupadas por parcela em uma unidade amostral para reduzir a dispersão de dados. Eventualmente, alguns tipos de substrato estavam ausentes ou não apresentavam colonização por briófitas na parcela. Esse procedimento resultou em um total de 83 unidades amostrais, cada uma representando um tipo de micro-hábitat específico dentro de uma parcela. A abundância foi definida como a soma de todas as ocorrências das espécies nas subparcelas de uma dada unidade amostral.

Identificação e classificação taxonômica

A identificação das espécies foi baseada em atributos morfológicos observados em estereomicroscópio e microscópio óptico, literatura especializada como Gradstein *et al*. (2001), Gradstein & Costa (2003) e Costa & Pôrto (2022), além de exame de material de herbário e consultas a especialistas. A classificação taxonômica das espécies segue Crandall-Stotler *et al.* (2009) para Marchantiophyta e Goffinet *et al.* (2009) para Bryophyta, com modificações aplicadas à família Sematophyllaceae conforme Carvalho-Silva *et al.* (2017). Os exemplares coletados serão posteriormente incorporados ao Herbário ICN da Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

Análise de dados

Os dados de abundância de espécies foram compilados em uma matriz geral da comunidade (83 unidades amostrais), contendo também a identificação do tipo florestal (HF e SF), das áreas de estudo (1, 2, 3), das parcelas (A, B e C) e dos substratos, para posterior manejo de dados conforme o objetivo da análise. A cobertura amostral foi calculada separadamente por tipo de substrato para cada tipo florestal em nível de unidade amostral, e de forma geral por tipo florestal em nível de parcela, utilizando a função ‘iNEXT’ do pacote iNEXT (Hsieh & Chao 2024). Para evitar o viés da diferença na amostragem dos substratos, a riqueza de espécies (ordem q = 0) foi estimada com a função ‘estimateD’ do pacote iNEXT, padronizando a cobertura amostral em 90% e efetuando 50 reamostragens (Chao & Jost 2012).

Para explorar semelhanças taxonômicas entre parcelas, a análise de agrupamento (CA) foi realizada utilizando a função ‘hclust’ com o método de agrupamento de pares não ponderados e médias aritméticas (UPGMA) e Índice de Bray-Curtis. Para avaliar a similaridade taxonômica entre as amostras, foi realizada uma ordenação não-métrica por escalonamento multidimensional (NMDS), usando o Índice de Bray-Curtis e a função ‘metaMDS’ do pacote vegan (Oksanen *et al.* 2024). Ambas as análises foram baseadas numa

matriz de abundância de espécies, padronizada pelo método de Hellinger através da função ‘decostand’ do pacote vegan.

Para identificar a associação entre espécies e formações florestais, foi utilizado o valor indicativo generalizado (IndVal.g) obtido por meio da função ‘multipatt’ do pacote indicspecies (Cáceres & Legendre 2009). A análise foi conduzida restringindo as associações com grupos únicos (duleg = TRUE). A significância estatística foi testada por meio de 999 permutações e apenas as associações com $p \leq 0.05$ foram consideradas. Para identificar a amplitude de nicho ecológico das espécies em relação aos micro-hábitats, utilizamos a função ‘nichevar’ do pacote indicspecies (Cáceres *et al.* 2011), considerando que todos os substratos são igualmente diferentes entre si, mas com disponibilidade diferente (proporcionais ao número de subparcelas).

Para avaliar a dissimilaridade das espécies com maior amplitude de nicho (NB > 0,25) em relação à sua ocorrência nos substratos, foi realizada uma ordenação não-métrica por escalonamento multidimensional (NMDS) com o Índice de Bray-Curtis, usando a função ‘metaMDS’ do pacote vegan (Oksanen *et al.* 2024). A ordenação foi baseada numa matriz de abundância de espécies por substrato, padronizada pelo método de Hellinger através da função ‘decostand’ do pacote vegan. Todas as análises e testes estatísticos foram realizados com o software R (R Core Team 2024).

Resultados

Foram analisados 2565 espécimes, resultando na identificação de 169 espécies, pertencentes a Marchantiophyta (96) e Bryophyta (73), distribuídas em 38 famílias e 83 gêneros (Tab. S1). Destaca-se o registro de 30 novas ocorrências para o estado do Rio Grande do Sul. A família Lejeuneaceae apresentou riqueza de espécies expressivamente alta (56) em relação às outras, como Fissidentaceae (10), Metzgeriaceae (9) e Frullaniaceae (8).

A riqueza de espécies foi maior na Floresta Paludosa (137) do que na Floresta Rupestre (101), sendo a riqueza média por parcela de 53 e 31 espécies, respectivamente. A cobertura amostral foi alta e muito semelhante em ambas florestas (HF = 97 %; SF = 98 %). Menos da metade das espécies (40,5 % do total) foi compartilhada entre as formações, enquanto 40,5 % ocorreram exclusivamente na Floresta Paludosa e 19,0 % exclusivamente na Floresta Rupestre. A análise de agrupamento revelou uma dissimilaridade média a alta entre a composição taxonômica das parcelas (Correlação Cofenética = 0.81). As parcelas de Floresta Paludosa apresentaram menor dissimilaridade entre si, formando um grande grupo, exceto pela separação de uma parcela (S1C). As parcelas de Floresta Rupestre apresentaram maior

dissimilaridade entre si, formando mais de um grupo, sendo um deles mais próximo à Floresta Paludosa do que às demais parcelas da Floresta Rupestre (Fig. 2).

Foram identificadas 39 espécies com associação significativa a uma das formações florestais (Tab. 1). A maioria das espécies (36) apresentou preferência pela Floresta Paludosa, enquanto apenas três foram associadas à Floresta Rupestre. O IndVal.g variou entre 0,31 e 0,72, refletindo predominantemente o componente de especificidade (A > 0,68) e, em geral, baixa fidelidade (B < 0,48). Algumas das espécies com maior IndVal.g para Floresta Paludosa, também foram registradas na Floresta Rupestre, mas com menor abundância. Por exemplo, a maior parte das ocorrências de *Neckeropsis undulata* (90 %), *Plagiochila raddiana* (95 %) e *Syrrhopodon parasiticus* (80 %) foram em troncos de árvores e bases de árvores da Floresta Paludosa, e *Cryptolophocolea martiana* subsp. *martiana* (75 %) e *Telaranea nematodes* (90%) foram predominantemente registradas em tronco em decomposição e solo dessa mesma formação.

De forma geral, os substratos com a maior riqueza observada de espécies foram troncos de árvores (80) e bases de árvores (71). Algumas espécies ocorreram exclusivamente em um tipo de substrato, principalmente em troncos de árvores (19) e bases de árvores (17). Cerca de 30% das espécies ocorreram apenas em dois substratos, sendo mais frequentes as combinações base + tronco (34) e base + rocha (5). As demais (38%) ocorreram em três ou mais substratos (Fig. 3).

Em ambas as florestas, troncos de árvores e bases de árvores foram consistentemente os mais ricos e também os únicos substratos presentes em todas as parcelas. Os demais substratos estavam ausentes ou não colonizados em algumas parcelas, com destaque para a ausência total de rochas na Floresta Paludosa (Tab. S2). A cobertura amostral dos substratos variou entre e dentro das florestas, com intervalos de confiança corroborando os resultados da riqueza estimada. Exceto para raízes expostas e folhas em ambas as florestas, e tronco em decomposição na Floresta Rupestre, devido ao baixo número de amostras (Tab. S3). A ordenação da composição de espécies entre amostras apresentou bom ajuste (stress = 0,16), evidenciando o gradiente de micro-hábitats não-epifíticos a epifíticos no eixo 1. Ao longo do eixo 2, as amostras de cada formação florestal apresentaram uma separação sutil com baixa coesão. A maioria das amostras concentrou-se no centro da ordenação, salientando a similaridade taxonômica entre diferentes substratos independente da formação vegetal (Fig. 4).

A amplitude de nicho (NB) em relação aos micro-hábitats variou entre 0 para espécies restritas a um tipo de substrato a 0,41 (Fig. 5). De forma geral, predominaram as espécies com

amplitude de nicho intermediária (NB = 0,1 a 0,25), seguidas por generalistas (NB > 0,25). Entre as generalistas mais amplas destacaram-se as espécies *Cololejeunea jamesii*, *Lejeunea flava* e *Lejeunea glaucescens*, que foram registradas em todos os substratos. Além de *Sematophyllum beyrichii*, *Brittonodoxa subpinnata* e *Helicodontium capillare*, espécies amplamente distribuídas nos micro-hábitats estudados (Tab. S1). A ordenação das espécies generalistas com base na sua ocorrência nos substratos apresentou bom ajuste (stress = 0,13), evidenciando as espécies com maior amplitude de nicho e maiores valores de abundância no centro da ordenação (Fig. 6). A quantidade de espécies com amplitude de nicho intermediária foi equivalente nas duas florestas (37 %), já a proporção de espécies generalistas (HF = 44 %, SF = 38 %) e exclusivas de um substrato (HF = 20 %, SF = 25 %) diferiu sutilmente.

Discussão

As espécies amostradas representam aproximadamente 20 % das briófitas conhecidas para o Rio Grande do Sul (Bordin & Yano 2010; Aires & Bordin 2024), com acréscimo de 30 espécies para o estado. O registro de novas ocorrências de espécies tem sido recorrente em estudos na região, indicando que a biodiversidade conhecida pode estar significativamente subestimada (Bordin *et al.* 2020a; Peralta *et al.* 2020; Dewes *et al.* 2021a). Esse cenário reforça a importância de ampliar as áreas de coleta, bem como revisitar os locais e materiais de antigas expedições (Bordin *et al.* 2020b; Peralta *et al*. 2020).

Além de aprimorar a avaliação do status de ameaça dos táxons e subsidiar estratégias de conservação, novos registros ampliam o conhecimento sobre a distribuição geográfica das espécies, auxiliando assim na compreensão de padrões de ocorrência. Entre as novas ocorrências, *Fissidens allionii* e *Porella squamulifera*, eram espécies conhecidas apenas para Amazônia (Flora e Funga do Brasil), indicando um hiato no conhecimento de áreas intermediárias ou uma imensa disjunção geográfica. Considerando todas as espécies registradas nesse estudo, 12 % apresentam o padrão disjunto entre Amazônia e Floresta Atlântica (Flora e Funga do Brasil). Essa proporção é maior do que o percentual observado para espécies vasculares em geral (Marques *et al.* 2015).

Outro destaque é a família Lejeuneaceae, responsável por cerca de 60% das novas ocorrências e 58 % da riqueza de hepáticas na área de estudo, refletindo o fato de ser uma das famílias tropicais mais diversas, fortemente associada a hábitats epífitos em microclima úmido e sombreado (Gradstein *et al.* 2001). Nossos resultados indicam que a família mantém elevada diversidade mesmo em latitudes mais altas, diferindo de estudos globais que apontam proporções menores em regiões subtropicais (Konrat *et al.* 2008). Evidências filogenéticas

apontam para a origem neotropical de *Lejeunea*, um dos maiores gêneros da família, e sua posterior dispersão global, impulsionada por conexões continentais e por eventos de diversificação intensificados no Mioceno (Lee *et al.* 2020). Assim, a expressiva riqueza de Lejeuneaceae nas florestas subtropicais costeiras pode ser entendida como resultado da convergência entre fatores locais de habitat e processos macroevolutivos de longa duração.

As demais famílias com alta riqueza de espécies na área de estudo, representadas pelos gêneros *Fissidens*, *Metzgeria* e *Frullania*, são amplamente distribuídas no mundo e apresentam uma notável diversidade no Neotrópico (Gradstein *et al.* 2001). No caso de *Fissidens*, a maioria das espécies exibe grande variação morfológica e ocorrem em diferentes ambientes e substratos, destacando sua plasticidade ecológica e importante papel como colonizador pioneiro em solos úmidos e rochas (Bordin & Yano 2013). As espécies de *Metzgeria*, hepáticas talosas simples, são encontradas preferencialmente em troncos vivos e concentram-se na Floresta Atlântica do sudeste e sul do país, geralmente associadas a microclima úmido e ambientes bem preservados (Costa 2008). Por sua vez, a elevada riqueza de *Frullania* está alinhada aos resultados de Lima *et al.* (2025), que identificaram as maiores concentrações de espécies e endemismos desse gênero na costa brasileira, sobreposta à Floresta Atlântica.

Em contraste com os resultados anteriormente reportados para a mesma região (Dewes *et al.* 2021b), a Floresta Paludosa apresentou maior riqueza de briófitas do que a Floresta Rupestre. Esse resultado diverge do observado para plantas vasculares herbáceas, no qual Florestas Paludosas geralmente apresentam menor riqueza que florestas com solos bem drenados (Santos-Junior *et al.* 2018). No caso de samambaias epífitas, a riqueza é similar entre esses tipos de florestas (Machado *et al.* 2016). Já a riqueza de espécies arbóreas é maior nas Florestas Paludosas e tende a aumentar com a proximidade de Florestas Ombrófilas Densas e com a redução da saturação hídrica do solo (Mancino *et al.* 2015; Santos-Junior *et al.* 2015).

A riqueza encontrada na Floresta Paludosa deste estudo também superou aquela reportada para formações similares no estado de São Paulo (Peralta & Yano 2005; Visnadi 2009). Por outro lado, as florestas paulistas costeiras não inundáveis apresentam uma riqueza de briófitas superior à registrada para a Floresta Rupestre (Visnadi 2010; Santos *et al.* 2011). Variações na riqueza de espécies e na similaridade florística de briófitas também foram verificadas entre diferentes formações vegetais costeiras do nordeste e sudeste do Brasil (Santos *et al.* 2011; Silva *et al.* 2016). Contudo, tais diferenças devem ser analisadas levando em consideração as variações metodológicas entre estudos, como o esforço amostral, além das

condições ambientais e estrutura florestal, fatores que influenciam a riqueza e composição de espécies (Amorim *et al.* 2017; Santos *et al.* 2017; Batista *et al.* 2021).

Além da riqueza, a composição florística diferiu amplamente entre as florestas estudadas, com um conjunto expressivo de espécies exclusivas em cada ambiente. O alto número de espécies exclusivas também foi reportado para a Floresta Amazônica de Terra Firme, Floresta de Várzea e Floresta Ribeirinha (Sousa-Pereira *et al.* 2024). A análise da composição taxonômica dentro de cada formação, indica maior coesão na Floresta Paludosa, enquanto a Floresta Rupestre mostrou composição mais heterogênea, com algumas parcelas que se aproximam mais da Floresta Paludosa do que entre si. Padrões parecidos de baixa similaridade florística foram identificados em várias florestas tropicais brasileiras, nos quais a similaridade entre as comunidades é reduzida, mesmo em áreas próximas e da mesma formação florestal (Costa & Lima 2005; Santos *et al.* 2011; Batista & Santos 2016; Valente *et al.* 2017; Costa *et al.* 2020).

Nossos resultados apontam um número expressivo de espécies fortemente associadas à Floresta Paludosa, mas com contribuições desequilibradas entre os componentes A e B, configurando indicadores assimétricos (Dufrêne & Legendre 1997). Isso significa que, apesar dessas espécies apresentarem forte preferência por esse tipo de floresta, elas não estão amplamente distribuídas em todos os micro-hábitats (Cáceres & Legendre 2009). A alta abundância de espécies como *Neckeropsis undulata*, *Plagiochila raddiana*, *Syrrhopodon parasiticus*, *Cryptolophocolea martiana* subsp. *martiana* e *Telaranea nematodes*, pode refletir condições ambientais mais adequadas de crescimento. Além de serem abundantes em determinados micro-hábitats na Floresta Paludosa, elas são amplamente distribuídas no Brasil e apresentam características morfológicas que possibilitam a identificação em campo (Flora e Funga do Brasil). Conforme sumarizado por Frego (2007), essas características atendem aos critérios práticos para seleção de indicadores, que podem ser usados como bioindicadores ou biomonitores de condições microclimáticas de florestas.

A comparação entre substratos mostrou que troncos e bases de árvores concentraram a maior riqueza, ao passo que substratos como rochas, solos, folhas e raízes expostas, embora menos ricos, contribuíram com espécies exclusivas, ampliando a diversidade total da comunidade. Esse padrão de expressiva riqueza de briófitas epífitas está de acordo com os resultados reportados em diferentes florestas tropicais (Peralta & Yano 2005; Visnadi 2009, 2010; Sousa-Pereira *et al*. 2024). Substratos não epifíticos como rochas e solos normalmente apresentam maior riqueza em florestas de altitude (Cornelissen & Gradstein 1990; Santos *et al.* 2017). Frahm (2003) observa que os micro-hábitats de rocha são escassos em baixas

altitudes tropicais devido aos solos profundos e ao desgaste químico acelerado. Da mesma forma, os micro-hábitats de solo geralmente são limitados em florestas com espessa camada de serapilheira (Gradstein *et al.* 2001; Frahm 2003).

A Floresta Rupestre apresentou espécies exclusivas que foram predominantemente encontradas em rochas, como *Lejeunea setiloba*, *Fissidens elegans*, *Racopilum tomentosum*, e *Thamnobryum fasciculatum*. Apesar de ocorrerem em outros substratos, como troncos (Flora e Funga do Brasil), não foram encontradas na Floresta Paludosa. Por outro lado, a Floresta Paludosa apresentou espécies exclusivamente associadas a solos permanentemente úmidos, como *Sphagnum cuspidatum*, *Sphagnum squarrosum* e *Symphyogyna brasiliensis*, o que era esperado, visto que são plantas típicas desse tipo de ambiente (Gradstein *et al.* 2001). Porém, muitas outras espécies registradas em tronco de árvores vivas e troncos em decomposição também foram encontradas exclusivamente nesse tipo de floresta. A variação na distribuição e abundância das espécies verificadas no nosso estudo, pode decorrer de limitações em relação ao nicho das espécies, bem como de aspectos relacionados à dispersão (Goffinet & Shaw 2009; Patiño & Vanderpoorten 2018).

A avaliação da amplitude de nicho em relação aos micro-hábitats indica que a maioria das espécies está associada a um ou poucos substratos, podendo ser consideradas como especialistas (Cáceres *et al.* 2011). Esses resultados estão alinhados à alta especificidade de substrato descrita para florestas tropicais (Visnadi 2009, 2010; Valente *et al.* 2017; Costa *et al.* 2020; Sousa-Pereira *et al.* 2024). No entanto, esse resultado deve ser interpretado com cautela, pois essa condição pode estar associada à baixa abundância e não necessariamente à especialização ecológica. Além disso, o mesmo tipo de substrato pode apresentar variações, filtrando diferentes espécies de acordo com as condições locais de exposição à luz e umidade (Pharo & Beattie 2002; Hespanhol *et al.* 2011). Por exemplo, neste estudo, *Cheilolejeunea trifaria* foi registrada em troncos na Floresta Paludosa, *Frullania brasiliensis* foi encontrada em troncos das duas florestas e também em troncos em decomposição. Essas mesmas espécies foram fortemente associadas à zona central de copa em floresta secundária da Colômbia e não foram registradas nas outras zonas de árvores (Lombo Sanchez *et al*. 2023).

As espécies generalistas também podem apresentar variações de acordo com as condições locais. Por exemplo, *Lejeunea glaucescens* apresentou uma grande amplitude de nicho nos nossos resultados, com maior abundância em base de troncos. Essa espécie também foi encontrada em diversos substratos em formações florestais amazônicas, mas predominantemente em troncos em decomposição (Sousa-Pereira *et al.* 2024). Espécies que foram fortemente associadas a uma determinada zona de árvore em floresta secundária da

Colômbia, como *Brittonodoxa subpinnata* e *Telaranea nematodes* (Lombo Sanchez *et al*. 2023), apresentaram uma grande amplitude de nicho na nossa área de estudo. Em uma análise das briófitas epífitas ao longo de gradiente vertical e horizontal de remanescentes de Floresta Atlântica no nordeste brasileiro, *B. subpinnata* apresentou alta frequência e foi considerada generalista em termos de guildas de tolerância ao sol (Silva & Pôrto 2013). Essa mesma espécie apresentou forte associação aos locais com menor grau de perturbação antrópica em Brejos de Altitude (Batista *et al.* 2024).

Embora uma grande quantidade de espécies tenham sido amplamente distribuídas em nosso estudo, a maioria apresentou amplitude de nicho restrita a intermediária em relação ao micro-hábitat. Isso ocorre mesmo diante das características marcantes da Floresta Paludosa em relação à umidade do solo, composição e estrutura da flora vascular (Mancino *et al*. 2015; Santos-Junior *et al.* 2018), contrariando a hipótese de que a especificidade de espécies por substrato pode ser atenuada com maior disponibilidade hídrica (Tng *et al*. 2009). A ausência de dados sobre o potencial genético, as faixas de tolerância ecológica, as habilidades de competição e dispersão, e as taxas de reprodução e sobrevivência para a maioria das espécies dificulta o entendimento da raridade local, padrão amplamente reportado (Cleavitt 2005; Frego 2007).

Conclusão

Nossos resultados demonstram que os ambientes contrastantes têm papel central na manutenção da riqueza e diversidade de briófitas em diferentes florestas. A elevada proporção de espécies exclusivas em cada tipo de floresta, incluindo espécies com forte associação a um determinado hábitat, aliado à predominância de espécies com amplitude de nicho restrita a intermediária em relação ao micro-hábitat, reforça a importância da heterogeneidade ambiental como fator estruturador para comunidades de briófitas. Esses resultados apontam para a necessidade de estudos futuros avaliarem as características individuais das espécies, especialmente aquelas com potencial bioindicador ou biomonitor. Além de explorarem como os gradientes ambientais modulam a distribuição de espécies de briófitas, estruturando comunidades floristicamente diferentes. A ampliação do conhecimento de padrões de distribuição e de amplitude de nicho de briófitas fornecem subsídios essenciais para estratégias de conservação e manejo de florestas, que podem ser aplicados à diferentes ambientes.

Referências Bibliográficas

Aires ET, Bordin J (2024) Avanços no conhecimento sobre a brioflora do Pampa brasileiro. Hoehnea 51:e762023. https://doi.org/10.1590/2236-8906e762023

Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, et al (2013) Köppen's climate classification map for Brazil. Meteorol Z 711–728. https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507

Amorim ET, Carvalho FA, Santos ND, Luizi-Ponzo AP (2017) Distribution of bryophytes in South-eastern Brazil: an approach on floristic similarity and environmental filtering. Cryptogam Bryol 38:3–17. https://doi.org/10.7872/cryb/v38.iss1.2017.3

Batista WVSM, Pôrto KC, Santos ND dos (2024) Abiotic and anthropic factors predicting bryophyte assemblages in a humid enclave in Chapada do Araripe, Northeastern Brazil. Acta Bot Bras 38:e20240031. https://doi.org/10.1590/1677-941X-ABB-2024-0031

Batista WVSM, Pôrto KC, Santos ND (2021) Niche-based processes structure tropical bryophyte assemblages in phytogeographic domains of Brazil. Flora 282:151875. https://doi.org/10.1016/j.flora.2021.151875

Batista WVSM, Santos ND (2016) Can regional and local filters explain epiphytic bryophyte distributions in the Atlantic Forest of Southeastern Brazil? Acta Bot Bras 30:462–472. https://doi.org/10.1590/0102-33062016abb0179

Bordin J, Dewes T da S, Peralta DF, et al (2020a) New occurrences of bryophytes species in Southern Brazil: bryodiversity still scarcely known. Check List 16:915–926. https://doi.org/10.15560/16.4.915

Bordin J, Valente DV, Peralta DF, Câmara PEAS (2020b) *Sphaerocarpos muccilloi* (Sphaerocarpaceae, Marchantiophyta), a critically endangered species recollected in Rio Grande do Sul, Brazil, and Sphaerocarpos texanus, a new record to Brazil. Rodriguésia 71:e02312018. https://doi.org/10.1590/2175-7860202071004

Bordin J, Yano O (2010) Lista das briófitas (Anthocerotophyta, Bryophyta, Marchantiophyta) do Rio Grande do Sul, Brasil. Pesqui Bot 39–170

Bordin J, Yano O (2013) Fissidentaceae (Bryophyta) do Brasil. Bol Inst Botânica São Paulo 22:1–68

Buchmann F, Caron F, Lopes R, et al (2009) Panorama geológico da planície costeira do Rio Grande do Sul. In: Ribeiro AM, Bauermann SG, Carolina Saldanha Scherer (eds) Quaternário do Rio Grande do Sul: Integrando Conhecimentos. SBP, Porto Alegre, pp 35–56

Cáceres MD, Legendre P (2009) Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. Ecology 90:3566–3574. https://doi.org/10.1890/08-1823.1

Cáceres MD, Legendre P, Moretti M (2010) Improving indicator species analysis by combining groups of sites. Oikos 119:1674–1684. https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18334.x

Cáceres MD, Sol D, Lapiedra O, Legendre P (2011) A framework for estimating niche metrics using the resemblance between qualitative resources. Oikos 120:1341–1350. https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19679.x

Carvalho-Silva M, Stech M, Helena Soares-Silva L, et al (2017) A molecular phylogeny of the Sematophyllaceae s.l. (Hypnales) based on plastid, mitochondrial and nuclear markers, and its taxonomic implications. TAXON 66:811–831. https://doi.org/10.12705/664.2

Chao A, Jost L (2012) Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. Ecology 93:2533–2547. https://doi.org/10.1890/11-1952.1

Chen Y, Niu S, Li P, et al (2017) Stand structure and substrate diversity as two major drivers for bryophyte distribution in a temperate montane ecosystem. Front Plant Sci 8:874. https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00874

Cleavitt NL (2005) Patterns, Hypotheses and Processes in the Biology of Rare Bryophytes. The Bryologist 108:554–566

Cornelissen JHC, Gradstein SR (1990) On the occurrence of bryophytes and macrolichens in different lowland rain forest types at Mabura Hill, Guyana. Bryophyte Divers Evol 3:29–35. https://doi.org/10.11646/bde.3.1.4

Costa DP da (2008) Metzgeriaceae (Hepaticae). Flora Neotropica 102:1–169

Costa DP da, Lima FM (2005) Moss diversity in the tropical rainforests of Rio de Janeiro, southeastern Brazil. Braz J Bot 28:671–685. https://doi.org/10.1590/S0100-84042005000400003

Costa DP, Nadal F, da Rocha TC (2020) The first botanical explorations of bryophyte diversity in the Brazilian Amazon mountains: high species diversity, low endemism, and low similarity. Biodivers Conserv 29:2663–2688. https://doi.org/10.1007/s10531-020-01993-9

Costa DP, Pôrto KC (2022) Guia de Musgos do Brasil, v. 1 e 2, The New York Botanical Garden Press, New York

Crandall-Stotler B, Stotler RE, Long DG (2009) Morphology and classification of the Marchantiophyta. In: Goffinet B, Shaw AJ (eds) Bryophyte Biology, 2nd edn. Cambridge University Press, Cambridge

Dai Z, Zhang H-W, Qian H, et al (2025) Effects of microclimates on species richness of epiphytic and non-epiphytic bryophytes along a subtropical elevational gradient in China. J Biogeogr n/a:e15134. https://doi.org/10.1111/jbi.15134

Dewes TS, Peralta DF, Bordin J (2021a) As 100 primeiras espécies de briófitas, com sete novos registros para o Sul do Brasil identificadas no Parque Estadual de Itapeva, Torres, Estado do Rio Grande do Sul. Hoehnea 48:e1272020. https://doi.org/10.1590/2236-8906-127/2020

Dewes TS, Santos ND, Bordin J (2021b) What does a phytophysiognomic mosaic reveal about mosses and liverworts from the subtropical Atlantic Forest? Acta Bot Bras 35:517–531. https://doi.org/10.1590/0102-33062020abb0425

Duarte MM, Bencke GA (2006) Plano de Manejo do Parque Estadual de Itapeva: Relatório final. Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre

Dufrêne M, Legendre P (1997) Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. Ecol Monogr 67:345–366. https://doi.org/10.1890/0012-9615(1997)067%255B0345:SAAIST%255D2.0.CO;2

Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: < http://floradobrasil.jbrj.gov.br/ >. Acesso em: 8 ago. 2025

Frahm J-P (2003) Manual of Tropical Bryology. Bryophyte Divers Evol 23:1–200. https://doi.org/10.11646/bde.23.1.1

Frego KA (2007) Bryophytes as potential indicators of forest integrity. For Ecol Manag 242:65–75. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.01.030

Glime JM (2024) Roles of bryophytes in forest sustainability — positive or negative? Sustainability 16:2359. https://doi.org/10.3390/su16062359

Goffinet B, Buck WR, Shaw AJ (2009) Morphology, anatomy and classification of the Bryophyta. In: Goffinet B, Buck WR, Shaw AJ (eds) Bryophyte Biology, 2nd edn. Cambridge University Press, Cambridge, pp 55–138

Goffinet B, Shaw AJ (2009) Bryophyte Biology, 2nd edn. Cambridge University Press, Cambridge

Gradstein SR, Churchill SP, Salazar Allen N (2001) Guide to the bryophytes of Tropical America. New York Botanical Garden Press 86:1-579

Gradstein SR, Costa DP (2003) The hepaticae and anthocerotae of Brazil. New York Botanical Garden Press 87:1-318

Hedenäs L (2003) Amblystegiaceae (Musci). Flora Neotropica 89:1–107

Hespanhol H, Cezón K, Muñoz J, et al (2022) How vulnerable are bryophytes to climate change? Developing new *species* and *community vulnerability indices*. Ecol Indic 136:108643. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2022.108643

Hespanhol H, Séneca A, Figueira R, Sérgio C (2011) Microhabitat effects on bryophyte species richness and community distribution on exposed rock outcrops in Portugal. Plant Ecol Divers 4:251–264. https://doi.org/10.1080/17550874.2011.616546

Hsieh TC, Chao KHM and A (2024) iNEXT: Interpolation and Extrapolation for Species Diversity

IBGE (2021) BDiA: banco de dados e informações ambientais. Disponível em: <https://bdiaweb.ibge.gov.br./#/consulta/pedologia>. Acesso em: 2 ago.25

Konrat M, Hagborg A, Söderström L, et al (2008) Early land plants today: global patterns of liverwort diversity, distribution, and floristic knowledge. In: Bryology in the New Millennium. University of Malaya, Kuala Lumpur, pp 425–438

Lee GE, Condamine FL, Bechteler J, et al (2020) An ancient tropical origin, dispersals via land bridges and Miocene diversification explain the subcosmopolitan disjunctions of the liverwort genus Lejeunea. Sci Rep 10:14123. https://doi.org/10.1038/s41598-020-71039-1

Lima E, Anjos LJS, Takashima TTG, Ilkiu-Borges AL (2025) Richness and endemism patterns of *Frullania* Raddi reveal key areas for conservation of liverworts in Brazil. Biodivers Conserv 34:1733–1750. https://doi.org/10.1007/s10531-025-03040-x

Lombo Sanchez J, Contento KYS, Merchan MM, Silva MPP (2023) Community assembly in epiphytic bryophyte communities along the vertical gradient in a Colombian tropical rainforest. The Bryologist 126:473–485. https://doi.org/10.1639/0007-2745-126.4.473

Machado LS, Gonzatti F, Windisch PG (2016) Epiphytic ferns in swamp forest remnants of the coastal plain of Southern Brazil: latitudinal effects on the plant community. Acta Bot Bras 30:644–657. https://doi.org/10.1590/0102-33062016abb0319

Man M, Wild J, Macek M, Kopecký M (2022) Can high-resolution topography and forest canopy structure substitute microclimate measurements? Bryophytes say no. Sci Total Environ 821:153377. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.153377

Mancino LC, Overbeck GE, Baptista LR de M (2015) Structure of the tree stratum of three swamp forest communities in Southern Brazil under different soil conditions. Acta Bot Bras 29:30–39. https://doi.org/10.1590/0102-33062014abb3278

Marques MCM, Silva SM, Liebsch D (2015) Coastal plain forests in Southern and Southeastern Brazil: ecological drivers, floristic patterns and conservation status. Braz J Bot 38:1–18. https://doi.org/10.1007/s40415-015-0132-3

Martins A, Collart F, Sim-Sim M, Patiño J (2024) Ecological drivers of taxonomic, functional, and phylogenetic diversity of bryophytes in an oceanic island. Ecol Evol 14:e70023. https://doi.org/10.1002/ece3.70023

Müller SC, Bergamim RS, Duarte LS, et al (2024) Mechanisms and processes shaping patterns of forest-grassland mosaics in Southern Brazil. In: Overback GE, Pillar VD, Sandra Cristina Müller, Bencke GA (eds) South Brazilian Grasslands. Springer, Cham., pp 417–443

Neves DM, Dexter KG, Pennington RT, et al (2017) Dissecting a biodiversity hotspot: the importance of environmentally marginal habitats in the Atlantic Forest Domain of South America. Divers Distrib 23:898–909. https://doi.org/10.1111/ddi.12581

Oksanen J, Simpson GL, Blanchet FG, et al (2024) vegan: Community ecology package

Patiño J, Vanderpoorten A (2018) Bryophyte Biogeography. Crit Rev Plant Sci 37:175–209. https://doi.org/10.1080/07352689.2018.1482444

Peralta DF, Bordin J, Valente DV, et al (2020) First record of the family Gigaspermaceae (Bryophyta) in Brazil. Hoehnea 47:e102020. https://doi.org/10.1590/2236-8906-10/2020

Peralta DF, Yano O (2005) Briófitas de mata paludosa, município de Zacarias, noroeste do Estado de São Paulo, Brasil. Acta Bot Bras 19:963–977. https://doi.org/10.1590/S0102-33062005000400030

Pharo EJ, Beattie AJ (2002) The association between substrate variability and bryophyte and lichen diversity in Eastern Australian Forests. The Bryologist 105:11–26. https://doi.org/10.1639/0007-2745(2002)105%255B0011:TABSVA%255D2.0.CO;2

R Core Team (2024) R: A Language and environment for statistical computing

Rio Grande do Sul (2021) Atlas Socioeconômico do Rio Grande do Sul, 6th edn. Secretaria de Planejamento, Governança e Gestão, Porto Alegre

Rocha FS, Waechter JL (2010) Ecological distribution of terrestrial orchids in a south Brazilian Atlantic region. Nord J Bot 28:112–118. https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2009.00500.x

Santos ND, Costa DPD, Kinoshita LS, Shepherd GJ (2017) Variations in bryophyte communities in a short elevational gradient in Atlantic Forest of Southeastern Brazil. Cryptogam Bryol 38:191–211. https://doi.org/10.7872/cryb/v38.iss2.2017.191

Santos NDD, Costa DPD, Kinoshita LS, Shepherd GJ (2011) Aspectos brioflorísticos e fitogeográficos de duas formações costeiras de Floresta Atlântica da Serra do Mar, Ubatuba/SP, Brasil. Biota Neotropica 11:425–438. https://doi.org/10.1590/S1676-06032011000200040

Santos-Junior R, Silva JG, Martins R (2015) Estrutura da comunidade arbórea em uma floresta paludosa de restinga na planície costeira do sul do Brasil. Rev Bras Biociências 13: 55-63

Santos-Junior R, Müller SC, Waechter JL (2018) Diversity and floristic differentiation of south Brazilian coastal plain Atlantic forests based on herb layer life-forms. Flora 249:164–171. https://doi.org/10.1016/j.flora.2018.11.007

Scarano FR (2009) Plant communities at the periphery of the Atlantic Rain Forest: Rare-species bias and its risks for conservation. Biol Conserv 142:1201–1208. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.02.027

Scherer A, Maraschin-Silva F, Baptista LR de M (2009) Estrutura do componente arbóreo em remanescentes florestais nas restingas sul brasileiras. Rev Bras Biociências 7:354-363.

Silva Filho PJS, Silva CC, Franco FP, et al (2013) Levantamento florístico de um fragmento de Floresta Ombrófila Densa no litoral norte do Rio Grande do Sul, Brasil. Rev Bras Biociências 11:163–183

Silva MPP, Pôrto KC (2013) Bryophyte communities along horizontal and vertical gradients in a human-modified Atlantic Forest remnant. Botany 91:155–166. https://doi.org/10.1139/cjb-2012-0194

Silva MPP, Zickel CS, Pôrto KC (2016) Bryophyte communities of restingas in Northeastern Brazil and their similarity to those of other restingas in the country. Acta Bot Bras 30:455–461. https://doi.org/10.1590/0102-33062016abb0130

Slate ML, Antoninka A, Bailey L, et al (2024) Impact of changing climate on bryophyte contributions to terrestrial water, carbon, and nitrogen cycles. New Phytol 242:2411–2429. https://doi.org/10.1111/nph.19772

Sousa-Pereira AK de, Takashima TTG, Macedo LPC, Ilkiu-Borges AL (2024) Exploring the diversity of bryophytes in different forests in the Eastern Amazonia. Cryptogam Bryol 45:9–22. https://doi.org/10.5252/cryptogamie-bryologie2024v45a2

Tng DYP, Dalton PJ, Jordan GJ (2009) Does moisture affect the partitioning of bryophytes between terrestrial and epiphytic substrates within cool temperate rain forests? The Bryologist 112:506–519. https://doi.org/10.1639/0007-2745-112.3.506

Valente EDB, Pôrto KC, Bastos CJP (2017) Habitat heterogeneity and diversity of bryophytes in campos rupestres. Acta Bot Bras 31:241–249. https://doi.org/10.1590/0102-33062016abb0450

Visnadi SR (2009) Briófitas do caxetal, em Ubatuba, São Paulo, Brasil. Bryophyte Divers Evol 30:8–14. https://doi.org/10.11646/bde.30.1.3

Visnadi SR (2010) Briófitas das formações florestais não inundáveis das restingas do estado de São Paulo, Brasil. Bryophyte Divers Evol 32:74–86. https://doi.org/10.11646/bde.32.1.9

Waechter JL (1985) Aspectos ecológicos da vegetação da restinga no Rio Grande do Sul, Brasil. Comun Mus Ciênc PUCRS 33:49–68

Wang Z, Liu X, Feng D, et al (2025) Missing biomass stock: a systematic investigation of understory bryophytes across 413 subtropical forests. Carbon Res 4:55. https://doi.org/10.1007/s44246-025-00224-6

Figuras

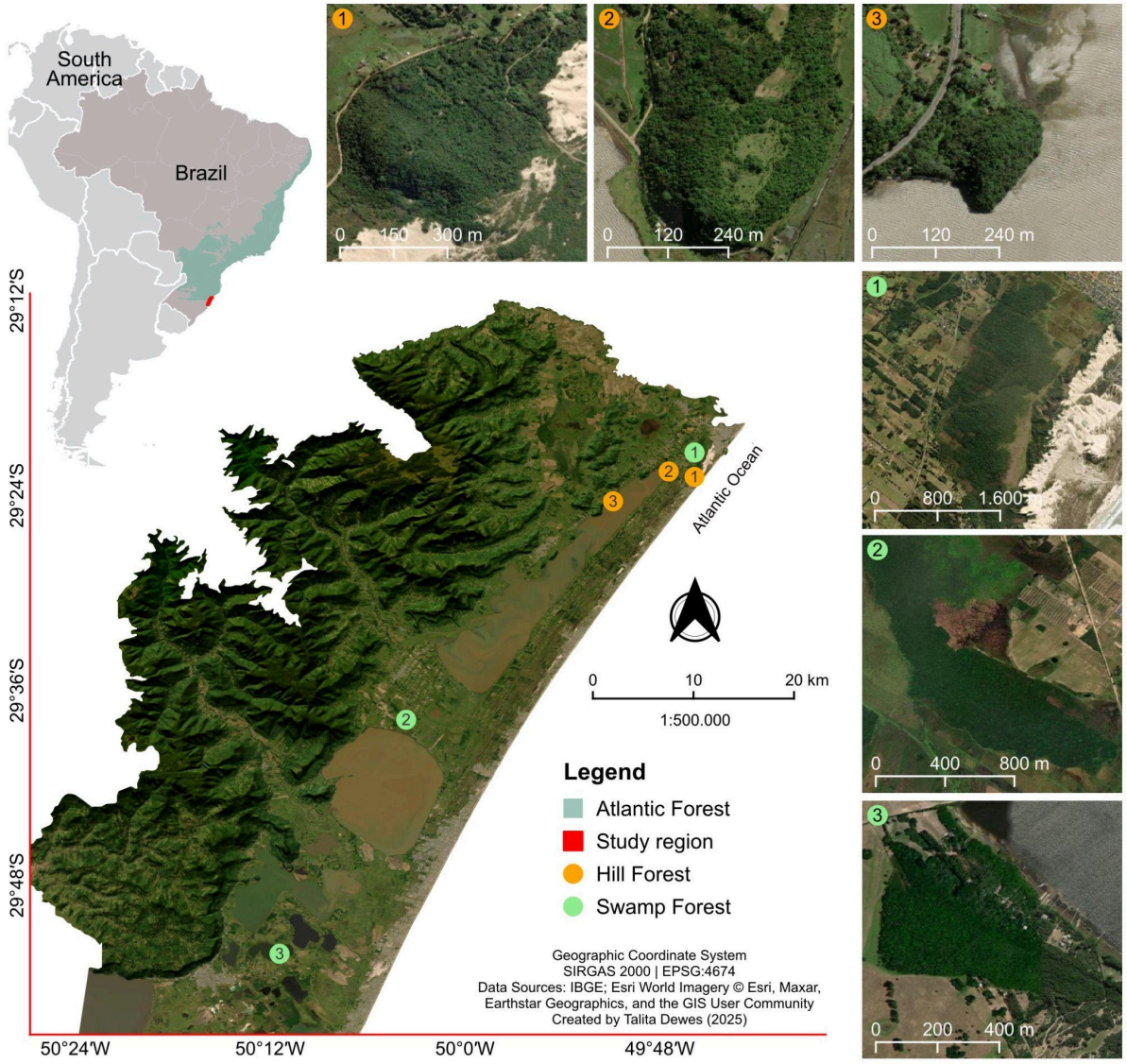


Fig. 1 Localização da região de estudo e distribuição das florestas amostradas, situadas no nordeste do Rio Grande do Sul, Brasil.

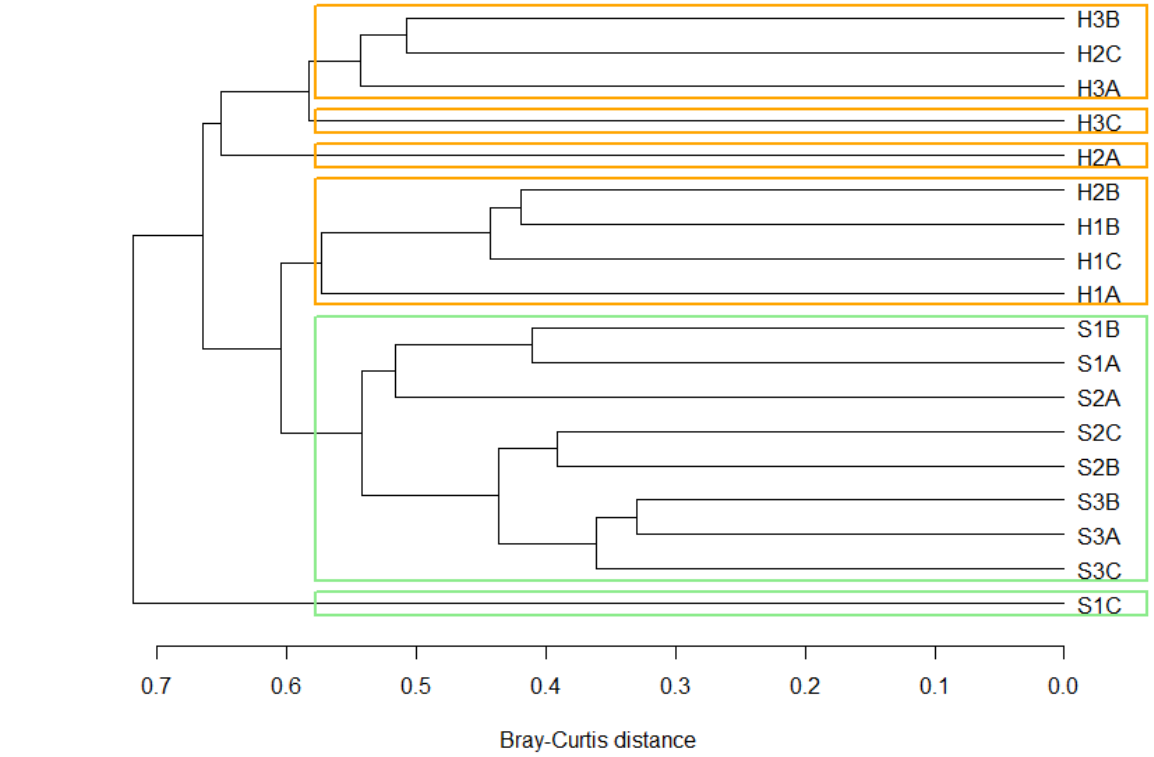


Fig. 2 Similaridade entre a composição taxonômica de briófitas nas 18 parcelas amostradas em florestas costeiras do Rio Grande do Sul, Brasil. H = Floresta Rupestre em laranja, S = Floresta Paludosa em verde.

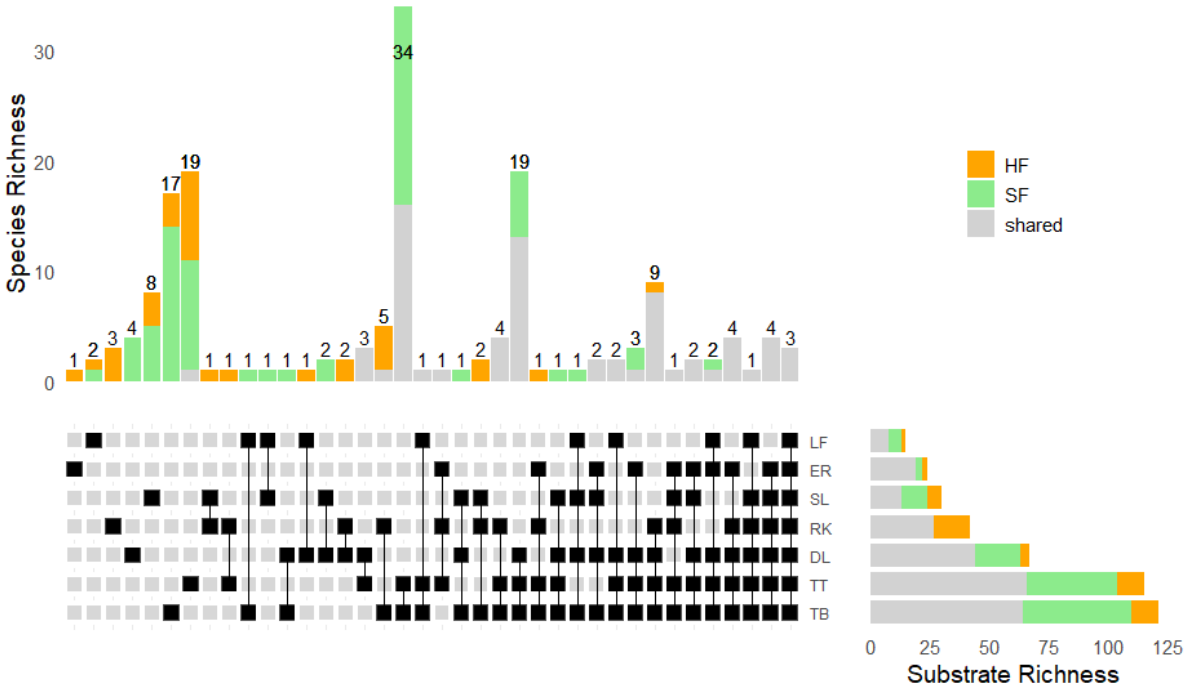


Fig. 3 Distribuição da riqueza de briófitas por substrato amostrado em florestas costeiras do Rio Grande do Sul, Brasil. DL = tronco em decomposição, ER = raiz exposta, LF = folha, RK = rocha, SL = solo, TB = base de árvore e TT = tronco de árvore. HF = Floresta Rupestre, SF = Floresta Rupestre.

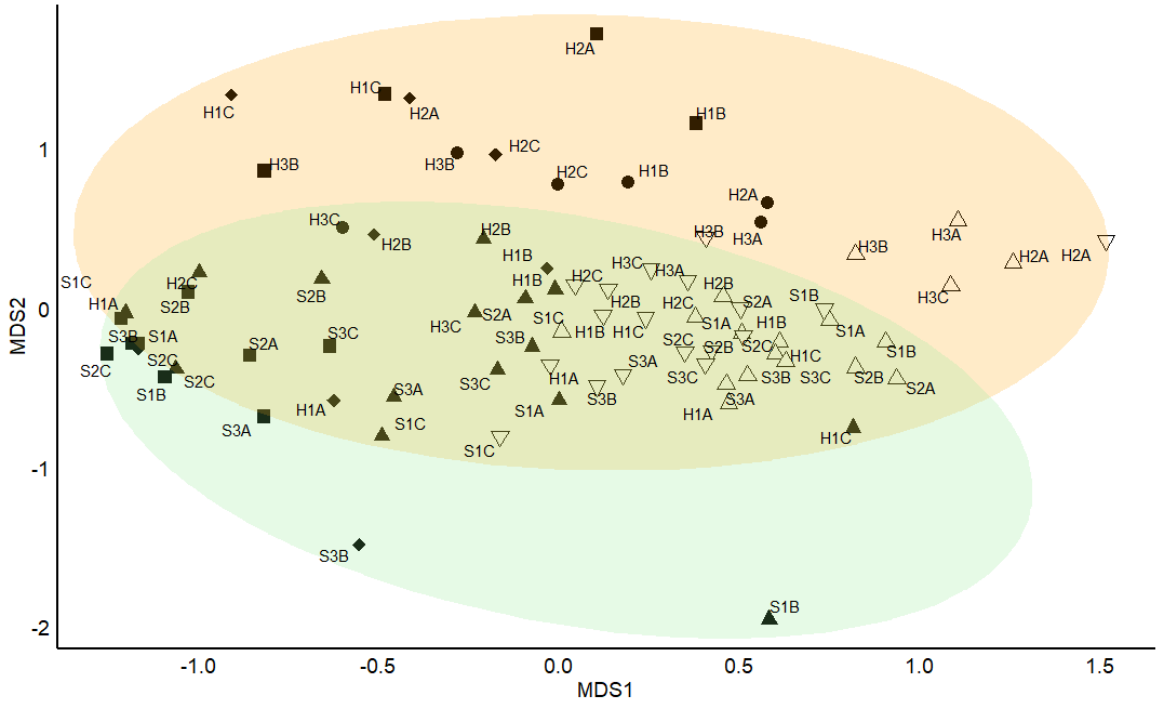


Fig. 4 Escalonamento multidimensional não métrico (NMDS) baseado no índice de dissimilaridade de Bray-Curtis entre a composição taxonômica de briófitas nas amostras coletadas em florestas costeiras do Rio Grande do Sul, Brasil. Cada ponto representa uma unidade amostral, identificada pela formação florestal (H = Floresta Rupestre, S = Floresta Paludosa), área (1, 2, 3) e parcela (A, B, C), e moldada de acordo com o substrato: ▲ = tronco em decomposição, ◆ = raiz exposta, ● = rocha, ■ = solo, ▽ = base de árvore e △ = tronco de árvore. As elipses representam a delimitação da Floresta Rupestre (laranja) e Floresta Paludosa (verde), destacando uma ampla área de sobreposição.

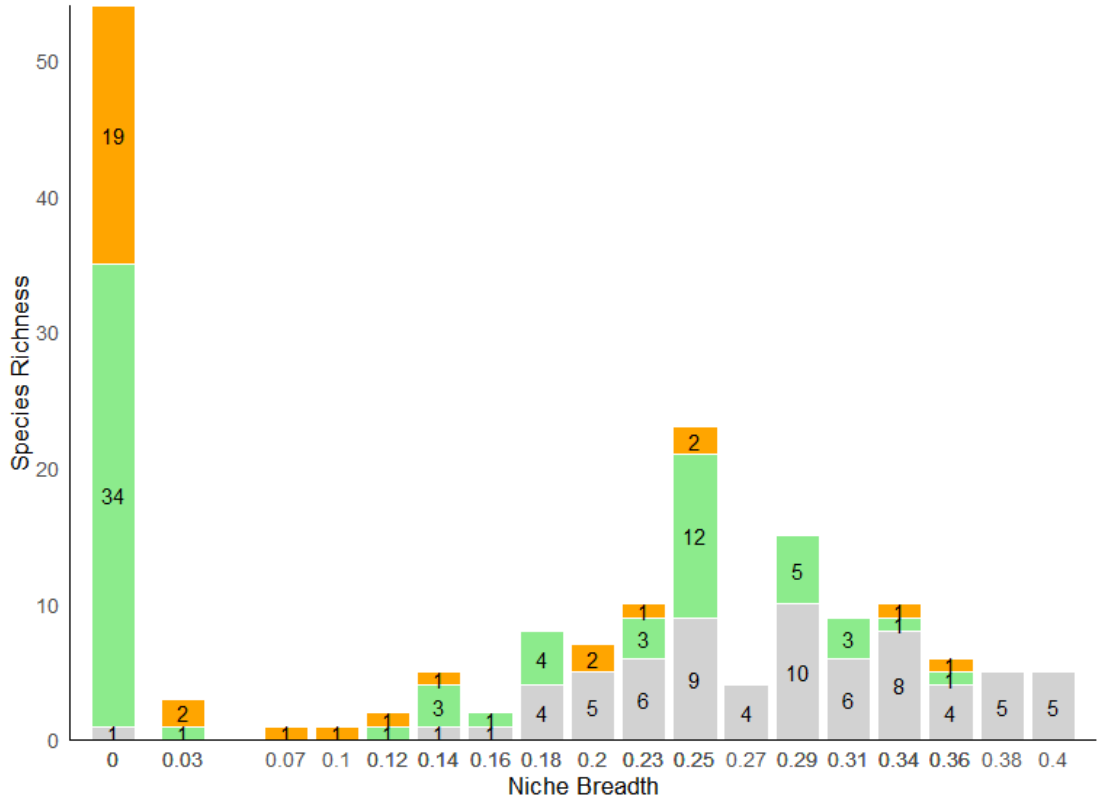


Fig. 5 Distribuição da riqueza de briófitas em classes de amplitude de nicho em relação aos micro-hábitats ocupados em florestas costeiras do Rio Grande do Sul, Brasil. Floresta Rupestre = laranja, Floresta Paludosa = verde, ambas = cinza.

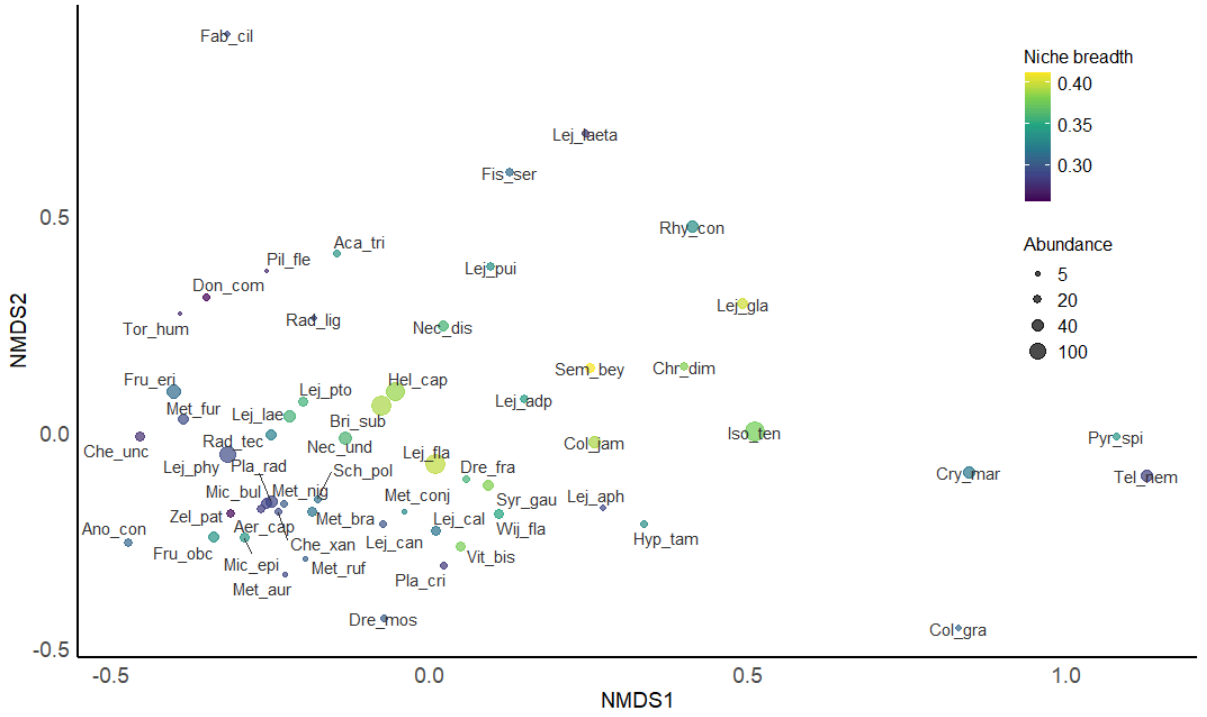


Fig. 6 Escalonamento multidimensional não métrico (NMDS) baseado no índice de dissimilaridade de Bray-Curtis entre os micro-hábitats, considerando as espécies de briófitas generalistas (NB > 0,25), em florestas costeiras do Rio Grande do Sul, Brasil.

Tabelas

Tab. 1 Lista das espécies de briófitas associadas significativamente às florestas costeiras do Rio Grande do Sul, Brasil. IndVal.g = valor indicativo generalizado, A = proporção de especificidade, B = proporção de fidelidade e p = valor de significância.

Formação Vegetal/ *Espécie*	IndVal.g	A	B	p
Floresta Rupestre				
Rhynchostegium conchophyllum	0,56	0,70	0,452	0,029
Lejeunea ptosimophylla	0,53	1,00	0,286	0,001
Acanthocoleus trigonus	0,46	1,00	0,214	0,005
Floresta Paludosa				
Isopterygium tenerum	0,72	0,68	0,756	0,009
Neckeropsis undulata	0,66	0,90	0,488	0,001
Telaranea nematodes	0,64	0,98	0,415	0,001
Metzgeria brasiliensis	0,60	1,00	0,366	0,001
Cryptolophocolea martiana subsp. *martiana*	0,58	0,93	0,366	0,001
Syrrhopodon parasiticus	0,56	0,82	0,390	0,008
Plagiochila raddiana	0,56	1,00	0,317	0,001
Aerolindigia capillacea	0,54	1,00	0,293	0,001
Metzgeria myriopoda	0,54	1,00	0,293	0,001
Lejeunea calcicola	0,52	1,00	0,268	0,001
Zelometeorium patulum	0,52	1,00	0,268	0,001
Schlotheimia jamesonii	0,51	0,90	0,293	0,003
Radula tectiloba	0,51	0,88	0,293	0,006
Plagiochila corrugata	0,50	0,84	0,293	0,013
Wijkia flagellifera	0,47	1,00	0,220	0,002
Chryso-hypnum diminutivum	0,45	0,82	0,244	0,028
Callicostella apophysata	0,44	1,00	0,195	0,004
Drepanolejeunea mosenii	0,44	1,00	0,195	0,006
Hypopterygium tamarisci	0,44	1,00	0,195	0,006
Lejeunea cancellata	0,44	1,00	0,195	0,005
Orthostichopsis tetragona	0,44	1,00	0,195	0,001
Phyllogonium viride	0,44	1,00	0,195	0,002
Vitalianthus bischlerianus	0,43	0,84	0,220	0,038
Orthostichidium quadrangulare	0,42	0,92	0,195	0,007
Cololejeunea gracilis	0,41	1,00	0,171	0,007
Macromitrium viticulosum	0,41	0,84	0,195	0,041
Meteorium deppei	0,39	0,89	0,171	0,026
Lejeunea deplanata	0,38	1,00	0,146	0,008
Riccardia schwaneckei	0,38	1,00	0,146	0,013
Meteorium nigrescens	0,37	0,93	0,146	0,032
Neckeropsis villae-ricae	0,37	0,91	0,146	0,027
Pyrrhobryum spiniforme	0,37	0,91	0,146	0,048
Lejeunea aphanes	0,35	1,00	0,122	0,025
Orthostichella pachygastrella	0,35	1,00	0,122	0,025
Cheilolejeunea aneogyna	0,31	1,00	0,098	0,047
Orthostichopsis tenuis	0,31	1,00	0,098	0,046

Material Suplementar

Tabela Suplementar 1. Lista das famílias e espécies de briófitas registradas em diferentes micro-hábitats de florestas costeiras do Rio Grande do Sul, Brasil. Os valores de abundância são apresentados por substrato e floresta. DL = tronco em decomposição, ER = raiz exposta, LF = folha, RK = rocha, SL = solo, TB = base de árvore, TT = tronco de árvore, HF = Floresta Rupestre, SF = Floresta Paludosa, NB = amplitude de nicho e IC = intervalo de confiança. * Todas as amostras foram coletadas por Dewes *et al*. [1] Nova ocorrência para o Rio Grande do Sul.

	Substrato							Floresta		Nicho		Number of
DIVISÃO/ Família/ Espécie	DL	ER	LF	RK	SL	TB	TT	HF	SF	NB	IC	collector*
BRYOPHYTA												
Brachytheciaceae												
Aerolindigia capillacea (Hornsch.) M. Menzel	1					5	10		16	0,28	0,17 - 0,33	754
Helicodontium capillare (Hedw.) A.Jaeger	13	2		14		62	48	50	89	0,39	0,37 - 0,40	412
Helicodontium pervirens (Müll.Hal.) Paris [1]						3			3	0,00	0,00 - 0,00	551
Rhynchostegium conchophyllum (Taylor) A. Jaeger	2	8		11	5	20	1	33	14	0,33	0,26 - 0,38	478
Zelometeorium patulum (Hedw.) Manuel	1					5	13		19	0,26	0,15 - 0,33	661
Calomniaceae												
Pyrrhobryum spiniforme (Hedw.) Mitt.	5	1			4	1		1	10	0,34	0,33 - 0,36	363
Calymperaceae												
Syrrhopodon gaudichaudii Mont.	4	1			1	18	13	15	22	0,38	0,37 - 0,40	364
Syrrhopodon parasiticus (Brid.) Besch.	1					18	45	12	52	0,22	0,16 - 0,28	570
Cryphaeaceae												
Cryphaea patens Hornsch. ex Müll. Hal.							2		2	0,00	0,00 - 0,00	694
Schoenobryum concavifolium (Griff.) Gangulee						1	6		7	0,12	0,00 - 0,25	696
Erpodiaceae												
Aulacopilum glaucum Wilson							1	1		0,00	0,00 - 0,00	504
Solmsiella biseriata (Austin) Steere							2	2		0,00	0,00 - 0,00	479
Venturiella glaziovii Hampe) Pursell				1			2	3		0,21	0,00 - 0,24	464
Fabroniaceae												
Fabronia ciliaris (Brid.) Brid var. *polycarpa* (Hook.) W.R. Buck		1		3			3	4	3	0,29	0,25 - 0,33	638

DIVISÃO/ Família/ Espécie	Substrato							Floresta		Nicho		Number of collector*
	DL	ER	LF	RK	SL	TB	TT	HF	SF	NB	IC	
Fissidentaceae												
Fissidens allionii Broth. [1]				1				1		0,00	0,00 - 0,00	390
Fissidens curvatus Hornsch.					1			1		0,00	0,00 - 0,00	492
Fissidens elegans Brid.				11	3	1		15		0,15	0,04 - 0,25	509
Fissidens flabellatus Hornsch.						1			1	0,00	0,00 - 0,00	533
Fissidens hornschuchii Mont.	1			7				8		0,08	0,00 - 0,22	461
Fissidens pseudoplurisetus Bordin, Pursell & O.Yano		1						1		0,00	0,00 - 0,00	611
Fissidens serratus Müll. Hal.		1		7	2	5	3	14	4	0,31	0,19 – 0,38	608
Fissidens sp.				1	1			2		0,19	0,00 - 0,25	392
Fissidens weirii Mitt. var. *weirii*				1		1		1	1	0,14	0,00 - 0,18	774
Fissidens zollingeri Mont.					3			3		0,00	0,00 - 0,00	488
Hypnaceae												
Chryso-hypnum diminutivum (Hampe) W.R.Buck	3		1	2	1	8	1	3	13	0,38	0,37 - 0,40	793
Hypopterygiaceae												
Hypopterygium tamarisci (Sw.) Brid. ex Müll.Hal.	2	1				8	1		12	0,33	0,30 - 0,36	531
Lembophyllaceae												
Pilotrichella flexilis (Hedw.) Ångström				1		2	1	2	2	0,27	0,24 - 0,30	535
Leucobryaceae												
Campylopus filifolius (Hornsch.) Mitt. var. *filifolius*					1				1	0,00	0,00 - 0,00	657
Campylopus gemmatus (Müll.Hal.) Paris							1	1		0,00	0,00 - 0,00	366
Meteoriaceae												
Floribundaria flaccida (Mitt.) Broth.							3	2	1	0,00	0,00 - 0,00	440
Meteorium deppei (Hornsch.) Mitt.						3	6	1	8	0,22	0,08 - 0,25	524
Meteorium nigrescens (Hedw.) Dozy & Molk.	1					5	8	1	13	0,30	0,20 - 0,33	709
Pseudotrachypus martinicensis (Broth.) WR. Buck						1			1	0,00	0,00 - 0,00	572
Neckeraceae												

DIVISÃO/ Família/ Espécie	Substrato							Floresta		Nicho		Number of collector*
	DL	ER	LF	RK	SL	TB	TT	HF	SF	NB	IC	
Forsstroemia trichomitria (Hedw.) Lindb.							3		3	0,00	0,00 - 0,00	825
Neckeropsis disticha (Hedw.) Kindb.	3	2		8		13	8	16	18	0,36	0,31 - 0,40	619
Neckeropsis undulata (Hedw.) Reichardt	6			2		25	24	6	51	0,36	0,33 - 0,37	571
Neckeropsis villae-ricae (Besch.) Broth.						4	7	1	10	0,23	0,08 - 0,25	665
Porotrichum korthalsianum (Dozy & Molk.) Mitt.						4			4	0,00	0,00 - 0,00	850
Thamnobryum fasciculatum (Hedw.) I.Sastre				9		1		10		0,02	0,00 - 0,09	454
Thamnomalia glabella (Hedw.) S. Olsson, Enroth & D. Quandt						1	3	2	2	0,18	0,00 - 0,25	483
Orthostichellaceae												
Orthostichella pachygastrella (Müll.Hal.) B.H.Allen & Magill						4	4		8	0,25	0,25 - 0,25	849
Orthotrichaceae												
Groutiella tumidula (Mitt.) Vitt						1			1	0,00	0,00 - 0,00	834
Macrocoma tenuis subsp. *sullivantii* (Müll. Hal.) Vitt						1	4		5	0,15	0,00 - 0,25	689
Macromitrium viticulosum (Raddi) Brid.	1					4	20	4	21	0,19	0,08 - 0,30	518
Schlotheimia jamesonii (Arn.) Brid.	2					15	39	6	50	0,24	0,17 - 0,31	517
Phyllogoniaceae												
Phyllogonium viride Brid.						5	6		11	0,25	0,20 - 0,25	535
Pilotrichaceae												
Callicostella apophysata (Hampe) A.Jaeger [1]	20				7	3			30	0,24	0,14 - 0,28	781
Callicostella pallida (Hornsch.) Ångström	4				1				5	0,19	0,00 - 0,25	654
Cyclodictyon albicans (Hedw.) Kuntze	1								1	0,00	0,00 - 0,00	580
Cyclodictyon varians (Sull.) Kuntze	4					2			6	0,13	0,00 - 0,25	790
Lepidopilum caudicaule Müll.Hal.						1			1	0,00	0,00 - 0,00	703
Lepidopilum scabrisetum (Schwägr.) Steere	1			1				2		0,23	0,00 - 0,25	637
Pottiaceae												
Tortella humilis (Hedw.) Jenn.				1		1	2	1	3	0,27	0,24 - 0,30	467
Pterobryaceae												

DIVISÃO/ Família/ Espécie	Substrato							Floresta		Nicho		Number of collector*
	DL	ER	LF	RK	SL	TB	TT	HF	SF	NB	IC	
Henicodium geniculatum (Mitt.) W.R.Buck [1]						1			1	0,00	0,00 - 0,00	874
Jaegerina scariosa (Lorentz) Arzeni [1]						1			1	0,00	0,00 - 0,00	712
Orthostichidium quadrangulare (Schwägr.) B.H. Allen & Magill [1]						3	9	1	11	0,18	0,06 - 0,25	520
Orthostichopsis tenuis (A.Jaeger) Broth.						2	2		4	0,25	0,20 - 0,25	696
Orthostichopsis tetragona (Hedw.) Broth.						3	10		13	0,17	0,00 - 0,25	516
Ptychomitriaceae												
Ptychomitrium angusticarpum Schiavone-Biasuso [1]				1				1		0,00	0,00 - 0,00	466
Pylasiadelphaceae												
Isopterygium tenerum (Sw.) Mitt.	44	6		2	35	48	15	49	101	0,38	0,36 - 0,39	362
Wijkia flagellifera (Broth.) H.A.Crum	6				1	10	9		26	0,35	0,31 - 0,37	570
Racopilaceae												
Racopilum tomentosum (Hedw.) Brid.				4	2	3		9		0,25	0,09 - 0,32	482
Rhachitheciaceae												
Ulea palmicola Müll.Hal.							1	1		0,00	0,00 - 0,00	376
Sematophyllaceae												
Aptychopsis estrellae (Hornsch.) Ångström							1		1	0,00	0,00 - 0,00	562
Brittonodoxa subpinnata (Brid.) W.R. Buck, P.E.A.S.Câmara & Carv.-Silva	18	2		9	3	47	79	66	92	0,39	0,37 - 0,41	367
Colobodontium vulpinum (Mont.) S.P.Churchill & W.R. Buck				1				1		0,00	0,00 - 0,00	589
Donnellia commutata (Müll.Hal.) W.R.Buck				4		4	6	9	5	0,26	0,14 - 0,33	494
Donnellia lageniformis (Müll.Hal.) W.R.Buck						1	1		2	0,25	0,00 - 0,25	690
Sematophyllum beyrichii (Hornsch.) Broth.	5	1		2	3	6	7	13	11	0,41	0,41 - 0,41	412
Sematophyllum swartzii (Schwägr.) W.H.Welch & H.A.Crum						1	1		2	0,25	0,00 - 0,25	837
Sphagnaceae												
Sphagnum cuspidatum Ehrh. ex Hoffm.					12				12	0,00	0,00 - 0,00	564
Sphagnum squarrosum Crome					5				5	0,00	0,00 - 0,00	649
Stereophyllaceae												

DIVISÃO/ Família/ Espécie	Substrato							Floresta		Nicho		Number of collector*
	DL	ER	LF	RK	SL	TB	TT	HF	SF	NB	IC	
Entodontopsis cultelliformis (Sull.) B.H. Allen					1			1		0,00	0,00 - 0,00	493
MARCHANTIOPHYTA												
Aneuraceae												
Riccardia schwaneckei (Steph.) Pagán	14				2				16	0,13	0,00 - 0,24	684
Cephaloziaceae												
Cephalozia crossii Spruce [1]	1								1	0,00	0,00 - 0,00	578
Fuscocephaloziopsis crassifolia (Lindenb. & Gottsche) Váňa & L. Söderstr.	4								4	0,00	0,00 - 0,00	786
Cephaloziellaceae												
Cylindrocolea planifolia Steph.) R.M.Schust.					1				1	0,00	0,00 - 0,00	749
Cylindrocolea rhizantha (Mont.) R.M.Schust.						2	2	1	3	0,25	0,21 - 0,25	370
Frullaniaceae												
Frullania brasiliensis Raddi	1						3	2	2	0,25	0,11 - 0,25	444
Frullania ericoides (Nees) Mont.	1			7		16	48	26	46	0,31	0,28 - 0,34	446
Frullania glomerata (Lehm. & Lindenb.) Mont.							3		3	0,00	0,00 - 0,00	689
Frullania grossifolia Steph.						1	1	1	1	0,25	0,00 - 0,25	522
Frullania kunzei (Lehm. & Lindenb.) Lehm. & Lindenb.	1					4	18	7	16	0,21	0,10 - 0,31	906
Frullania obcordata (Lehm. & Lindenb.) Lehm. & Lindenb. in Gott. et al.	1		1			10	20	15	17	0,34	0,31 - 0,37	401
Frullania platycalyx Herzog							1	1		0,00	0,00 - 0,00	459
Frullania riojaneirensis (Raddi) Spruce						1	1	1	1	0,25	0,00 - 0,25	605
Lejeuneaceae												
Acanthocoleus aberrans (Lindenb. & Gottsche) Kruijt				3		2		5		0,11	0,00 - 0,25	481
Acanthocoleus trigonus (Nees & Mont.) Gradst.		1		3		4	4	12		0,34	0,31 - 0,37	411
Anoplolejeunea conferta (C.F.W.Meissn. ex Spreng.) A.Evans			1			6	11	6	12	0,31	0,26 - 0,33	630
Bryopteris filicina (Sw.) Nees						4	6	3	7	0,24	0,14 - 0,25	742
Cheilolejeunea aneogyna (Spruce) A. Evans [1]						2	2		4	0,25	0,20 - 0,25	834
Cheilolejeunea discoidea (Lehm. & Lindenb.) Kachr. & R.M.Schust.						3	1		4	0,19	0,00 - 0,25	745
Cheilolejeunea trifaria (Reinw., Blume & Nees) Mizut. var. *clausa* (Nees & Mont.) Gradst. & CJ. Bastos							1		1	0,00	0,00 - 0,00	757

DIVISÃO/ Família/ Espécie	Substrato							Floresta		Nicho		Number of collector*
	DL	ER	LF	RK	SL	TB	TT	HF	SF	NB	IC	
Cheilolejeunea unciloba (Lindenb.) Malombe	1			1		3	17	5	17	0,28	0,12 - 0,35	526
Cheilolejeunea xanthocarpa (Lehm. & Lindenb.) Malombe	1					4	8	5	8	0,29	0,17 - 0,33	444
Cololejeunea antillana Pócs [1]			1						1	0,00	0,00 - 0,00	798
Cololejeunea camillii (Lehm.) A. Evans			1		1				2	0,14	0,00 - 0,21	749
Cololejeunea cardiocarpa (Mont.) A.Evans			3			1			4	0,02	0,00 - 0,13	877
Cololejeunea gracilis (Ast.) Pócs [1]	4		1		1	2			8	0,31	0,26 - 0,36	576
Cololejeunea jamesii (Austin) M.E.Reiner & Pócs	9	2	3	1	2	18	12	20	27	0,39	0,33 - 0,42	407
Cololejeunea minuscula Pócs [1]						2	1	2	1	0,23	0,00 - 0,24	369
Cololejeunea minutilobula Herzog	1		1					2		0,12	0,00 - 0,19	435
Cololejeunea papilliloba (Steph). Steph.	1								1	0,00	0,00 - 0,00	538
Cololejeunea verwimpii Tixier			2					2		0,00	0,00 - 0,00	381
Dibrachiella auberiana (Mont.) X.Q. Shi, R.L. Zhu & Gradst						1		1		0,00	0,00 - 0,00	388
Dibrachiella parviflora (Nees) X.Q. Shi, R.L. Zhu & Gradst.						2		2		0,00	0,00 - 0,00	425
Drepanolejeunea bidens (Steph.) A.Evans [1]	1						6	3	4	0,21	0,00 - 0,25	362
Drepanolejeunea fragilis Bischl.	2	1				6	5	6	8	0,36	0,35 - 0,37	372
Drepanolejeunea mosenii (Steph.) Bischl.	1	1	2			3	7		14	0,30	0,13 - 0,37	784
Harpalejeunea subacuta A. Evans [1]						2	5	4	3	0,20	0,00 - 0,25	851
Lejeunea acanthogona Spruce var. *cristulata* (Steph.) Gradst. & C.J. Bastos						3	1		4	0,19	0,00 - 0,25	551
Lejeunea adpressa Nees	4			1		8	2	4	11	0,34	0,30 - 0,37	539
Lejeunea aphanes Spruce	1	1				4	1		7	0,29	0,20 - 0,34	742
Lejeunea asthenica Spruce [1]						1			1	0,00	0,00 - 0,00	719
Lejeunea atlantica C.J.Bastos & Gradst. [1]						3	4	6	1	0,24	0,18 - 0,25	431
Lejeunea bermudiana (A.Evans) R.M.Schust.						2	1		3	0,23	0,00 - 0,24	729
Lejeunea calcicola R.M. Schust. [1]	4					16	7		27	0,32	0,28 - 0,33	860
Lejeunea cancellata Nees & Mont.	1					8	4		13	0,30	0,19 - 0,33	874
Lejeunea cochleata Spruce [1]							1		1	0,00	0,00 - 0,00	851
Lejeunea deplanata Nees						13	15		28	0,25	0,22 - 0,25	880
Lejeunea flava (Sw.) Nees	13	3	4	1	1	76	61	69	90	0,40	0,38 - 0,41	362
Lejeunea glaucescens Gottsche	6	3	1	6	3	10	1	20	10	0,40	0,39 - 0,42	407
Lejeunea laeta (Lehm. & Lindenb.) Gottsche	1	3		5		1	1	8	3	0,28	0,22 - 0,36	521

DIVISÃO/ Família/ Espécie	Substrato							Floresta		Nicho		Number of collector*
	DL	ER	LF	RK	SL	TB	TT	HF	SF	NB	IC	
Lejeunea laetevirens Nees & Mont.	3			4		15	23	20	25	0,36	0,34 - 0,37	410
Lejeunea oligoclada Spruce [1]						1	4	2	3	0,15	0,00 - 0,25	410
Lejeunea phyllobola Nees & Mont.	2			2		33	58	31	64	0,29	0,24 - 0,34	417
Lejeunea ptosimophylla C. Massal. [1]	1			2		9	9	21		0,36	0,33 - 0,37	450
Lejeunea puiggariana Steph. [1]	1	2		5		8	2	13	5	0,33	0,29 - 0,39	416
Lejeunea setiloba Spruce				6		1		7		0,03	0,00 - 0,13	461
Lejeunea sp.						1			1	0,00	0,00 - 0,00	766
Lopholejeunea subfusca (Nees) Schiffn. [1]						1			1	0,00	0,00 - 0,00	743
Marchesinia bongardiana (Lehm. & Lindenb.) Trevis. [1]				1		2		3		0,21	0,00 - 0,24	494
Microlejeunea bullata (Taylor) Steph.	2					13	22	25	12	0,29	0,22 - 0,33	906
Microlejeunea capillaris (Gottsche) Steph. [1]						4	11	7	8	0,19	0,06 - 0,25	756
Microlejeunea diversiloba (Spruce) Müll. Frib. [1]							1		1	0,00	0,00 0,00	546
Microlejeunea epiphylla Bischl.	1		1			8	13	15	8	0,34	0,32 - 0,37	727
Microlejeunea globosa (Spruce) Steph.						4	3	3	4	0,25	0,21 - 0,25	401
Neurolejeunea breutelii (Gottsche) A.Evans						1	1		2	0,25	0,00 - 0,25	851
Rectolejeunea sp.						1	1		2	0,25	0,00 - 0,25	574
Schiffneriolejeunea polycarpa (Nees) Gradst.	1					5	6	11	1	0,31	0,24 - 0,33	396
Vitalianthus aphanellus (Spruce) Bechteler, G.E. Lee, Schäf.-Verw. & Heinrichs [1]						2			2	0,00	0,00 - 0,00	766
Vitalianthus bischlerianus (Porto & Grolle) R.M.Schust. & Giancotti [1]	1	1	1			13	8	4	20	0,38	0,37 - 0,40	575
Lepidoziaceae												
Telaranea diacantha (Mont.) Engel & Merr.						1			1	0,00	0,00 - 0,00	699
Telaranea nematodes (Gottsche ex Austin) M.A.Howe	14	2			27	3		1	45	0,28	0,19 - 0,33	540
Lophocoleaceae												
Cryptolophocolea martiana (Nees) L.Soderstr subsp. *martiana*	24	2			8	6	1	3	38	0,32	0,23 - 0,35	364
Heteroscyphus combinatus (Nees) Schiffn. [1]							2	2		0,00	0,00 - 0,00	578
Lophocolea bidentata (L.) Dumort.						1			1	0,00	0,00 - 0,00	417
Lophocolea heterophylla (Schrad.) Dumort. [1]							2		2	0,00	0,00 - 0,00	778
Metzgeriaceae												
Metzgeria aurantiaca Steph.	1					1	4	2	4	0,29	0,21 - 0,33	690

DIVISÃO/ Família/ Espécie	Substrato							Floresta		Nicho		Number of collector*
	DL	ER	LF	RK	SL	TB	TT	HF	SF	NB	IC	
Metzgeria brasiliensis Schiffn.	3					8	14		25	0,32	0,26 - 0,33	552
Metzgeria ciliata Raddi							1	1		0,00	0,00 - 0,00	546
Metzgeria conjugata Lindb.	1					3	2	5	1	0,33	0,33 - 0,33	394
Metzgeria convoluta Steph.	1						6	1	6	0,21	0,00 - 0,25	411
Metzgeria furcata (L.) Dumort.				1		17	20	19	19	0,29	0,23 - 0,33	532
Metzgeria myriopoda Lindb.						13	14		27	0,25	0,24 - 0,25	403
Metzgeria rufula Spruce	1					1	3	2	3	0,31	0,24 - 0,33	722
Metzgeria subaneura Schiffn.							1	1		0,00	0,00 - 0,00	543
Pallaviciniaceae												
Symphyogyna brasiliensis (Nees) Nees & Mont.					2				2	0,00	0,00 - 0,00	472
Plagiochilaceae												
Plagiochila corrugata (Nees) Nees & Mont.	1					13	35	8	41	0,22	0,15 - 0,29	567
Plagiochila crispabilis Lindenb.	1					7	2	2	8	0,28	0,15 - 0,33	403
Plagiochila martiana (Nees) Lindenb.						1		1		0,00	0,00 - 0,00	395
Plagiochila montagnei Nees						3	1	1	3	0,19	0,00 - 0,25	480
Plagiochila raddiana Lindenb.	2					15	22		39	0,29	0,23 - 0,33	739
Plagiochila subundulata Lindenb.						3	3		6	0,25	0,23 - 0,25	747
Porellaceae												
Porella squamulifera (Taylor) Trevis [1]							2		2	0,00	0,00 - 0,00	713
Radulaceae												
Radula javanica Gottsche						11	7	9	9	0,24	0,16 - 0,25	861
Radula ligula Steph.	1			2		1	3	4	3	0,29	0,17 - 0,37	553
Radula sinuata Gottsche ex Steph.						2	1		3	0,23	0,00 - 0,24	426
Radula tectiloba Steph.	1			1		14	16	4	28	0,33	0,25 - 0,37	695

Tabela Suplementar 2. Número de subparcelas amostradas em cada parcela, considerando os diferentes substratos amostrados em florestas costeiras no nordeste do Rio Grande do Sul, Brasil. DL = tronco em decomposição, ER = raiz exposta, LF = folha, RK = rocha, SL = solo, TB = base de árvore e TT = tronco de árvore.

	Floresta Rupestre (H)									Floresta Paludosa (S)									Total
	1A	1B	1C	2A	2B	2C	3A	3B	3C	1A	1B	1C	2A	2B	2C	3A	3B	3C	
DL	1	5	3	0	3	1	0	0	2	5	1	6	3	5	4	13	8	14	74
ER	2	3	1	2	3	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	15
LF	3	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	2	9
RK	0	3	0	9	0	8	9	6	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	39
SL	0	1	1	1	0	0	0	5	0	1	4	1	21	5	4	6	1	6	57
TB	10	12	10	5	9	4	9	6	7	11	10	5	11	17	16	19	15	13	189
TT	10	10	10	5	9	4	3	6	5	11	10	3	11	17	17	19	15	13	178
Total	26	34	26	22	24	19	21	23	18	28	25	15	46	44	42	59	41	48	561

Tabela Suplementar 3. Parâmetros observados para briófitas em diferentes substratos de florestas costeiras no nordeste do Rio Grande do Sul, Brasil, e estimados com cobertura amostral padronizada em 90 %, conforme proposto por Chao & Jost (2012). N = total de ocorrências das espécies, S = riqueza de espécies, CA = percentual de cobertura amostral, qD = riqueza estimada, IC = intervalo de confiança, M = método de estimativa, E = extrapolação, R = rarefação, DL = tronco em decomposição, ER = raiz exposta, LF = folha, RK = rocha, SL = solo, TB = base de árvore e TT = tronco de árvore.

	Floresta Rupestre						Floresta Paludosa					
	N	S	CA	qD	IC	M	N	S	CA	qD	IC	M
DC	58	27	66	153	55,2 - 250,3	E	228	54	89	57	40,2 - 73,6	E
ER	42	21	72	32	0 - 71,6	E	7	7	5	23	11,4 - 34,7	E
LF	4	3	63	4	0,7 - 7,4	E	20	12	61	35	5,1 - 64,2	E
RK	156	42	90	42	30,6 - 54,0	E	-	-	-	-	-	-
SL	22	12	74	17	4,5 - 30,1	E	118	22	93	20	14,0 - 25,0	R
TB	277	59	93	53	46,1 - 60,0	R	596	102	95	83	72,9 - 92,8	R
TT	284	64	93	58	48,9 - 67,9	R	754	99	96	70	63,0 - 77,9	R
Total	843	101	97	-	-	-	1723	137	98	-	-	-

CAPÍTULO II

Manuscrito a ser submetido a (periódico não definido)

Tipo de artigo: Artigo Original

Ambientes contrastantes e tipos de substratos estruturam a diversidade beta taxonômica de briófitas em florestas subtropicais costeiras

Talita da Silva Dewes [1*]0000-0001-6784-0213, Juçara Bordin [2]0000-0002-6964-7334, Jorge Luiz Waechter [1] 0000-0002-5210-2389

[1] Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil.

[2] Universidade Estadual do Rio Grande do Sul, Osório, Brasil.

[*] Autor correspondente: talitadewes@gmail.com

Agradecimentos: Este estudo é parte da tese de doutorado da primeira autora, realizada no Programa de Pós-Graduação em Botânica da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Brasil. Os autores agradecem ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela concessão de uma bolsa à primeira autora; à equipe do Laboratório de Biologia de Briófitas da Universidade Estadual do Rio Grande do Sul pelo apoio durante as viagens de campo; e ao Dr. Denilson Fernandes Peralta pela confirmação da identificação de algumas espécies.

Abstract

Understanding the drivers of beta diversity is essential to guide biodiversity conservation in forest ecosystems. We investigated how forest and substrate types influence bryophyte community composition and, together with environmental gradients, affect taxonomic beta diversity in subtropical forests of southern Brazil. Using data from two contrasting forest types (Hill and Swamp Forests), we assessed taxonomic beta diversity based on incidence and abundance, and partitioned it into components, at local and small scale. The effects of drivers were tested using permutational multivariate analysis of variance, distance-based redundancy analysis, and variance partitioning. Our results revealed high beta diversity (> 0.86) across all spatial scales, with species replacement and abundance balance being the dominant structuring processes. Forest type and substrate explained a moderate proportion of species composition (R^2 ~ 20 %), highlighting the strong influence of habitat heterogeneity on bryophyte communities. These drivers, together with edaphic-spatial and forest-structure gradients, explained significantly total beta diversity and some of its components. Forest type and substrate emerged as the main predictors of beta diversity, with substrate explaining up to 18% of variation at the point scale, while edaphic-spatial and forest-structure gradients had predominantly shared and marginal effects. Our findings highlight that even within a narrow spatial extent, bryophyte communities are shaped by complex interactions between biotic and abiotic factors. The predominance of species replacement suggests the need to preserve multiple forest patches to maintain regional diversity. We advocate for multi-scale conservation strategies that incorporate distinct forest types and preserve substrate heterogeneity to sustain bryophyte biodiversity.

Key words: community assembly, environmental gradient, microhabitat, forest structure, turnover

Introdução

A diversidade de micro-hábitats oferece uma variedade de nichos e favorece a coexistência de espécies com distintas exigências ecológicas (Stein & Kreft 2015), desempenhando papel central na sustentação de processos ecológicos e na resiliência das comunidades florestais (Haritika & Negi 2025). As briófitas são um dos grupos de organismos fotossintetizantes que colonizam os micro-hábitats florestais, contribuindo em diferentes proporções e aspectos em florestas do mundo inteiro (Slate et al. 2024; Glime 2024). Essas plantas demonstram grande potencial para estudos sobre a estruturação de comunidades (Patiño et al. 2022). Isso porque, apresentam forte dependência de fatores abióticos, como água e temperatura, e possuem alta capacidade de dispersão (Proctor et al. 2007; Goffinet & Shaw 2009; Patiño & Vanderpoorten 2018). Compreender como o ambiente influencia padrões de composição e abundância dessas espécies em diferentes escalas permite avançar no conhecimento sobre a dinâmica dos ecossistemas (Legendre 2014; Baselga 2017).

A variação de espécies em relação a um gradiente ambiental representa a diversidade beta (β), que pode ser avaliada em escala regional, local ou pontual (Whittaker 1960, 1977). A decomposição da diversidade beta pode contribuir para entender se essa variação decorre de substituição ou aninhamento de espécies (Baselga 2010, 2012), assim como de balanceamento ou gradiente de abundância das espécies (Baselga 2013a, 2017). A abordagem dos processos que estruturam as comunidades em escala local (hábitat) e pontual (micro-hábitats) permite interpretações mais refinadas sobre a amplitude ecológica das briófitas (Spitale 2016; Rodríguez-Quiel et al. 2022). Essa perspectiva é especialmente interessante em tipo de florestas que representam diferentes hábitats, onde os tipos de substratos são micro-hábitats que podem apresentar comunidades taxonomicamente distintas (Iriarte-Cárdenas et al. 2021; Rodríguez-Quiel et al. 2022; Kentjens et al. 2023).

A variação na composição de comunidades de briófitas entre formações florestais e substratos é amplamente reconhecida em diversos ambientes e escalas de comparação (Tng et al. 2009; Batista & Santos 2016; Sousa-Pereira et al. 2024). Em florestas temperadas, a substituição de espécies predomina na montagem de comunidades de diferentes substratos (Spitale 2016; Riffo-Donoso et al. 2021). A contribuição dos componentes da diversidade beta em florestas tropicais e subtropicais, geralmente, é analisada a partir de comunidades de briófitas em apenas um tipo de substrato (Araújo et al. 2022; Berdugo et al. 2022; Shen et al. 2022), ou agrupando as espécies em terrestres e epífitas (Tang et al. 2025). Dados quantitativos de briófitas considerando diferentes substratos ainda são escassos

(Iriarte-Cárdenas et al. 2021), o que limita a compreensão dos processos determinísticos e estocásticos na estruturação de comunidades em diferentes escalas (Weiher et al. 2011; Chase 2014).

A diversidade de substratos e as características estruturais das florestas são importantes na composição de espécies (Benavides et al. 2006; Spitale 2017; Chen et al. 2017; Man et al. 2022), mas não se sabe ainda o poder de influência desses fatores nos mecanismos de variação de briófitas. Por outro lado, a influência desses e outros fatores, ambientais e espaciais, na diversidade beta taxonômica tem sido investigada em escalas mais amplas, especialmente ao longo de gradientes altitudinais (Hernández-Hernández et al. 2017; Coelho et al. 2021; Maul et al. 2023; Martins et al. 2024). Nesse contexto, a diversidade beta tende a aumentar nos extremos do gradiente altitudinal, sendo os fatores climáticos e o tipo de vegetação os principais determinantes dessa variação (Martins et al. 2024). Em geral, esse gradiente está altamente correlacionado com diversas variáveis ambientais, como temperatura, umidade e cobertura vegetal (Hernández-Hernández et al. 2017), dificultando a identificação da contribuição individual de cada uma delas.

Os filtros ambientais também atuam em escala pontual e local, selecionando espécies que demonstram maior similaridade funcional (Monteiro et al. 2023). Considerando que a influência dos fatores que estruturam as comunidades de briófitas depende da escala de análise e o efeito de macrovariáveis tende a diminuir em escalas menores (Hurtado et al. 2025), o estudo de regiões com condições mesoclimáticas relativamente homogêneas pode revelar qual a contribuição individual dos fatores locais na modulação da diversidade beta de briófitas.

Neste sentido, o objetivo deste trabalho é avaliar a influência de fatores ambientais, de diferentes tipos de florestas e substratos na comunidade de briófitas, com ênfase na diversidade beta taxonômica em escala local e pontual. Para isso, foram delineadas três questões norteadoras: (i) Qual a influência dos tipos de floresta e dos substratos na composição florística? (ii) Quais são os principais componentes que estruturam a diversidade beta entre e dentro das florestas? (iii) Quais são os efeitos e a contribuição relativa de fatores ambientais, de diferentes tipos de florestas e substratos na variação dos componentes de diversidade beta?

Material e Métodos

Área de estudo

O estudo foi conduzido na região costeira do nordeste do Rio Grande do Sul (Fig. 1). O clima da região é subtropical úmido (tipo Cfa segundo a classificação Köppen), com temperatura média anual de 19 °C e precipitação anual em torno de 1900 mm (Alvares *et al.* 2013, Rio Grande do Sul 2021). A vegetação da região apresenta formações florestais condicionadas principalmente pelas características edáficas, exibindo condições de drenagem contrastantes (Waechter 1985; Scherer et al. 2009; Mancino et al. 2015). Como representantes dos extremos desse ambiente, destacam-se as Florestas Paludosas, localizadas em planícies com solos orgânicos mal drenados, e as Florestas Rupestres, que ocorrem sobre morros basálticos com solos rasos e bem drenados (Waechter 1985; Duarte & Bencke 2006). As Florestas Paludosas, também conhecidas como Florestas Turfosas ou *Peat Forests* (Waechter 1985; Rocha & Waechter 2010; Santos-Junior et al. 2018), tendem a apresentar menor riqueza de espécies arbóreas e altura do dossel menor do que 20 m (Mancino et al. 2015; Santos-Junior et al. 2015). As Florestas Rupestres geralmente apresentam maior riqueza de espécies arbóreas, atingindo até 10 m de altura (Duarte & Bencke 2006; Silva Filho et al. 2013).

Desenho amostral

Foram selecionados três fragmentos de Floresta Rupestre (HF) e Floresta Paludosa (SF), nos quais foram amostradas dezoito parcelas de 10 × 10 m. A localização das parcelas foi definida aleatoriamente a partir de interseções de grades espaciais sobrepostas aos mapas das áreas. As coletas foram realizadas entre setembro de 2022 e abril de 2025. Em cada parcela, as briófitas foram coletadas em subparcelas de 20 × 20 cm em sete tipos de micro-hábitats: folha, solo, rocha, tronco em decomposição, raiz exposta, base do tronco (até 0,3 m de altura) e tronco (a 1,5 m de altura). Todas as árvores com diâmetro à altura do peito (DAP) ≥ 15 cm foram incluídas. Para os demais micro-hábitats não foram estabelecidos critérios de inclusão nem restrição, sendo amostradas todas as subparcelas existentes. No total, foram amostradas 561 subparcelas. As subparcelas de um mesmo tipo de substrato por parcela foram agrupadas em uma única unidade amostral, resultando em 83 amostras no total (Tab. S1). A abundância foi definida como a soma de ocorrências das espécies dentro de cada unidade amostral.

Identificação e classificação taxonômica

A identificação das espécies foi baseada em atributos morfológicos observados em estereomicroscópio e microscópio óptico, literatura especializada como Gradstein *et al.*

(2001), Gradstein & Costa (2003) e Costa & Pôrto (2022), além de exame de material de herbário e consultas a especialistas. A classificação taxonômica das espécies segue Crandall-Stotler *et al.* (2009) para Marchantiophyta e Goffinet *et al.* (2009) para Bryophyta, com modificações aplicadas à família Sematophyllaceae conforme Carvalho-Silva *et al.* (2017). Os exemplares coletados serão posteriormente incorporados ao Herbário ICN da Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

Variáveis

Foram registradas oito variáveis por parcela (Tab. S2). As variáveis espaciais, como distância da linha costeira, altitude e distância de corpo hídrico, foram obtidas utilizando o software Google Earth Pro, versão 7.3.6 (Google LLC 2024). A umidade do solo foi medida pela diferença entre o peso de uma amostra de solo coletada em cada parcela a 15 cm de profundidade e seu peso após secagem em estufa (Caputo & Caputo 2017). As variáveis estruturais da floresta foram obtidas em campo, dentro de cada parcela. A interceptação difusa não-direta (DIFN), ou abertura do dossel, foi estimada a partir de fotos digitais tiradas ao nível do solo com lentes hemisféricas acopladas a um iPhone 13, analisadas com o pacote hemispheR (Chianucci & Macek 2024). A diversidade de substratos foi calculada com base no número de subparcelas por substrato em cada parcela, utilizando o índice de diversidade de Simpson (Chen et al. 2017). A área basal das árvores foi obtida a partir das medidas de DAP, e os valores foram somados para estimar a área basal total por parcela. A altura média das árvores foi calculada a partir das estimativas individuais das árvores com DAP $\geq$ 15 cm.

Análise de dados

Os dados de abundância de espécies foram compilados em uma matriz geral da comunidade, contendo a identificação da formação vegetal (HF e SF), áreas de estudo (1, 2, 3), parcelas (A, B e C) e substratos. Essa matriz foi utilizada nas análises em escala pontual (83 unidades amostrais) e, posteriormente, agregada por parcela para análises em escala local (18 parcelas).

(1) Influência da formação florestal e do substrato na composição florística

Para investigar a variação na composição das comunidades de briófitas e o respectivo efeito das formações florestais e dos substratos, realizamos um conjunto de análises baseadas na abundância de espécies em ambas escalas. Primeiramente, a matriz de abundância foi transformada pelo método de Hellinger com a função ‘decostand’ do pacote vegan (Oksanen

et al. 2024), conforme recomendado para dados com muitos zeros. Em seguida, calculamos uma matriz de dissimilaridade baseada no índice de Bray-Curtis utilizando a função 'vegdist' do pacote vegan. A diferença na composição de espécies foi verificada por meio de uma análise de variância permutacional (PERMANOVA) usando a função 'adonis2' do pacote vegan. Em escala pontual, foram testados dois modelos: um aditivo (efeitos marginais de formação e substrato) e outro com interação entre os fatores, com permutações restritas por área de estudo (argumento strata). Em escala local, foi testado apenas um modelo com o fator formação e permutações restritas por área de estudo (argumento strata). Para ambas as escalas, a homogeneidade da dispersão da composição entre formações, substratos e a interação de ambos foi verificada com a função 'betadisper' e 'permutest' do pacote vegan, com correção do viés de diferenças no tamanho amostral (argumento bias.adjust) para a escala pontual.

(2) Particionamento da diversidade beta para múltiplos locais

Para compreender os mecanismos que geram a variação nas comunidades de briófitas, a diversidade beta foi abordada de duas formas complementares: (a) dissimilaridade entre composição de espécies particionada nos componentes de substituição (*turnover*) e aninhamento (*nestedness*) de espécies (Baselga 2010, 2012); (b) dissimilaridade entre abundância de espécies, particionada nos componentes de balanceamento (*balanced variation*) e gradiente de abundância (*abundance gradient*) (Baselga 2013a, 2017). A fim de identificar os padrões gerais em diferentes contextos geográficos e escalas espaciais, a diversidade beta e seus componentes foram analisados para múltiplos locais (i) em nível de paisagem, *i.e.*, entre todas as florestas e (ii) por tipo de floresta, em ambas escalas, pontual e local. Os índices foram calculados usando as funções (a) 'beta.multi' e (b) 'beta.multi.abund' do pacote betapart (Baselga et al. 2025), considerando dados de incidência com Índice de Sørensen e dados de abundância com Índice de Bray-Curtis, respectivamente.

(3) Diversidade beta pareada e o gradiente ambiental

As nove variáveis foram inicialmente avaliadas quanto à sua normalidade por meio do teste de Shapiro-Wilk e distribuição. A correlação entre variáveis foi examinada utilizando o coeficiente de Spearman, por meio da função 'cor'. Variáveis com distribuição assimétrica foram transformadas com logaritmo natural (área basal, distância da linha costeira e distância da lagoa) ou raiz quadrada (altitude, umidade do solo, abertura do dossel e altura das árvores). As variáveis transformadas foram padronizadas (z-score) com a função 'scale'. Para reduzir a

dimensionalidade e identificar os possíveis gradientes ambientais, foi realizada uma análise de componentes principais (PCA) utilizando a função ‘rda’ do pacote vegan (Oksanen et al. 2024). Os autovalores, escores das parcelas e pesos (loadings) das variáveis foram extraídos para os dois primeiros eixos (PC1 e PC2), que foram utilizados nas análises subsequentes como gradientes ambientais. A correlação entre os eixos (PC1 e PC2) foi verificada utilizando o coeficiente de Pearson, por meio da função ‘cor’.

O efeito e a contribuição relativa dos gradientes ambientais na variação dos componentes de diversidade beta foram avaliados por meio de análises de redundância baseadas em distância (db-RDA) e de particionamento da variância, em escala local e pontual. Como preditores, foram considerados os dois primeiros eixos da PCA (PC1 e PC2) e um fator definido conforme a escala: tipo de formação florestal em escala local ou tipo de substrato em escala pontual. As análises foram realizadas separadamente para cada componente da diversidade beta (β_i), calculados par a par em ambas escalas, usando as funções (a) ‘beta.pair’ e (b) ‘beta.pair.abund’ do pacote betapart. Foi utilizado o Índice de Sørensen para dados de incidência e o Índice de Bray-Curtis para os dados de abundância, respectivamente. As análises de partição de variância foram realizadas com a função ‘varpart’ do pacote vegan (Oksanen et al. 2024), considerando cada preditor como um conjunto independente. A db-RDA foi realizada por meio da função ‘capscale’ do pacote vegan, adotando um modelo linear sem interação e, adicionalmente, modelos parciais para testar os efeitos independentes dos preditores. A significância dos efeitos globais, marginais e independentes foram testados por permutações (n = 4999) restritas por área de estudo, utilizando a função ‘anova’.

Resultados

Foram registradas 169 espécies nas 18 parcelas estudadas, pertencentes a Marchantiophyta (96) e Bryophyta (73), distribuídas em 38 famílias e 83 gêneros. A Floresta Paludosa apresentou maior riqueza (137) em comparação à Floresta Rupestre (101), com apenas 40 % das espécies compartilhadas entre as duas formações. Entre os substratos, a maior riqueza foi observada nos troncos (80) e bases de árvores (71). Aproximadamente 30 % das espécies ocorreram exclusivamente em um único tipo de substrato.

(1) Influência da formação florestal e substrato na composição florística

Os resultados da PERMANOVA demonstraram que a composição florística das comunidades de briófitas difere significativamente entre as formações florestais (R^2 = 20 %; p = 0,001) em escala local, e evidencia a expressiva contribuição dos substratos (R^2 = 25 %; p =

0,001) como o fator com maior efeito na explicação da variação em escala pontual (Tab. 1). A análise da homogeneidade da dispersão não indicou diferenças significativas na variabilidade interna da composição florística das formações florestais em nenhuma das escalas nem entre substratos, corroborando os resultados obtidos. O modelo com interação em escala pontual explicou uma proporção maior da variância total (R^2 = 41 %), atribuindo uma parte do efeito à combinação de formação e substrato (R^2 = 10 %; p = 0,001). No entanto, os testes de homogeneidade de dispersão revelaram que os grupos combinados apresentam dispersão heterogênea (p = 0,03), que pode indicar contribuição parcial de diferenças de variância interna entre grupos ao resultado da interação, violando um pressuposto central da análise.

(2) Particionamento da diversidade beta para múltiplos locais

Os resultados da diversidade beta revelaram valores elevados de dissimilaridade, tanto em termos de incidência (β_{SOR}) quanto de abundância (β_{BRAY}), com predomínio expressivo dos componentes de substituição (β_{SIM} > 89 %) e balanceamento (β_{BAL} > 86 %), em todas as escalas analisadas. Esse padrão foi mais acentuado em escala pontual, especialmente em nível de paisagem, ou seja, considerando ambas formações florestais (β_{SIM} = 96 %; β_{BAL} = 96 %). Em contrapartida, os componentes de aninhamento (β_{SNE}) e gradiente de abundância (β_{GRA}) foram relativamente maiores em escala local, sobretudo na Floresta Paludosa (Tab. 2).

(3) Diversidade beta pareada e o gradiente ambiental

As variáveis analisadas apresentaram fortes correlações, especialmente entre altitude, distância da linha de costa e umidade do solo (Fig. S2). Os dois principais eixos da PCA explicaram 37,6 % e 23,5 % da variação total entre parcelas, respectivamente (Fig. 2). O eixo 1 apresentou forte correlação positiva com umidade do solo e distância da linha costeira, e negativa com altitude. O eixo 2 foi mais correlacionado positivamente com área basal das árvores e diversidade de substratos, e negativamente com abertura do dossel. Esses resultados evidenciaram a variação das parcelas ao longo de um gradiente relacionado às condições edáficas e espaciais (PC1) e outro gradiente relacionado à estrutura da floresta (PC2). Os eixos PC1 e PC2 apresentaram correlação fraca e não significativa entre si (R = 0,099).

Em escala local, as análises de db-RDA revelaram que o gradiente edáfico-espacial (PC1) e estrutural-florestal (PC2), juntamente com a formação florestal, explicaram cerca de 20 % da variação na diversidade beta total (β_{SOR} e β_{BRAY}) e no componente β_{BAL}, apresentando significância estatística no modelo global e primeiro eixo canônico (Tab. 3; Fig. 3). Os efeitos independentes indicaram poucos valores significativos com baixo efeito dos preditores (F <

4). O particionamento da variância corroborou esse padrão, demonstrando que a maior parte da fração explicada foi compartilhada entre preditores, e apenas a formação florestal apresentou fração única significativa para β_{SOR} (4 %) e β_{BRAY} (< 1 %), e componentes β_{SIM} e β_{BAL} (Tab. 4; Fig. 4).

Em escala pontual, os modelos de db-RDA indicaram que o substrato, juntamente com gradiente ambiental e florestal, explicaram cerca de 20 % da variação em β_{SOR}, β_{BRAY} e todos os componentes (Tab. 3; Fig. 3). Os efeitos independentes revelaram que o substrato teve efeito significativo consistente na beta diversidade e seus componentes, embora com valores baixos ($F < 4$), diferente dos gradientes edáfico-espacial e estrutural-florestal, que apresentaram efeito significativo apenas para β_{BRAY} e β_{BAL}. O particionamento da variância identificou o substrato como principal preditor, explicando frações únicas significativas entre 3 % e 18 % da diversidade beta e seus componentes (Tab. 4; Fig. 4).

Os gradientes edáfico-espacial e estrutural-florestal não apresentaram frações únicas significativas para a diversidade beta, em nenhuma das escalas. O particionamento da variância revelou que esses preditores explicaram uma maior proporção de variação da diversidade beta e seus componentes de forma compartilhada. Além disso, a fração residual da variação sugere a influência de variáveis não mensuradas, sobretudo para β_{SNE} e β_{GRA}, em escala pontual (Tab. 4; Fig. 4).

Discussão

(1) Influência da formação florestal e do substrato na composição florística

Nossos resultados mostram que a composição florística das comunidades de briófitas é influenciada tanto pelo tipo de formação florestal quanto pelo tipo de substrato, e que a magnitude do efeito desses fatores varia conforme a escala analisada. Esses achados complementam o entendimento atual sobre a contribuição desses fatores e corroboram as diferenças já verificadas em diversos ambientes (Tng et al. 2009; Batista & Santos 2016; Kentjens et al. 2023; Sousa-Pereira et al. 2024).

Em escala local, observa-se um aumento expressivo da contribuição da formação florestal para a variação florística, enquanto em escala pontual, os substratos exercem maior influência. Em contraste com estudos em florestas temperadas montanas, onde a formação florestal e o substrato apresentam efeitos similares sobre a riqueza e composição de espécies (Spitale 2017), nossos dados indicam que, em florestas subtropicais, os micro-hábitats desempenham um papel ainda mais determinante na estruturação das comunidades do que o tipo de formação florestal em escala fina. A diversidade de substratos oferece nichos

diferenciados que favorecem a coexistência de espécies com distintas preferências ecológicas, promovendo a variação na abundância, composição e riqueza de briófitas (Chen et al. 2017; Rodríguez-Quiel et al. 2022).

A influência da formação florestal, possivelmente reflete variações mais amplas, que podem estar associadas às características das florestas estudadas, uma vez que a diversidade e os atributos das árvores influenciam diretamente a riqueza, a composição e a cobertura de briófitas (Batista & Santos 2016; Hernández-Hernández et al. 2017; Spitale 2017; Chen et al. 2017). Florestas com dominância de uma ou poucas espécies arbóreas apresentam maior influência da formação sobre a composição das comunidades de briófitas (Spitale 2017; Kutnar et al. 2023). Por outro lado, a elevada heterogeneidade na composição arbórea pode reduzir esse efeito em florestas tropicais, com outros fatores assumindo papel mais relevante na estruturação das comunidades, como, por exemplo, longos períodos de inundação (Benavides et al. 2006).

Em nossos dados, embora a interação entre tipo de floresta e substrato tenha explicado uma fração relevante da variação na composição, sua interpretação é limitada pela presença de dispersão heterogênea entre os grupos, o que impede a confirmação da sua significância com segurança estatística. Estudos prévios destacam que o tipo de floresta influencia a diversidade de briófitas principalmente por meio da modificação na disponibilidade e na qualidade dos substratos e das condições microclimáticas (Spitale 2016; Rodríguez-Quiel et al. 2022; Man et al. 2022), especialmente considerando o papel indireto das árvores nas propriedades do solo e na interceptação de água, interferindo na composição de espécies em diferentes substratos (Spitale 2017).

(2) Particionamento da diversidade beta para múltiplos locais

Os resultados da diversidade beta total (β_{SOR} e β_{BRAY}) indicam que as comunidades de briófitas apresentam alta heterogeneidade florística, independente da escala espacial considerada, o que está de acordo com os padrões observados ao longo de diferentes gradientes (Spitale 2016; Hernández-Hernández et al. 2017; Iriarte-Cárdenas et al. 2021; Martins et al. 2024). A utilização conjunta de métricas baseadas em dados de incidência e de abundância revela que a variação florística das comunidades de briófitas nestas florestas subtropicais é consistente, tanto na composição de espécies quanto nas suas dominâncias relativas. Essa abordagem proporciona uma visão mais detalhada dos mecanismos que estruturam essas comunidades, visto que cada uma delas pode refletir processos ecológicos distintos (Baselga & Leprieur 2015; Baselga 2017). Além disso, o uso de medidas de

dissimilaridade em múltiplos locais representa um avanço metodológico importante, especialmente em contextos de elevada heterogeneidade biológica, como florestas tropicais e subtropicais, onde a média de dissimilaridades pareadas pode subestimar a verdadeira variação entre comunidades (Baselga 2013b, 2017).

A decomposição dos índices de diversidade beta revela a predominância dos componentes de β_{SIM} e β_{BAL} em ambas as escalas, com contribuição acentuada em escala pontual. Esses resultados corroboram a ideia de que a montagem das comunidades de briófitas está fortemente associada à substituição de espécies em diferentes escalas e contextos ecológicos, bem como destacam o papel do reordenamento de abundâncias (Hernández-Hernández et al. 2017; Iriarte-Cárdenas et al. 2021; Martins et al. 2024). A substituição (β_{SIM}) pode refletir a atuação de filtros ambientais e heterogeneidade do hábitat, que selecionam conjuntos distintos de espécies, enquanto o balanceamento de abundâncias (β_{BAL}) pode estar associado a mudanças locais nas condições estruturais e microclimáticas, que favorecem a dominância de determinadas espécies (Baselga 2010, 2017). O sutil aumento da contribuição de β_{SNE} e β_{GRA} em escala local, especialmente na Floresta Paludosa, sugere que os filtros que favorecem a substituição de espécies e o balanceamento de abundância perdem força conforme a escala espacial aumenta, ou são atenuados em ambientes como a Floresta Paludosa. Nessas situações, padrões de aninhamento (β_{SNE}) emergem, refletindo a formação de subconjuntos de espécies (Baselga 2010, 2012), enquanto o gradiente de abundância (β_{GRA}) representa variações na dominância das mesmas espécies entre locais (Baselga 2013a).

(3) Diversidade beta pareada e o gradiente ambiental

De modo geral, a formação florestal e o substrato, juntamente com os gradientes edáfico-espacial e estrutural-florestal, explicam uma porção moderada da variação na diversidade beta total. Esses resultados estão alinhados com as observações dos efeitos desses fatores sobre a diversidade de briófitas e outras métricas como riqueza e cobertura (Spitale 2017; Chen et al. 2017; Man et al. 2022; Martins et al. 2024; Dai et al. 2025). Assim como nos nossos resultados, outros estudos apontam a limitação da explicação da variabilidade. Embora tenham acessado diversas variáveis, Martins et al. (2024) destacam que menos de 50% da variabilidade foi explicada e que, portanto, outros fatores devem influenciar as facetas da diversidade. Mesmo em estudos que incluíram diversas variáveis microclimáticas medidas *in situ* em mais de 200 parcelas por dois anos, além de variáveis topográficas e da estrutura florestal, a variação explicada da composição e riqueza não passou de 20 % (Man et al. 2022).

Nossos resultados mostram que o tipo de formação florestal tem um papel importante sobre a diversidade beta em escala local, promovendo a variação na composição de espécies bem como nas suas dominâncias. Esses achados corroboram estudos anteriores que relatam que o tipo de vegetação e seus atributos estruturais locais, como a heterogeneidade de micro-hábitats, a cobertura de líquens e de plantas vasculares contribuem significativamente para a composição, a diversidade beta taxonômica, filogenética e funcional das briófitas (Kentjens et al. 2023; Martins et al. 2024). Por outro lado, a baixa contribuição da estrutura arbórea verificada em florestas com manejo seletivo, sugere que a importância desse fator pode ser potencialmente maior em estudos com menor variação de tipos florestais ou em áreas com diferentes regimes de manejo (Spitale, 2017). Adicionalmente, foi evidenciado que a estrutura da vegetação exerce uma contribuição complementar pequena, sendo as variáveis microclimáticas medidas em campo os principais preditores da riqueza e composição de espécies (Man et al. 2022).

Em escala pontual, a variação explicada foi maior, destacando o substrato como principal preditor na diversidade beta total e todos os componentes de diversidade. Esse resultado está alinhado com evidências de que a comunidade de briófitas é fortemente estruturada por micro-hábitats e que substratos distintos abrigam comunidades diferenciadas (Spitale 2016; Chen et al. 2017; Iriarte-Cárdenas et al. 2021; Kentjens et al. 2023). A disponibilidade de nichos e condições físico-químicas específicas de cada substrato influencia fortemente a montagem das comunidades de briófitas, atuando na composição e abundância das espécies, em função da tolerância ecológica ou amplitude de nicho (Legendre 2014; Rodríguez-Quiel et al. 2022).

Dentre os fatores analisados, os gradientes edáfico-espacial e estrutural-florestal não apresentaram contribuição independentes na explicação da diversidade beta, o que é um resultado particularmente relevante. O gradiente edáfico-espacial representa a combinação de variáveis comumente associadas a filtros ambientais que promovem substituição de espécies e reordenamento de abundâncias (Baselga 2010, 2017). Alguns estudos anteriores reforçam a importância da umidade do solo para a composição e diversidade de briófitas (Man et al. 2022), enquanto outros indicam que a umidade atmosférica pode ser mais determinante para espécies epífitas e não epífitas (Dai et al. 2025). Por sua vez, o gradiente estrutural-florestal reflete fatores que também têm sido apontados como significativos para a estrutura das comunidades de briófitas (Chen et al. 2017; Man et al. 2022; Kentjens et al. 2023).

Ainda assim, nossos achados indicam que a formação vegetal e o substrato têm um papel mais determinístico na montagem das comunidades, exceto para os componentes β_{SNE} e

β_{GRA}, em ambas escalas. Entretanto, a fração de explicação compartilhada é maior do que as contribuições individuais, demonstrando que a influência desses fatores ocorre também em interação com as variações locais nas condições ambientais e na estrutura da floresta que foram mensuradas. Esses resultados podem refletir não apenas a baixa influência individual desses fatores, mas também a limitação metodológica das análises empregadas, que assumem relações lineares entre os preditores e variáveis respostas. Os efeitos desses gradientes podem ser mais complexos e não lineares, como observado para diferentes métricas em gradientes altitudinais (Hernández-Hernández et al. 2017; Maul et al. 2023; Martins et al. 2024).

Conclusão

Considerando que a formação florestal e o tipo de substrato moldam significativamente a composição florística de briófitas, nossos resultados evidenciam a importância de planejar estratégias de conservação ou manejo em múltiplas escalas. Em contexto regional, é essencial garantir a representação de diferentes tipos florestais e assegurar a heterogeneidade de substratos, que sustentam a diversidade taxonômica desses organismos. A predominância da substituição de espécies como principal mecanismo estruturador reforça a necessidade de conservar múltiplas áreas, mesmo geograficamente próximas, pois cada local abriga um conjunto único de espécies. Além disso, nosso estudo revela que mesmo em escalas espaciais reduzidas, a diversidade beta resulta de interações complexas entre fatores bióticos e abióticos. Esses achados ressaltam o valor de abordagens ao mesmo tempo integradas e refinadas na formulação de políticas e ações voltadas à conservação da biodiversidade em ambientes florestais.

Referências Bibliográficas

Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, et al (2013) Köppen's climate classification map for Brazil. Meteorol Z 711–728. https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507

Araújo FMS, Costa LEN, Souza JPS, et al (2022) Altitudinal gradient drives regional and local diversity and composition patterns of epiphyllous bryophytes in ecological refuges. Plant Biol 24:292–301. https://doi.org/10.1111/plb.13365

Baselga A (2017) Partitioning abundance-based multiple-site dissimilarity into components: balanced variation in abundance and abundance gradients. Methods Ecol Evol 8:799–808. https://doi.org/10.1111/2041-210X.12693

Baselga A (2010) Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. Glob Ecol Biogeogr 19:134–143. https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x

Baselga A (2012) The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness. Glob Ecol Biogeogr 21:1223–1232. https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00756.x

Baselga A (2013a) Separating the two components of abundance-based dissimilarity: balanced changes in abundance vs. abundance gradients. Methods Ecol Evol 4:552–557. https://doi.org/10.1111/2041-210X.12029

Baselga A (2013b) Multiple site dissimilarity quantifies compositional heterogeneity among several sites, while average pairwise dissimilarity may be misleading. Ecography 36:124–128. https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.00124.x

Baselga A, Leprieur F (2015) Comparing methods to separate components of beta diversity. Methods Ecol Evol 6:1069–1079. https://doi.org/10.1111/2041-210X.12388

Baselga A, Orme D, Villeger S, et al (2025) betapart: Partitioning beta diversity into turnover and nestedness components

Batista WVSM, Santos ND (2016) Can regional and local filters explain epiphytic bryophyte distributions in the Atlantic Forest of Southeastern Brazil? Acta Bot Bras 30:462–472. https://doi.org/10.1590/0102-33062016abb0179

Benavides JC, Duque M. AJ, Duivenvoorden JF, Cleef AM (2006) Species richness and distribution of understorey bryophytes in different forest types in Colombian Amazonia. J Bryol 28:182–189. https://doi.org/10.1179/174328206X120040

Berdugo MB, Gradstein SR, Guérot L, et al (2022) Diversity patterns of epiphytic bryophytes across spatial scales: Species-rich crowns and beta-diverse trunks. Biotropica 54:893–905. https://doi.org/10.1111/btp.13113

Caputo HP, Caputo AN (2017) Mecânica dos solos e suas aplicações, 7th edn. LTC, Rio de Janeiro

Carvalho-Silva M, Stech M, Helena Soares-Silva L, et al (2017) A molecular phylogeny of the Sematophyllaceae s.l. (Hypnales) based on plastid, mitochondrial and nuclear markers, and its taxonomic implications. TAXON 66:811–831. https://doi.org/10.12705/664.2

Chase JM (2014) Spatial scale resolves the niche versus neutral theory debate. J Veg Sci 25:319–322. https://doi.org/10.1111/jvs.12159

Chen Y, Niu S, Li P, et al (2017) Stand structure and substrate diversity as two major drivers for bryophyte distribution in a temperate montane ecosystem. Front Plant Sci 8:874. https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00874

Chianucci F, Macek M (2024) hemispheR: Processing hemispherical canopy images

Coelho MCM, Gabriel R, Hespanhol H, et al (2021) Bryophyte diversity along an elevational gradient on Pico Island (Azores, Portugal). Diversity 13:162. https://doi.org/10.3390/d13040162

Costa DP, Pôrto KC (2022) Guia de Musgos do Brasil, v. 1 e 2, The New York Botanical Garden Press, New York

Crandall-Stotler B, Stotler RE, Long DG (2009) Morphology and classification of the Marchantiophyta. In: Goffinet B, Shaw AJ (eds) Bryophyte Biology, 2nd edn. Cambridge University Press, Cambridge

Dai Z, Zhang H-W, Qian H, et al (2025) Effects of microclimates on species richness of epiphytic and non-epiphytic bryophytes along a subtropical elevational gradient in China. J Biogeogr n/a:e15134. https://doi.org/10.1111/jbi.15134

Duarte MM, Bencke GA (2006) Plano de Manejo do Parque Estadual de Itapeva: Relatório final. Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre

Glime JM (2024) Roles of bryophytes in forest sustainability — positive or negative? Sustainability 16:2359. https://doi.org/10.3390/su16062359

Goffinet B, Buck WR, Shaw AJ (2009) Morphology, anatomy and classification of the Bryophyta. In: Goffinet B, Buck WR, Shaw AJ (eds) Bryophyte Biology, 2nd edn. Cambridge University Press, Cambridge, pp 55–138

Goffinet B, Shaw AJ (2009) Bryophyte Biology, 2nd edn. Cambridge University Press, Cambridge

Google LLC (2024) Google Earth Pro

Gradstein SR, Churchill SP, Salazar Allen N (2001) Guide to the bryophytes of Tropical America. New York Botanical Garden Press 86:1-579

Gradstein SR, Costa DP (2003) The hepaticae and anthocerotae of Brazil. New York Botanical Garden Press 87:1-318

Haritika, Negi AK (2025) The underestimated role of understory vegetation dynamics for forest ecosystem resilience: a review. Plant Ecol. https://doi.org/10.1007/s11258-025-01529-7

Hernández-Hernández R, Borges PAV, Gabriel R, et al (2017) Scaling α- and β-diversity: bryophytes along an elevational gradient on a subtropical oceanic Island (La Palma, Canary Islands). J Veg Sci 28:1209–1219. https://doi.org/10.1111/jvs.12573

Hurtado F, Gonçalves J, Hespanhol H, et al (2025) Macroclimatic niche similarity and species relatedness shift their influence on species co-occurrence in bryophyte forest communities across scales. J Ecol 113:1546–1559. https://doi.org/10.1111/1365-2745.70043

Iriarte-Cárdenas S, García-Martínez S, Mercado-Gómez JD (2021) Beta diversity analyses reveal distinct bryophyte community assemblages on different substrates in Neotropical seasonally dry forest fragments of the Colombian Caribbean. J Bryol 43:355–367. https://doi.org/10.1080/03736687.2021.2009268

Kentjens W, Glenny D, Curran TJ, Sullivan JJ (2023) Bryophyte community composition is influenced by microhabitat and cover of vascular plants and lichens in New Zealand montane forest. N Z J Bot 0:1–24. https://doi.org/10.1080/0028825X.2023.2284205

Kutnar L, Kermavnar J, Sabovljević MS (2023) Bryophyte diversity, composition and functional traits in relation to bedrock and tree species composition in close-to-nature managed forests. Eur J For Res 142:865–882. https://doi.org/10.1007/s10342-023-01560-1

Legendre P (2014) Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity. Glob Ecol Biogeogr 23:1324–1334. https://doi.org/10.1111/geb.12207

Man M, Wild J, Macek M, Kopecký M (2022) Can high-resolution topography and forest canopy structure substitute microclimate measurements? Bryophytes say no. Sci Total Environ 821:153377. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.153377

Mancino LC, Overbeck GE, Baptista LR de M (2015) Structure of the tree stratum of three swamp forest communities in Southern Brazil under different soil conditions. Acta Bot Bras 29:30–39. https://doi.org/10.1590/0102-33062014abb3278

Martins A, Collart F, Sim-Sim M, Patiño J (2024) Ecological drivers of taxonomic, functional, and phylogenetic diversity of bryophytes in an oceanic island. Ecol Evol 14:e70023. https://doi.org/10.1002/ece3.70023

Maul K, Wei Y-M, Iskandar EAP, et al (2023) Liverworts show a globally consistent mid-elevation richness peak. Ecol Evol 13:e9862. https://doi.org/10.1002/ece3.9862

Monteiro J, Vieira C, Branquinho C (2023) Bryophyte assembly rules across scales. J Ecol 111:1531–1544. https://doi.org/10.1111/1365-2745.14117

Oksanen J, Simpson GL, Blanchet FG, et al (2024) vegan: Community ecology package

Patiño J, Bisang I, Goffinet B, et al (2022) Unveiling the nature of a miniature world: a horizon scan of fundamental questions in bryology. J Bryol 44:1–34. https://doi.org/10.1080/03736687.2022.2054615

Patiño J, Vanderpoorten A (2018) Bryophyte Biogeography. Crit Rev Plant Sci 37:175–209. https://doi.org/10.1080/07352689.2018.1482444

Proctor MCF, Oliver MJ, Wood AJ, et al (2007) Desiccation-tolerance in bryophytes: a review. The Bryologist 110:595–621. https://doi.org/10.1639/0007-2745(2007)110%255B595:DIBAR%255D2.0.CO;2

Riffo-Donoso V, Osorio F, Fontúrbel FE (2021) Habitat disturbance alters species richness, composition, and turnover of the bryophyte community in a temperate rainforest. For Ecol Manag 496:119467. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119467

Rio Grande do Sul (2021) Atlas Socioeconômico do Rio Grande do Sul, 6th edn. Secretaria de Planejamento, Governança e Gestão, Porto Alegre

Rocha FS, Waechter JL (2010) Ecological distribution of terrestrial orchids in a south Brazilian Atlantic region. Nord J Bot 28:112–118. https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2009.00500.x

Rodríguez-Quiel EE, Kluge J, Mendieta-Leiva G, Bader MY (2022) Elevational patterns in tropical bryophyte diversity differ among substrates: A case study on Baru volcano, Panama. J Veg Sci 33:e13136. https://doi.org/10.1111/jvs.13136

Santos-Junior R, Müller SC, Waechter JL (2018) Diversity and floristic differentiation of South Brazilian Coastal Clain Atlantic Forests based on herb layer life-forms. Flora 249:164–171. https://doi.org/10.1016/j.flora.2018.11.007

Santos-Junior R, Silva JG, Martins R (2015) Estrutura da comunidade arbórea em uma floresta paludosa de restinga na planície costeira do sul do Brasil. Rev Bras Biociências 13:55–63

Scherer A, Maraschin-Silva F, Baptista LR de M (2009) Estrutura do componente arbóreo em remanescentes florestais nas restingas sul brasileiras. Rev Bras Biociências 7:354–363

Shen T, Corlett RT, Collart F, et al (2022) Microclimatic variation in tropical canopies: A glimpse into the processes of community assembly in epiphytic bryophyte communities. J Ecol 110:3023–3038. https://doi.org/10.1111/1365-2745.14011

Silva Filho PJS, Silva CC, Franco FP, et al (2013) Levantamento florístico de um fragmento de Floresta Ombrófila Densa no Litoral Norte do Rio Grande do Sul, Brasil. Rev Bras Biociências 11:163–183

Slate ML, Antoninka A, Bailey L, et al (2024) Impact of changing climate on bryophyte contributions to terrestrial water, carbon, and nitrogen cycles. New Phytol 242:2411–2429. https://doi.org/10.1111/nph.19772

Sousa-Pereira AK de, Takashima TTG, Macedo LPC, Ilkiu-Borges AL (2024) Exploring the diversity of bryophytes in different forests in the Eastern Amazonia. Cryptogam Bryol 45:9–22. https://doi.org/10.5252/cryptogamie-bryologie2024v45a2

Spitale D (2016) The interaction between elevational gradient and substratum reveals how bryophytes respond to the climate. J Veg Sci 27:844–853. https://doi.org/10.1111/jvs.12403

Spitale D (2017) Forest and substrate type drive bryophyte distribution in the Alps. J Bryol 39:128–140. https://doi.org/10.1080/03736687.2016.1274090

Stein A, Kreft H (2015) Terminology and quantification of environmental heterogeneity in species-richness research. Biol Rev 90:815–836. https://doi.org/10.1111/brv.12135

Tang Q, Liu Y, Lou Y, et al (2025) Bryophyte diversity, distribution pattern and their environmental drivers in the forest along the vertical gradient of a mature tiankeng, China. Glob Ecol Conserv 62:e03821. https://doi.org/10.1016/j.gecco.2025.e03821

Tng DYP, Dalton PJ, Jordan GJ (2009) Does moisture affect the partitioning of bryophytes between terrestrial and epiphytic substrates within cool temperate rain forests? The Bryologist 112:506–519. https://doi.org/10.1639/0007-2745-112.3.506

Waechter JL (1985) Aspectos ecológicos da vegetação da restinga no Rio Grande do Sul, Brasil. Comun Mus Ciênc PUCRS 33:49–68

Weiher E, Freund D, Bunton T, et al (2011) Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory. Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci 366:2403–13. https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0056

Whittaker RH (1960) Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. Ecol Monogr 30:279–338. https://doi.org/10.2307/1943563

Whittaker RH (1977) Evolution of species diversity in land communities. Evol Biol 10:1–67

Figuras

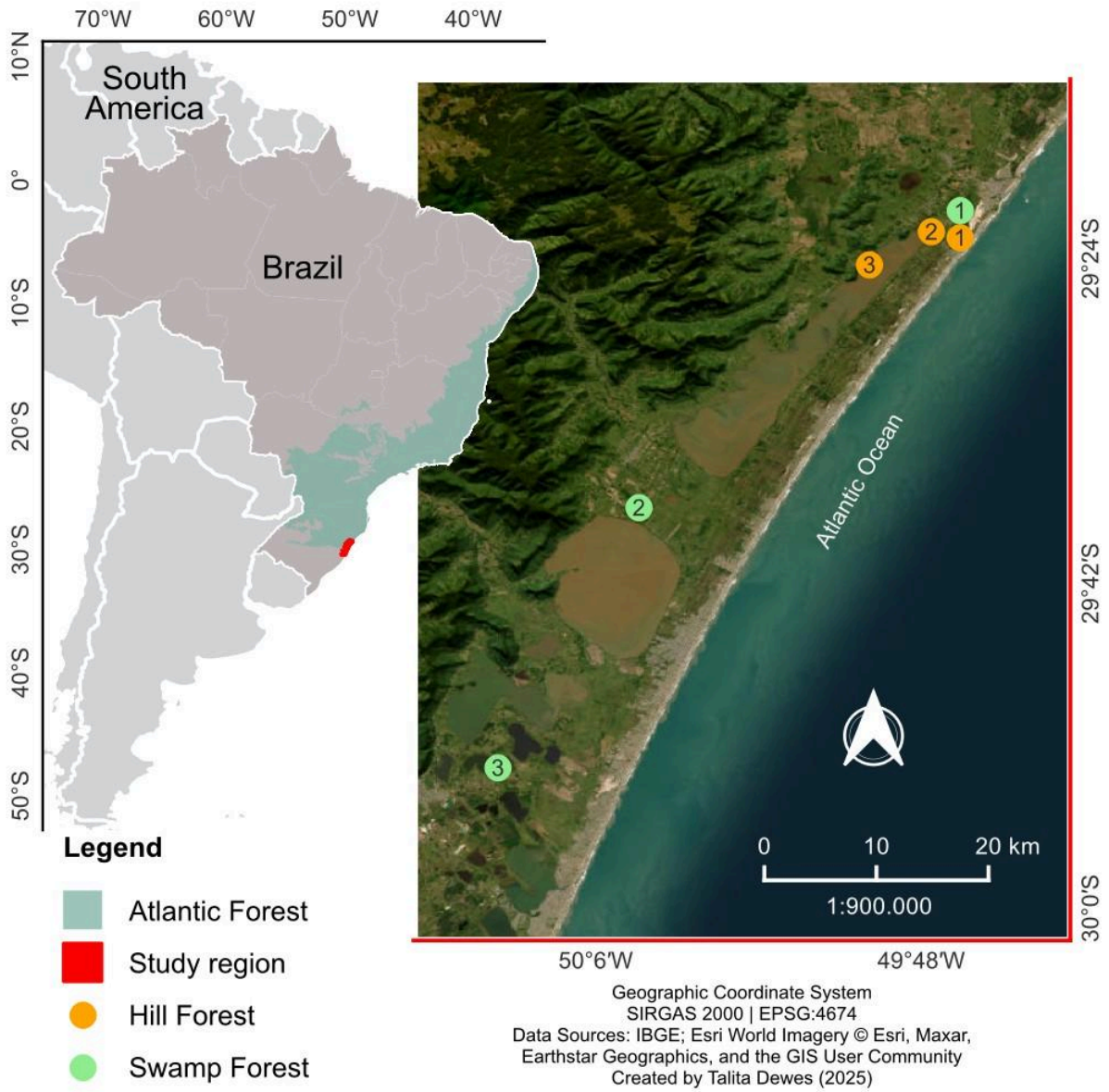


Fig. 1 Localização da região de estudo e distribuição das florestas amostradas, situadas no nordeste do Rio Grande do Sul, Brasil.

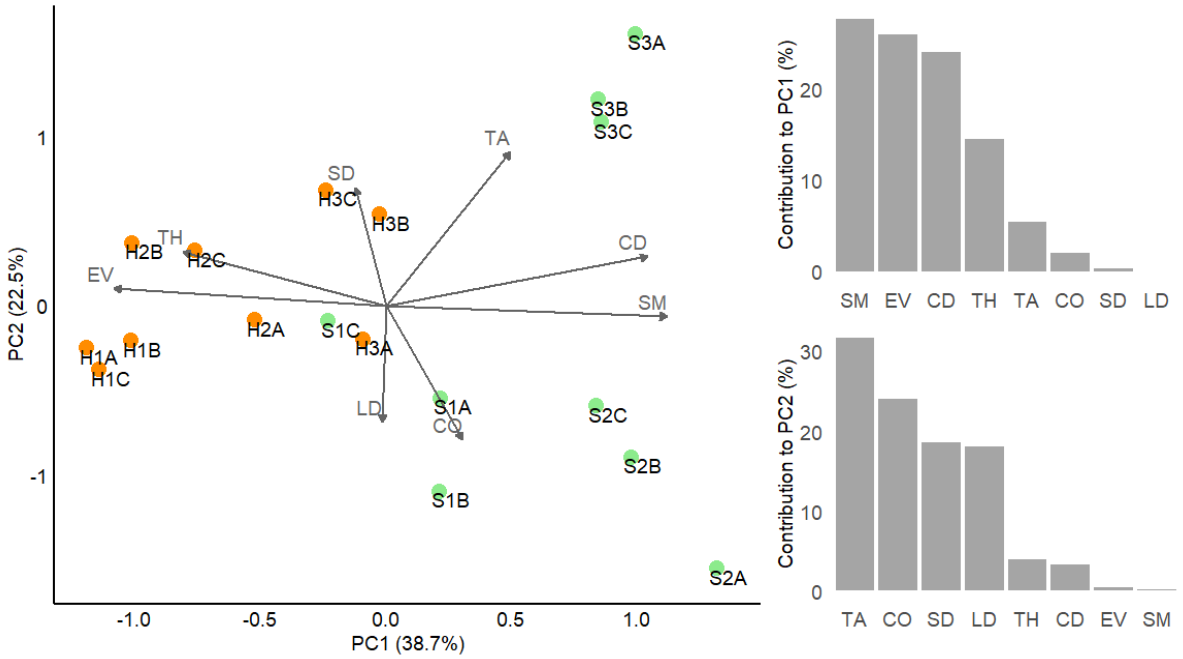


Fig. 2 Análise de componentes principais (PCA) com base nas variáveis registradas para cada uma das dezoito parcelas das formações florestais costeiras do Rio Grande do Sul, Brasil. Os pontos estão identificados pela área de estudo (H1, H2, H3, S1, etc) e pela parcela (A, B, C), e coloridos de acordo com a formação florestal (H = floresta rupestre em laranja, S = floresta paludosa em verde). Os vetores e as barras representam as variáveis, indicando a força e a orientação das correlações e o percentual de contribuição em relação aos eixos da ordenação. EV = altitude, CD = distância da linha de costa, LD = distância de corpo hídrico, SM = umidade do solo, TA = área basal de árvores, CO = abertura do dossel, SD = diversidade de substratos, TH = altura média das árvores.

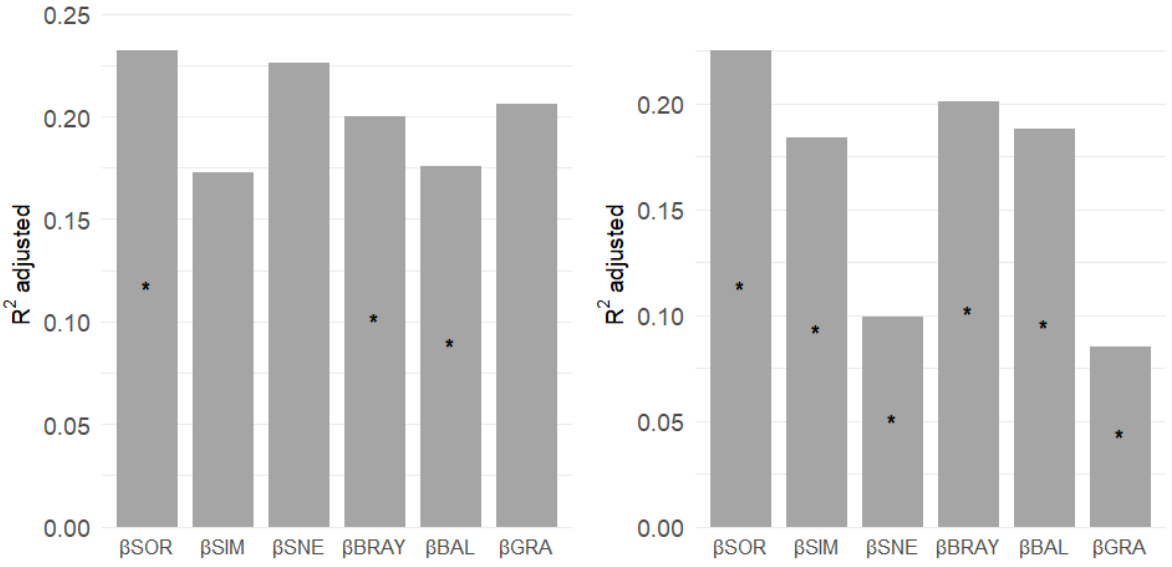


Fig. 3 Efeitos globais do gradiente ambiental e fatores (formação ou substrato) testado através da análise de redundância baseada em distância para a diversidade beta total (β_{SOR} e β_{BRAY}) e seus respectivos componentes, calculados par a par em escala local (esquerda) e pontual (direita), de briófitas das formações florestais costeiras do Rio Grande do Sul, Brasil. β_{SOR} =

diversidade beta total (Sørensen), β_{SIM} = componente de substituição de espécies, β_{SNE} = componente de aninhamento de espécies, β_{BRAY} = diversidade beta total (Bray-Curtis), β_{BAL} = componente de balanceamento de abundância, β_{GRA} = componente de gradiente de abundância. * = valores significativos ($p < 0.005$).

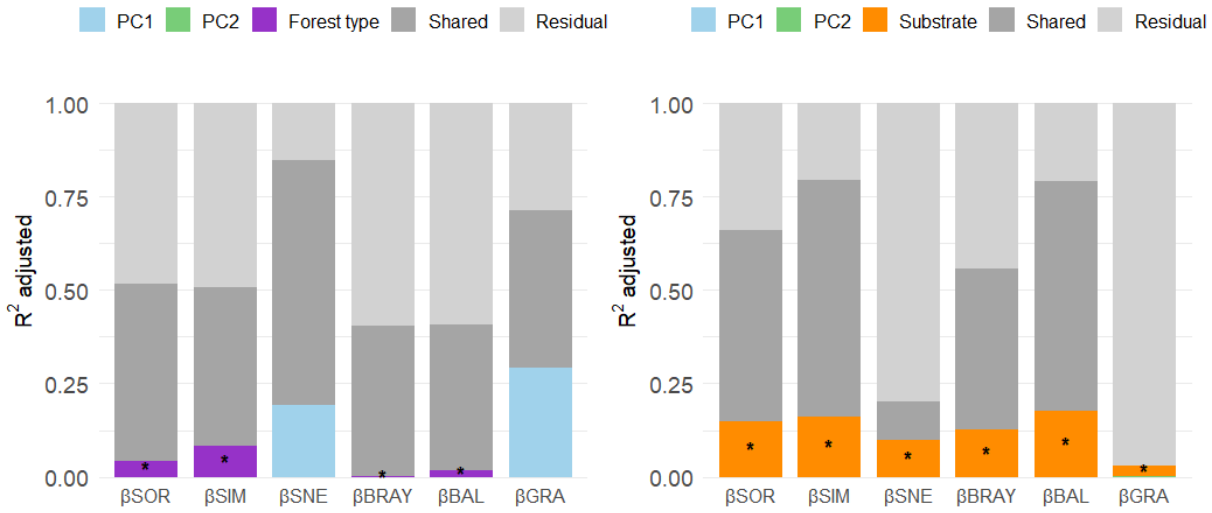


Fig. 4 Contribuição individual do gradiente ambiental e fatores (formação ou substrato), fração compartilhada e residual, baseada no particionamento da variância para a diversidade beta total (β_{SOR} e β_{BRAY}) e seus respectivos componentes, calculados par a par em escala local (esquerda) e pontual (direita), de briófitas das formações florestais costeiras do Rio Grande do Sul, Brasil. β_{SOR} = diversidade beta total (Sørensen), β_{SIM} = componente de substituição de espécies, β_{SNE} = componente de aninhamento de espécies, β_{BRAY} = diversidade beta total (Bray-Curtis), β_{BAL} = componente de balanceamento de abundância, β_{GRA} = componente de gradiente de abundância. * = valores significativos ($p < 0.05$).

Tabelas

Tab. 1 Resultados da análise de variância permutacional (PERMANOVA) e testes de homogeneidade de dispersão multivariada (PERMUTEST) para os efeitos da formação, do substrato e a interação de ambos na composição de briófitas das formações florestais costeiras do Rio Grande do Sul, Brasil. Df = graus de liberdade, R^2 = proporção da variância total explicada, F = estatística do teste, p = valor de significância, Df-G = graus de liberdade entre grupos, Df-R = graus de liberdade residual, Sq-S / Sq-M = soma e média dos quadrados das distâncias aos centróides dos grupos, * = valores significativos ($p < 0,05$).

Escala/ *Modelo*/ Fator	PERMANOVA				PERMUTEST					
	Df	R^2	F	p	Df-G	Df-R	Sq-S	Sq-M	F	p
Local (Habitat)										
Formação	1	0,20	3,98	0,001 *	1	16	0,010	0,010	1,23	0,289
Resíduos	16	0,80								
Total	17	1								
Pontual (Micro-hábitat)										
Modelo aditivo										
Formação	1	0,05	5,27	0,026 *	1	81	0,002	0,002	0,22	0,624
Substrato	6	0,25	4,50	0,001 *	6	76	0,168	0,028	1,61	0,147
Resíduos	75	0,69								
Total	82	1								
Modelo de interação										
Formação	1	0,06	7,37	0,001 *	1	81	0,002	0,002	0,22	0,624
Substrato	6	0,25	4,94	0,001 *	6	76	0,168	0,028	1,61	0,147
Interação	5	0,10	2,47	0,001 *	12	70	0,446	0,037	2,12	0,030*
Resíduo	70	0,59								
Total	82	1								

Tab. 2 Decomposição da diversidade beta e proporção dos componentes baseados na incidência (índice de Sørensen) e abundância (índice de Bray-Curtis), calculados para múltiplos locais em escala local e pontual, de briófitas das formações florestais costeiras do Rio Grande do Sul, Brasil. β_{SOR} = diversidade beta total (Sørensen), β_{SIM} = substituição de espécies, β_{SNE} = aninhamento de espécies, β_{BRAY} = diversidade beta total (Bray-Curtis), β_{BAL} = balanceamento de abundância, β_{GRA} = gradiente de abundância.

Escala espacial	Incidência					Abundância				
Contexto geográfico	β_{SOR}	β_{SIM}	%	β_{SNE}	%	β_{BRAY}	β_{BAL}	%	β_{GRA}	%
Local										
Paisagem geral	0,86	0,79	91,8	0,07	8,2	0,89	0,80	90,4	0,09	9,6
Floresta Rupestre	0,78	0,71	91,6	0,07	8,4	0,83	0,76	91,5	0,07	8,5
Floresta Paludosa	0,73	0,65	89,3	0,08	10,7	0,78	0,67	86,4	0,11	13,6
Pontual										
Paisagem geral	0,97	0,94	96,3	0,04	3,6	0,98	0,94	95,9	0,04	4,0
Floresta Rupestre	0,95	0,90	94,9	0,05	5,1	0,96	0,91	94,6	0,05	5,4
Floresta Paludosa	0,95	0,88	92,4	0,07	7,6	0,96	0,88	92,5	0,07	7,5

Tab. 3 Efeitos globais e independentes do gradiente ambiental e fatores (formação ou substrato) nos componentes da diversidade beta, calculada par a par em escala local e pontual, de briófitas das formações florestais costeiras do Rio Grande do Sul, Brasil. β_{SOR} = diversidade beta total (Sørensen), β_{SIM} = substituição de espécies, β_{SNE} = aninhamento de espécies, β_{BRAY} = diversidade beta total (Bray-Curtis), β_{BAL} = balanceamento de abundância, β_{GRA} = gradiente de abundância, R^2 = proporção da variância total explicada, R^2 adj. = proporção ajustada da variância total explicada, F = estatística do teste, p = valor de significância.

Escala	Teste global				CAP 1		PC1		PC2		Fator	
β_i	R^2	R^2adj.	F	p	F	p	F	p	F	p	F	p
Local												Formação
β_{SOR}	0,37	0,23	2,71	0,0336	5,0	0,0464	1,82	0,081	1,39	0,0298	3,07	0,05
β_{SIM}	0,32	0,17	2,18	0,0550	4,2	0,0546	2,05	0,056	1,47	0,0506	3,77	0,05
β_{SNE}	0,36	0,23	2,65	0,5500	7,0	0,3180	1,77	0,280	0,44	0,9910	0,48	0,83
β_{BRAY}	0,34	0,20	2,42	0,0002	3,9	0,0002	1,75	0,013	1,66	0,0002	2,46	0,02
β_{BAL}	0,32	0,18	2,21	0,0002	3,5	0,0298	2,14	0,003	2,04	0,0002	3,33	0,03
β_{GRA}	0,35	0,21	2,47	0,6330	6,1	0,2900	1,93	0,152	0,65	0,9900	0,64	0,68
Pontual												Substrato
β_{SOR}	0,30	0,23	3,97	0,0002	14,2	0,0002	3,86	0,065	2,52	0,06	4,04	0,0002
β_{SIM}	0,26	0,18	3,31	0,0002	10,6	0,0002	3,14	0,709	2,27	0,16	3,31	0,0002
β_{SNE}	0,19	0,10	2,12	0,0002	9,7	0,0004	1,92	0,085	1,47	0,10	2,34	0,0002
β_{BRAY}	0,28	0,20	3,58	0,0002	12,6	0,0002	3,55	0,042	2,23	0,03	3,67	0,0002
β_{BAL}	0,27	0,19	3,37	0,0002	11,1	0,0002	2,71	0,803	2,37	0,05	3,45	0,0002
β_{GRA}	0,17	0,09	1,95	0,0002	8,7	0,0002	1,88	0,135	1,26	0,15	2,14	0,0004

Tab. 4 Partição da variância explicada pelo gradiente ambiental (PC1 e PC2) e fatores para a diversidade beta, calculada par a par em escala local e pontual, de briófitas das formações florestais costeiras do Rio Grande do Sul, Brasil. β_{SOR} = diversidade beta total (Sørensen), β_{SIM} = substituição de espécies, β_{SNE} = aninhamento de espécies, β_{BRAY} = diversidade beta total (Bray-Curtis), β_{BAL} = balanceamento de abundância, β_{GRA} = gradiente de abundância, R^2 adj. = proporção ajustada da variância total explicada, p = valor de significância.

Escala/ β_i	PC1		PC2		Fator		Compartilhado	Residual
	R^2 adj.	p	R^2 adj.	p	R^2 adj.	p	R^2 adj.	R^2 adj.
Local						Formação		
β_{SOR}	0	0,09	0	0,037	0,043	0,03	0,47	0,48
β_{SIM}	0	0,06	0	0,064	0,084	0,04	0,42	0,49
β_{SNE}	0,193	0,24	0	0,991	0	0,64	0,66	0,15
β_{BRAY}	0	0,03	0	0,001	0,002	0,02	0,40	0,60
β_{BAL}	0	0,04	0	0,001	0,018	0,05	0,39	0,59
β_{GRA}	0,293	0,09	0	0,990	0	0,51	0,42	0,29
Pontual						Substrato		
β_{SOR}	0	0,11	0	0,061	0,15	0,0002	0,51	0,34
β_{SIM}	0	0,36	0	0,035	0,16	0,0002	0,63	0,21
β_{SNE}	0	0,28	0	0,333	0,10	0,0002	0,10	0,80
β_{BRAY}	0	0,11	0	0,032	0,13	0,0002	0,43	0,44
β_{BAL}	0	0,45	0	0,007	0,18	0,0002	0,62	0,21
β_{GRA}	0	0,29	0,001	0,483	0,03	0,0002	0	0,97

Material suplementar

Tabela Suplementar 1. Número de subparcelas amostradas em cada parcela, considerando os diferentes substratos amostrados nas formações florestais costeiras do Rio Grande do Sul, Brasil. DL = Tronco em decomposição, ER = Raíz exposta, LF = folha, RK = rocha, SL = solo, TB = base de tronco e TT = tronco.

	Floresta Rupestre (H)									Floresta Paludosa (S)									
	1A	1B	1C	2A	2B	2C	3A	3B	3C	1A	1B	1C	2A	2B	2C	3A	3B	3C	Total
DL	1	5	3	0	3	1	0	0	2	5	1	6	3	5	4	13	8	14	74
ER	2	3	1	2	3	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	15
LF	3	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	2	9
RK	0	3	0	9	0	8	9	6	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	39
SL	0	1	1	1	0	0	0	5	0	1	4	1	21	5	4	6	1	6	57
TB	10	12	10	5	9	4	9	6	7	11	10	5	11	17	16	19	15	13	189
TT	10	10	10	5	9	4	3	6	5	11	10	3	11	17	17	19	15	13	178
Total	26	34	26	22	24	19	21	23	18	28	25	15	46	44	42	59	41	48	561

Tabela Suplementar 2. Variáveis ambientais, espaciais e estruturais caracterizando as dezoito parcelas estudadas nas formações florestais costeiras do Rio Grande do Sul, Brasil. SM = umidade do solo, EV = altitude, CD = distância da linha de costa, LD = distância de corpo hídrico, CO = abertura do dossel, TA = área basal de árvores, TH = altura média das árvores, HC = cobertura herbácea, SD = diversidade de substratos.

Parcelas	SM (%)	EV (m)	CD (m)	LD (m)	CO[1] (%)	TA (m²)	TH (m)	SD[2]
Floresta Rupestre								
H1A	13,11	41	632	2952	12,87	0,569	10,0	0,683
H1B	19,53	54	845	2717	15,61	0,308	8,3	0,744
H1C	6,43	44	546	2933	11,30	0,261	7,0	0,686
H2A	19,32	39	3116	205	17,59	0,242	8,3	0,728
H2B	9,15	56	3273	306	12,14	0,401	9,7	0,688
H2C	17,29	53	3214	314	12,49	0,162	8,0	0,720
H3A	26,79	20	5947	84	12,98	0,281	8,2	0,667
H3B	30,38	19	5898	54	15,29	0,247	7,5	0,749
H3C	28,75	20	5910	36	12,72	0,207	9,0	0,694
Floresta Paludosa								
S1A	82,35	4	3051	4987	12,54	0,312	10,0	0,658
S1B	57,14	6	2565	3712	16,72	0,223	8,4	0,653
S1C	65,71	11	1899	3124	10,39	0,230	10,0	0,684
S2A	86,67	5	10575	1530	22,00	0,071	4,0	0,673
S2B	86,44	8	10760	1567	16,68	0,153	5,4	0,676
S2C	82,89	8	10949	1636	14,44	0,245	6,1	0,672
S3A	86,25	7	10927	405	11,88	8,508	7,5	0,733
S3B	83,33	7	10981	423	9,46	3,989	7,3	0,692
S3C	68,52	7	10777	351	12,54	2,804	6,3	0,751

1 A interceptação difusa não-direta (DIFN) foi estimada por meio de fotos digitais capturadas com lentes hemisféricas e analisadas usando o pacote HemispheR (Chianucci & Macek 2024).
2 A diversidade de substratos foi calculada com base no número de subparcelas por substrato em uma parcela, usando o índice de diversidade de Simpson.

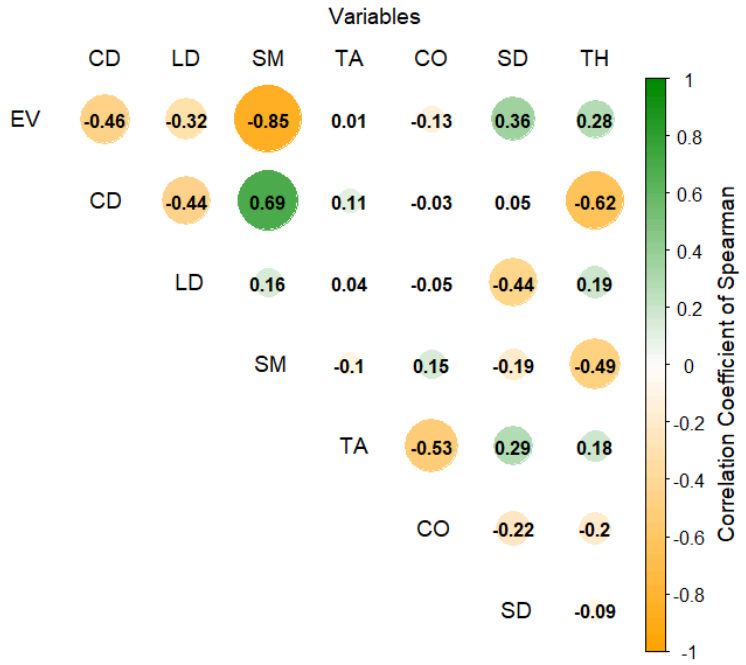


Figura Suplementar 2 Coeficiente de correlação entre variáveis com base no método de Spearman, registradas para cada uma das dezoito parcelas das formações florestais costeiras do Rio Grande do Sul, Brasil. EV = altitude, CD = distância da linha de costa, LD = distância de corpo hídrico, SM = umidade do solo, TA = área basal de árvores, CO = abertura do dossel, SD = diversidade de substratos, TH = altura média das árvores.

CAPÍTULO III

Biodiversity and Conservation (2025) 34:4641–4658
https://doi.org/10.1007/s10531-025-03171-1

ORIGINAL RESEARCH

Influence of microhabitats on the bryophyte community in a coastal subtropical forest

Talita da Silva Dewes[1] · **Wanessa Vieira Silva Menezes Batista**[2] · **Juçara Bordin**[3] · **Jorge Luiz Waechter**[1]

Received: 28 January 2025 / Revised: 22 July 2025 / Accepted: 22 September 2025 /
Published online: 6 October 2025
© The Author(s), under exclusive licence to Springer Nature B.V. 2025

Abstract

Quantitative data on the distribution of bryophytes across forest microhabitats remain scarce, despite their significant roles to these ecosystems and potential to understand ecological processes. Here, we investigated bryophyte community structure at the microhabitat scale in a coastal subtropical forest, focusing on species-substrate relationships and their drivers. We sampled nine 10 × 10 m plots across three sites and collected bryophytes from 20 × 20 cm subplots on seven substrates: decomposing log, exposed root, leaf, rock, soil, tree base, and tree trunk. We assessed abundance, cover, frequency, species richness, and importance value (IV). We also recorded spatial, stand structure, and abiotic variables. In total, we recorded 99 bryophyte species, belonging to the Marchantiophyta (58) and Bryophyta (41), distributed across 28 families and 53 genera. *Lejeunea flava* was the most dominant species (IV = 8.09). Total abundance, cover, and species richness varied across substrates, from lowest on leaves to highest on tree trunks, but their contributions to community structure were not significantly different. Substrates formed distinct groups in terms of species composition (R^2 = 28%, p = 0.001), although non-epiphytic substrates showed no significant differences among them. Species composition was strongly influenced by mature forest characteristics, such as higher tree basal area (R^2 = 35%, p < 0.002) and tree height (R^2 = 21%, p < 0.02), and soil moisture (R^2 = 16%, p < 0.03). These findings highlight the importance of conserving local conditions and forest microhabitats for maintaining bryophyte diversity and community structure, reinforcing the need for habitat-specific conservation strategies.

Keywords Liverworts · Mosses · Niche · Similarity · Substrates

Communicated by Riccardo Guarino.

✉ Talita da Silva Dewes
talitadewes@gmail.com

[1] Federal University of Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brazil

[2] University of Pernambuco, Petrolina, Brazil

[3] State University of Rio Grande do Sul, Osório, Brazil

Introduction

Microhabitats are responsible for forest environmental heterogeneity in small scales, offering protection, foraging, roosting, breeding, and oviposition sites for several species, varying according to light and moisture conditions (Stein and Kreft 2015). The greater resource availability resulting from spatial distribution of microhabitats can enhance both taxonomic and ecological diversity of animals and plants (Stein and Kreft 2015; Heidrich et al. 2023). Forest microhabitats related to tree heterogeneity may support high species richness of dependent life forms, as many epiphytic bryophytes, contributing to the overall biodiversity of tropical forests (Gradstein et al. 2001; Mota de Oliveira and Ter Steege 2015; Chen et al. 2017). Moreover, tree heterogeneity also affects the forest floor, providing microhabitat and resource diversity for a variety of animals, including mammals, birds, and invertebrates (Gorczynski et al. 2023; Heidrich et al. 2023), and again plants such as terrestrial bryophytes (Mandl et al. 2009; Chen et al. 2017; Jiang et al. 2018).

Bryophytes in a wide sense are small plants, comprising three major lineages of the embryophytes, commonly known as hornworts, liverworts, and mosses (Goffinet and Shaw 2009), all of them adapted to grow in most forest microhabitats (Frahm 2003). They act as structural components and play several ecological roles, including nutrient cycling, water retention, erosion control, temperature regulation, interactions with mycorrhizal fungi, effects on seed germination and seedling survival, and providing habitat for other organisms (Slate et al. 2024; Glime 2024). Due to their capacity to rapidly absorb and lose water, their metabolic and reproductive activities are closely regulated by moisture conditions (Goffinet and Shaw 2009). Consequently, bryophytes are sensitive to small-scale environmental factors, such as local abiotic conditions (Chen et al. 2017; Batista et al. 2024; Dai et al. 2025) and microhabitat characteristics (Batista and Santos 2016; Lombo Sanchez et al. 2023). They are also influenced by a wide range of large-scale factors, including regional climate and vegetation types (Costa et al. 2020; Batista et al. 2021; Martins et al. 2024). These adaptive features turn bryophytes into efficient model organisms for understanding the ecological processes involved in community assembly (Patiño et al. 2022).

Community assembly is shaped by patterns of diversity, abundance, and composition of species (Vellend 2010; Weiher et al. 2011; Thompson et al. 2020). The distribution of bryophyte communities in forest microhabitats is presently known for distinct vegetation types, including boreal (Cole et al. 2008), temperate (Pharo and Beattie 2002; Gabriel and Bates 2005; Chen et al. 2017), tropical (Cornelissen and Gradstein 1990; Holz et al. 2002), and subtropical forests (Dai et al. 2025). Some of these studies addressed the drivers of bryophyte community structure in these forests (Pharo and Beattie 2002; Gabriel and Bates 2005; Chen et al. 2017; Dai et al. 2025). However, it still remains unclear how local abiotic conditions, such as forest structure, substrate diversity, and humidity levels, shapes bryophyte communities across forest microhabitats.

This study set out to understand the community structure of bryophytes at the microhabitat scale in a coastal subtropical forest, aiming to assess the relationships between several substrate types. To achieve these goals, the following questions were addressed: (i) How do different substrates contribute to the structuring of the bryophyte community? (ii) How similar is the taxonomic composition of bryophytes across different substrates in this vegetation type? (iii) Which variables predominantly affect bryophyte community structure? We tested the following hypotheses: (i) epiphytic substrates are expected to have a greater contribution

than other substrates in terms of species richness, abundance, and cover; (ii) the taxonomic composition is expected to be distinctly structured by substrate type, reflecting adaptive differences of species in relation to microhabitats; (iii) it is hypothesized that variables related to humidity are the main drivers of bryophyte community structure, since this group of plants is strongly selected by environmental variations concerning water availability.

Methods

Study area

Hill Forests, as circumscribed in this study, occur on rocky elevations, scattered within an overall sedimentary matrix, covered by several plant formations collectively known as Restinga vegetation, varying from coastal dune fields to grasslands, shrublands, and forests (Waechter 1985; Marques et al. 2015). The studied hills have a basaltic bedrock, and are mostly found in the northern coastal region of the Rio Grande do Sul (Fig. 1), around 29°25' S and 49°50' W (Buchmann et al. 2009).

The Hill Forest formations usually occur on shallow soils of slopes and tops of basaltic low elevations, generally not exceeding 60 m a.s.l. As a consequence, the forests show a relatively low height (less than 10 m), but the floristic composition is similar to the regional Atlantic Forest, with several tree-species belonging to the Myrtaceae, Lauraceae and Euphorbiaceae, often covered with many epiphytic species of the families Orchidaceae and Bromeliaceae (Waechter 1985; Duarte and Bencke 2006; Silva Filho et al. 2013). The regional climate is subtropical humid (Cfa-type according to the Köppen classification), with a strong influence of the nearby Atlantic Ocean, and the more inland escarpments of the South-Brazilian Plateau. The mean annual temperature and rainfall are around 19 °C and 1400 mm, respectively (Alvares et al. 2013).

Sampling design

We sampled nine random 10 × 10 m plots across three Hill Forest sites (H1, H2, H3), from September 2022 until April 2023. At each site, a grid was overlaid within the boundaries of the mapped area (shapefile), with lines spaced at least 50 m apart. Three intersection points were then randomly selected for plot placement. We collected bryophytes from 20 × 20 cm subplots placed on seven substrate types: decomposing log, exposed root, leaf, rock, soil, tree base (up to 0.3 m trunk height), and tree trunk (at 1.5 m height). Only trees with DBH (diameter at breast height) ≥ 15 cm were included.

Within each plot, as many subplots as possible were obtained for each substrate type. The number of subplots per substrate type ranged from 0 to 12 (Tab. S1). All subplots from the same substrate within each plot were pooled into a single sample to reduce matrix sparsity and increase statistical power, since many subplots contained few species. Eventually, some substrate types were absent or not colonized by bryophytes in the plot. This procedure resulted in a total of 42 samples, each representing a specific substrate type within a plot.



Fig. 1 Location and general overview of the study area in the northern coastal region of Rio Grande do Sul, Brazil. (A) Continental and local geographic context of the study sites. (B) Representative views of Hill Forest vegetation at the three sampled sites

Species identification

Despite the relatively small size of the subplots, the removal of large populations of bryophytes was avoided, and only a portion was collected, necessary for both identification and preservation as herbarium material. The identification of species was based on morphological attributes observed in stereo- and optical microscopes, specialized literature, examination of herbarium material, and consultations with specialists. The taxonomic classification of the species follow Crandall-Stotler et al. (2009) for Marchantiophyta, and Goffinet et al. (2009) for Bryophyta, with modifications applied for Sematophyllaceae according to Carvalho-Silva et al. (2017). The collected specimens will be subsequently incorporated in the ICN Herbarium, at the Federal University of Rio Grande do Sul.

Community metrics

The community metrics assessed were abundance, cover, frequency (in absolute and relative values), and species richness. Abundance was defined as the sum of all occurrences of species in the subplots of a given sample. In turn, frequency was assumed as the occurrence of species in a sample. Cover was defined as the sum of individual species cover values in the subplots of a given sample. Species cover was estimated through proportional calculations based on relative cover (%) of each species observed under the microscope and bryophyte cover (cm^2) of a given subplot visually estimated in the field using a transparent 20 × 20 cm acetate template. An importance value (IV) was calculated as the mean of the sum of relative frequency and cover values. This metric varies from 0 to 100, and is supposed to stand for the relative participation of species in samples or communities (Mueller-Dombois and Ellenberg 1974; Jiang et al.).

Variables.

Nine variables were recorded per plot (Table 1). The spatial variables such as coastline distance, elevation, and lagoon distance were registered using Google Earth Pro software (version 7.3.6) (Google 2024). Soil moisture was measured by the difference between the weight of one soil sample obtained from each plot at a depth 15 cm and the weight after kiln drying (Caputo and Caputo 2017). Stand structure variables were calculated from data recorded in situ. Diffuse non-interceptance (DIFN) also called canopy openness was estimated by digital pictures captured at ground level with hemispherical lenses coupled to Iphone 13 and analyzed using hemispheR package (Chianucci and Macek 2024). The cover of the herb layer was estimated according to an ordinal scale, where 1 = up to 2% cover; 2 = 3 to 10%; 3 = 11 to 25%; 4 = 26 to 50%; and 5 = 51 to 100% cover (Causton 1988). The substrate diversity was calculated based on the number of subplots per substrate in a plot, with the Simpson's diversity index (Chen et al. 2017). The basal area of the sampled trees was calculated from the DBH measures, and then summing all values to estimate the total tree basal area per plot. The average tree height resulted from individual height estimations.

Table 1 Variables recorded for the nine plots of the Hill Forest sites (H1, H2, H3) in the Northern coastal region of Rio Grande do Sul, Brazil

Variables \ Plot	H1A	H1B	H1C	H2A	H2B	H2C	H3A	H3B	H3C
Soil moisture (%)	13	20	6	19	9	17	27	30	29
Spatial									
Coastline distance (m)	632	845	546	3116	3273	3214	5947	5898	5910
Elevation (m)	41	54	44	39	56	53	20	19	20
Lagoon distance (m)	2952	2717	2933	205	306	314	84	54	36
Stand structure									
Canopy openness[a]	12.87	15.61	11.30	17.59	12.14	12.49	12.98	15.29	12.72
Herbaceous layer cover[b]	5	3	4	5	5	5	4	4	5
Substrate diversity[c]	0.683	0.744	0.686	0.728	0.688	0.720	0.667	0.749	0.694
Tree basal area (m^2)	0.577	0.312	0.264	0.245	0.406	0.164	0.285	0.250	0.210
Tree height (m)	10	8	7	8	10	8	8	8	9

[a]Diffuse non-interceptance (DIFN) was estimated by digital pictures captured with hemispherical lenses and analyzed using HemispheR – R package. [b]The cover of the herbaceous layer was estimated according to the ordinal scale of Causton (1988). [c]The substrate diversity was calculated based on the number of subplots per substrate in a plot, using the Simpson index of diversity

Data analysis

To test for differences in community metrics among substrates, we applied permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA) based on values of species richness, abundance, and cover, using the 'adonis2' function from the vegan package (Oksanen et al. 2024). The assumption of homogeneity of multivariate dispersion was verified using the 'betadisper' and 'permutest' functions from vegan package. In addition, to assess pairwise differences in bryophyte community metrics among substrates, we performed a Pairwise Multilevel Comparison using the 'pairwise.adonis' wrapper function (Arbizu 2017). Prior to analysis, these quantitative variables were standardized using the 'decostand' function from the vegan package, and Euclidean distance matrix was calculated using the 'dist' function. The leaf samples were excluded from PERMANOVA and comparison analyses because of low samples.

Species accumulation curves were generated using the 'specaccum' function from vegan package (Oksanen et al. 2024) to compare species richness across substrates. Species abundance between samples were standardized by Hellinger method, using the 'decostand' function from the vegan package. The Bray-Curtis dissimilarity index was calculated with the 'vegdist' function from vegan package. This dissimilarity matrix was used for clustering, ordination, and multivariate analyses. Cluster analysis (CA) was performed using the 'hclust' function with Unweighted Pair Group Method, and Arithmetic averages (UPGMA) to explore taxonomic similarities among substrates.

A permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA) was performed with the 'adonis2' function from vegan package (Oksanen et al. 2024) to assess the effect of substrate type on species composition. The assumption of homogeneity of multivariate dispersion was verified using the 'betadisper' and 'permutest' functions from vegan package. A Pairwise Multilevel Comparison was performed using the 'pairwise.adonis' wrapper function (Arbizu 2017) to check differences in the species composition between substrate pairs. Non-metric multidimensional scaling (NMDS) was performed using the 'metaMDS' function from vegan package to check taxonomic similarities among substrates. The leaf samples were excluded from NMDS and comparison analyses because of low samples.

Principal component analysis (PCA) was performed using the 'prcomp' function to check the similarity between sites by correlation with the variables scaled by standardization. The variable correlation was tested using the 'cor' function and the highly correlated variables were excluded, namely elevation, distance from coastline and lagoon. To ensure the use of only independent variables in subsequent analyses, the remaining variables were tested using the 'vif' function from usdm package (Naimi 2023), all showing variance inflation factors < 4. An analysis of correspondence between variables and taxonomic composition was performed with the 'envfit' function from vegan package (Oksanen et al. 2024) to visualize the underlying variables that are covarying with species composition, and thus potentially driving changes in the community. All statistical analyses and tests were performed with the software R 4.4.0 (R Core Team 2024).

Results

Our results indicate that epiphytic substrates harbor distinct bryophyte communities and account for the highest values of species abundance, cover, and richness. However, their contribution did not differ significantly from other substrates when community metrics were compared. Substrate type explained a substantial variation in species composition, with significant differences primarily observed between tree bases and trunks, and the remaining substrate types. Substrates located closer to the forest floor, such as decomposing logs, exposed roots, rocks, and soil, showed taxonomic affinities. Among the measured variables, basal area, tree height, and soil moisture together accounted for a considerable proportion of the variation in taxonomic composition.

Community structure

A total of 99 species was recorded, belonging to Marchantiophyta (58) and Bryophyta (41), distributed within 28 families, and 53 genera (Tab. S2). In total, 841 bryophyte occurrences were recorded in 229 subplots. The richest family was by far Lejeuneaceae (33), whereas other families showed seven or less species each. The liverwort species *Lejeunea flava* was the most important species. This species, along with twelve others, showed an IV ≥ 2.00, representing more than half of the total of importance value (Table 2). The cumulative importance value per division was higher for Marchantiophyta (55) than Bryophyta (45).

Bryophyte communities showed slight differences in abundance, cover, and species richness across substrates (Table 3). The most expressive species richness per substrate was the tree trunk and the tree base, with 64 and 59 species, respectively. The comparison of bryophyte substrates through abundance curves of cumulative richness (Fig. 2) showed the highest absolute values for tree base and tree trunk, followed by rock. The total bryophyte cover per substrate followed the same pattern as abundance (Fig. 3). The leaf and soil samples showed lowest abundance, cover, and richness.

PERMANOVA revealed that substrate type explained 45% of the variation in abundance, cover, and richness ($p = 0.001$). Additionally, the test for homogeneity of multivariate dispersion indicated no significant variation among substrate types ($F = 2.19$, $p = 0.06$), supporting the observed results. Pairwise Multilevel Comparison identified high dissimilarities ($R^2 > 40\%$) in community structure between some substrate pairs (Table 3), although these differences were not statistically significant after adjustment for multiple comparisons (p-adjusted > 0.05).

Taxonomic similarities

In terms of species composition, 36 species (36%) were found exclusively on a single substrate type, most of them on tree trunks (18) and tree bases (8). The remaining species showed no clear preference, occurring on two to six different substrates. Among these, 11 species were restricted to tree bases and tree trunks, while six species were recorded only on tree bases and rocks. In the cluster analysis, the samples were grouped mainly by substrate sets rather than sites (Fig. S1). Leaf samples formed a clearly distinct group, with a species composition almost entirely different from all other samples. The Bray-Curtis dissimilarity

Table 2 Community metrics of the most important bryophyte species (IV > 2.00) recorded on Hill Forest sites in the Northern coastal region of Rio Grande do Sul, Brazil

Species	Family	FR (%)	AB	CO (cm^2)	IV
Lejeunea flava	Lejeuneaceae	47.62	69	7485	8.09
Isopterygium tenerum	Hypnaceae	52.38	49	5597	6.80
Brittonodoxa subpinnata	Sematophyllaceae	59.52	66	4528	6.27
Helicodontium capillare	Brachytheciaceae	57.14	50	3936	5.69
Rhyncho-stegium conchophyllum	Brachytheciaceae	45.24	33	3492	4.80
Lejeunea phyllobola	Lejeuneaceae	35.71	31	1968	3.16
Metzgeria furcata	Metzgeriaceae	19.05	19	2828	3.10
Neckeropsis disticha	Neckeraceae	16.67	16	2602	2.82
Lejeunea laetevirens	Lejeuneaceae	33.33	20	1566	2.74
Frullania ericoides	Frullaniaceae	26.19	26	1780	2.59
Lejeunea glaucescens	Lejeuneaceae	35.71	20	1160	2.52
Lejeunea ptosimophylla	Lejeuneaceae	28.57	21	1078	2.14
Syrrhopodon gaudichaudii	Calymperaceae	21.43	15	1338	2.02
Other species		640.48	406	23,406	47.26

FR = frequency.
AB = abundance. CO = cover.
IV = importance value

index was higher (D = 0.65 to 0.75, Cophenetic correlation coefficient = 0.78), pointing to low floristic affinity among groups.

The NMDS (stress = 0.18) revealed differences in species composition along the first axis (Fig. 4), separating two main substrate sets. The decomposing log, exposed root, rock, and soil samples were grouping at the left side of the diagram, while corticolous samples, such as tree trunk and tree base, were positioned on the right. The second Axis showed that exposed root and decomposing log samples were scattered between the rock (upper section) and soil samples (central region). PERMANOVA results indicated significant differences in species composition explained by substrate type (R^2 = 30%, $p = 0.001$). However, the low cohesion observed in the NMDS ordination suggests considerable within-group variation for some substrate types. Pairwise comparisons revealed significant differences in species composition between several substrate pairs, particularly between tree base and tree trunk versus soil and exposed root, and between tree trunk versus decomposing log and rock (Table 3). The test for homogeneity of multivariate dispersion showed no significant differences in within-group variability ($F = 0.12$, $p = 0.99$), thus supporting the PERMANOVA results.

Table 3 Results of the pairwise multilevel comparison (Arbizu 2017) of bryophyte community structure (abundance, cover, and richness) and species composition between substrate pairs in Hill Forest sites in the Northern coastal region of Rio Grande do Sul, Brazil

Substrate Pair	Community Structure				Species Composition			
	F	R^2	*p*	*p*-adjusted	F	R^2	*p*	*p*-adjusted
Decomposing log vs. Exposed root	0.31	0.03	0.70	1	2.26	0.18	0.05	0.71
Decomposing log vs. Tree base	6.10	0.38	0.01	0.17	2.39	0.16	0.01	0.08
Decomposing log vs. Tree trunk	1.84	0.19	0.18	1	3.54	0.21	0.00	0.02*
Decomposing log vs. Rock	10.49	0.45	0.01	0.08	2.59	0.21	0.00	0.03*
Decomposing log vs. Soil	6.57	0.34	0.02	0.23	2.41	0.23	0.03	0.44
Exposed root vs. Tree base	7.40	0.43	0.01	0.21	3.32	0.20	0.00	0.03*
Exposed root vs. Tree trunk	2.23	0.22	0.15	1	5.22	0.29	0.00	0.02*
Exposed root vs. Rock	12.20	0.48	0.01	0.11	1.55	0.13	0.14	1
Exposed root vs. Soil	8.01	0.38	0.02	0.26	1.39	0.15	0.18	1
Tree base vs. Tree trunk	7.91	0.50	0.01	0.21	1.30	0.08	0.20	1
Tree base vs. Rock	0.48	0.04	0.53	1	2.20	0.14	0.01	0.12
Tree base vs. Soil	11.84	0.52	0.01	0.09	4.33	0.28	0.00	0.03*
Tree trunk vs. Rock	0.76	0.05	0.43	1	3.74	0.22	0.00	0.02*
Tree trunk vs. Soil	0.82	0.06	0.42	1	5.01	0.31	0.00	0.02*
Rock vs. Soil	7.75	0.41	0.02	0.27	1.96	0.20	0.07	1

*Pairs with significant difference considering p-adjusted < 0.05

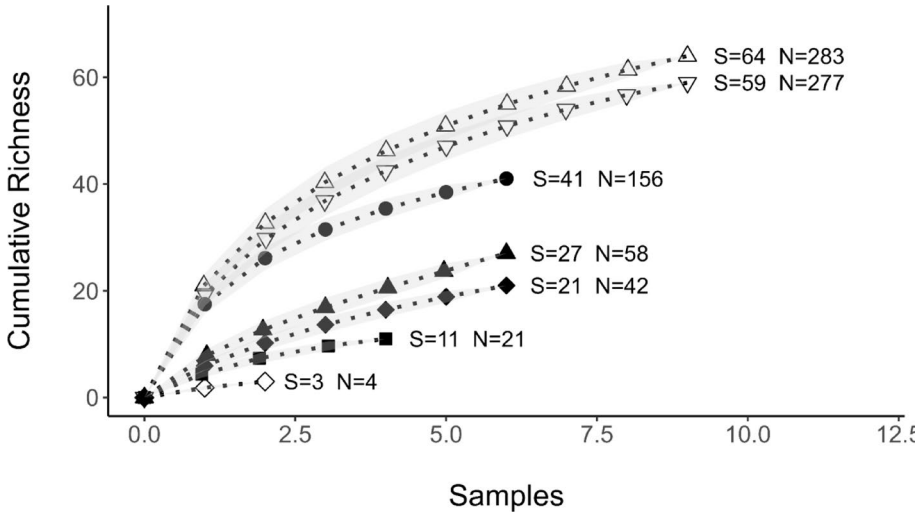


Fig. 2 Species accumulation curves comparing bryophyte richness and abundance across substrates in Hill Forest sites in the northern coastal region of Rio Grande do Sul, Brazil. Symbols represent substrates as follows: ▲ = decomposing log, ◆ = exposed root, ◇ = leaf, ● = rock, ■ = soil, ▽ = tree base, and △ = tree trunk. Total richness (S) and total occurrences (N) per substrate are indicated at the end of each curve

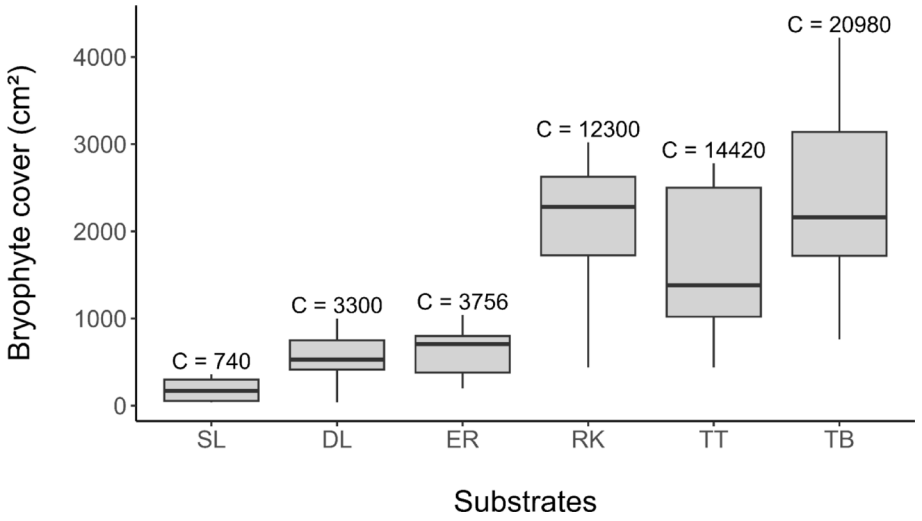


Fig. 3 Boxplots showing the distribution of bryophyte cover across different substrates in Hill Forest sites in the northern coastal region of Rio Grande do Sul, Brazil. DL = decomposing log, ER = exposed root, RK = rock, SL = soil, TB = tree base, and TT = tree trunk. C = Total bryophyte cover (cm²) per substrate

Influence of variables

The PCA showed relatively high heterogeneity both among Hill Forests sites (H1, H2, H3), as well as the three plots within the same site (Fig. 5). The cumulative variance in the first two ordination-axes was quite explanatory (65.74%). Four variables, namely the distance from the coastline, the soil moisture, the distance from the lagoon, and elevation, showed the strongest correlation with the ordination of samples along Axis 1. Otherwise, the stand structure variables mostly contributed along Axis 2, these being the cover of the herb layer, the substrate diversity, and the average tree height.

Taxonomic composition of bryophyte species across substrates was significantly associated with forest structural variables and local moisture conditions. Tree basal area exhibited the strongest relationship with species composition ($R^2 = 35\%$, $p < 0.002$), followed by tree height ($R^2 = 21\%$, $p < 0.02$) and soil moisture ($R^2 = 16\%$, $p < 0.03$). In contrast, cover of herb layer, canopy openness, and substrate diversity were not significantly associated with species composition ($p > 0.05$) (Fig. 4; Table 4).

Discussion

Community structure

The highest species richness and abundance on tree trunks and tree bases, as found in this study, is in line with reports from Brazilian tropical forests (Germano and Pôrto 2006; Cifuentes-García et al. 2020; Costa et al. 2020; Koga and Peralta 2021). In contrast, studies conducted in temperate and boreal forest have reported different patterns, showing higher richness on rocks (Pharo and Beattie 2002; Cole et al. 2008; Chen et al. 2017). The higher

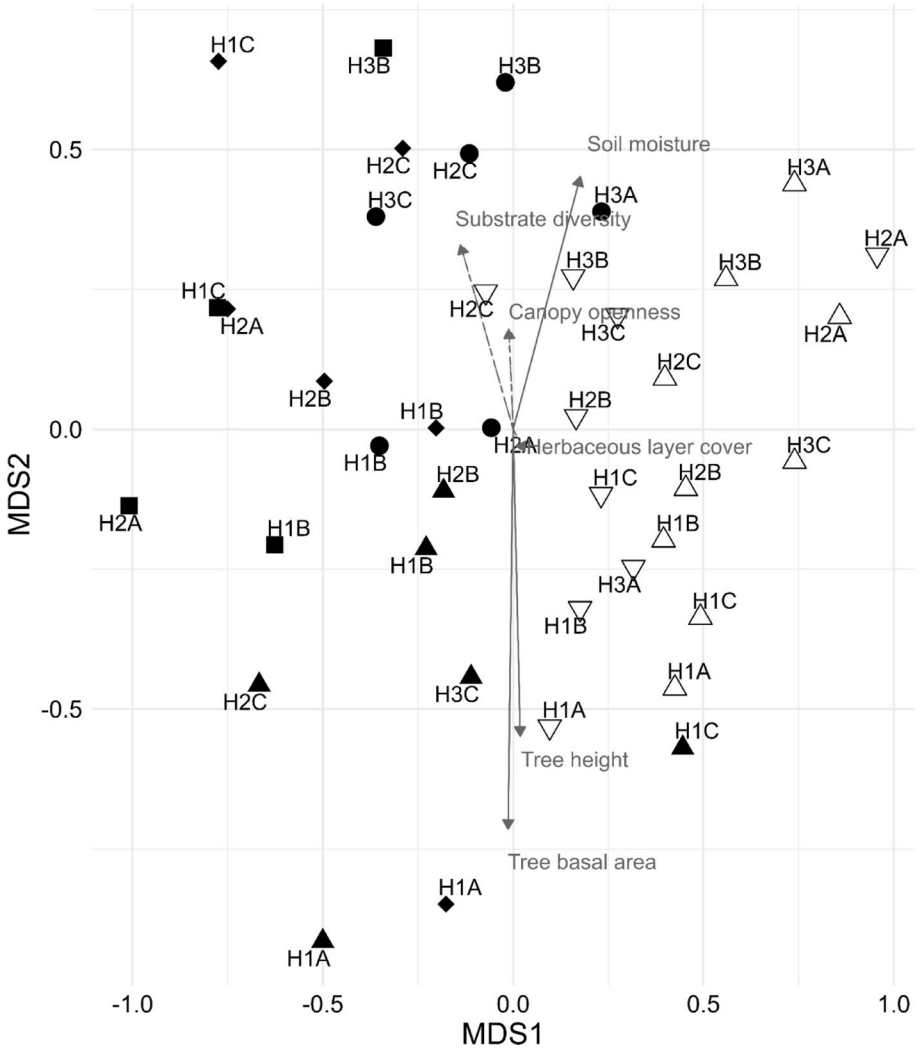


Fig. 4 Non-metric multidimensional scaling (NMDS) based on the Bray–Curtis dissimilarity index among bryophyte communities in Hill Forest sites in the northern coastal region of Rio Grande do Sul, Brazil. Each point represents a sampling unit, labeled by study site (H1, H2, H3) and plot (A, B, C), and shaped according to the substrate: ▲ = decomposing log, ◆ = exposed root, ● = rock, ■ = soil, ▽ = tree base, and △ = tree trunk. Vectors indicate the direction and strength of correlations between variables and species composition. Significant vectors ($p < 0.05$) are shown as solid lines, while non-significant vectors are represented by dashed lines

abundance of epiphytic bryophytes might be related to the larger availability of these substrates in the tropical forests, while the higher richness may also be related to a wider range of microhabitats, provided by heterogeneity of phorophytes, which in turn affect light incidence, bark surface, and pH (Silva and Pôrto 2013; Batista and Santos 2016; Lombo Sanchez et al. 2023).

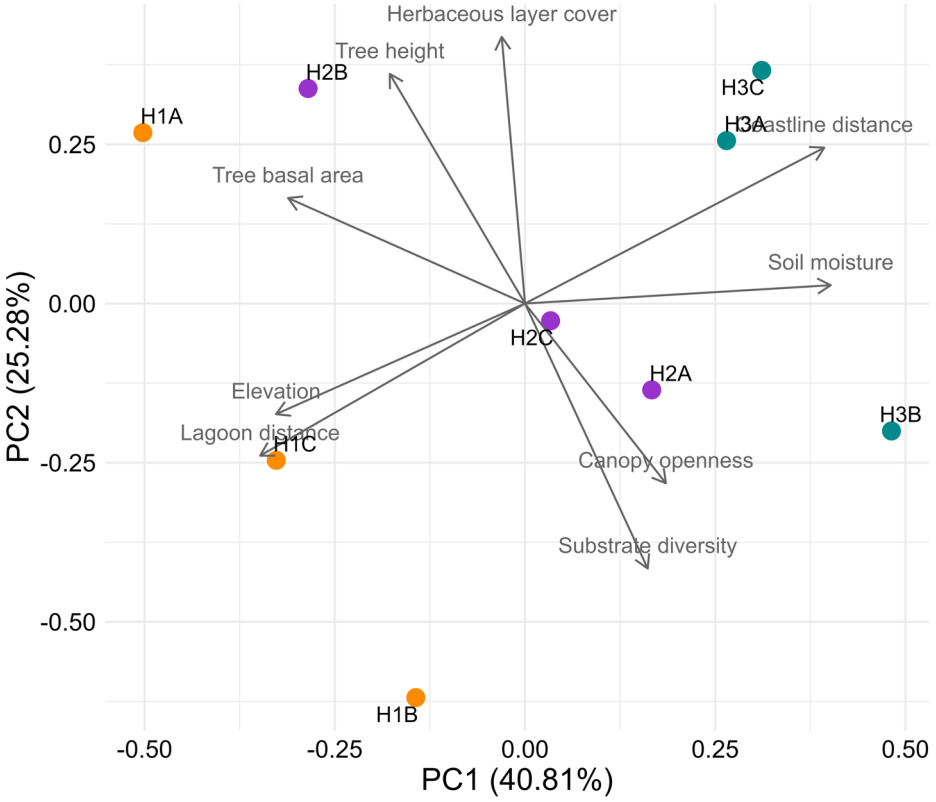


Fig. 5 Principal component analysis (PCA) showing the similarity among sample plots based on correlations with standardized variables. Each point represents a sampling unit, identified by study site (H1, H2, H3) and plot (A, B, C), and colored according to site. Vectors represent variables, with their direction and length indicating the strength and orientation of correlations with the ordination axes

Table 4 Results of correspondence analysis (Oksanen et al. 2024) between variables and bryophyte species composition of different substrates in the Hill Forest sites in the Northern coastal region of Rio Grande do Sul, Brazil

Variable	NMDS1	NMDS2	R^2	p
Canopy openness	−0.06329	0.99799	0.022	0.651
Herbaceous layer cover	0.6104	−0.79209	0.002	0.971
Soil moisture	0.364	0.9314	0.163	0.026*
Substrate diversity	−0.38655	0.92227	0.089	0.185
Tree basal area	−0.01859	−0.99983	0.355	0.002**
Tree height	0.03417	−0.99942	0.209	0.017*

*Significance p-value < 0.05, **Higher significance p-value < 0.002

Other substrates, as the leaf and soil samples, exhibited the lowest values of abundance, cover, and species richness in the study. In contrast to our findings, a much higher proportion of species occurring on leaves has been reported in tropical study sites (Germano and Pôrto 2006; Costa et al. 2020; Koga and Peralta 2021), possibly reflecting differences in microclimate and disturbance levels. Epiphyllous bryophytes are characteristic of tropical rainforests and can serve as indicators of undisturbed environments (Gradstein et al. 2001).

Their occurrence depends on high atmospheric humidity, a condition under which they can also be found in extratropical regions (Pócs 1982; Gradstein et al. 2001). Terrestrial bryophytes are typically scarce in forests with substantial litter accumulation, occurring more commonly in light gaps, on earth banks, and near forest edges (Gradstein et al. 2001; Frahm 2003; Germano and Pôrto 2006). These previous studies support our findings of low species richness on soil, particularly in areas with reduced canopy openness.

Although tree bases and tree trunks showed the highest values of abundance, cover, and richness, confirming our first hypothesis, their contribution did not differ significantly from that of other substrates. These metrics are essential for understanding the structure of bryophyte communities, and thus contribute to the development of more effective conservation strategies. Other approaches, such as mean species richness and overall diversity indices per microhabitat, also provide valuable insights into local diversity levels and potential disturbance within stands, offering useful guidance for stand-level management and conservation (Cole et al. 2008). All of these approaches underscore the importance of substrate heterogeneity in promoting bryophyte diversity and maintaining community structure in the forest understory.

Taxonomic similarities

The results showed that most substrates form true groups, partially supporting our second hypothesis. Tree base and tree trunk exhibited the most pronounced differences in species composition. Similar studies in extratropical forests have also reported a larger difference between bryophyte composition on trees and other substrates (Gabriel and Bates 2005; Cole et al. 2008). The remaining substrates — decomposing log, exposed root, rock, and soil — formed a group of forest microhabitats colonized by non-epiphytes. This pattern is commonly reported in previous studies, which have typically categorized bryophytes on forest microhabitats into epiphytes and non-epiphytes (Dai et al. 2025).

Epiphytic bryophytes are the most studied in tropical rain forests, where different ecological approaches have been explored (Silva and Pôrto 2013; Mota de Oliveira and Ter Steege 2015; Batista and Santos 2016; Lombo Sanchez et al. 2023). Regarding species richness across different zones of the tree, our results are consistent with no significant differences between tree base and lower trunk (Silva and Pôrto 2013; Lombo Sanchez et al. 2023). Vertical stratification in species composition becomes more evident when canopy zones are included, where light tolerance guilds tend to predominate (Cornelissen and Gradstein 1990; Silva and Pôrto 2013; Lombo Sanchez et al. 2023). Although tree bases and tree trunks did not show significant differences in our study, both substrates harbored a higher number of exclusive species, suggesting distinct microhabitat conditions and a certain degree of species specialization.

Studies that included non-epiphytic bryophytes report affinities between living and decaying trunk, as well as between tree base and exposed root, suggesting that these microhabitats share similar microenvironmental conditions and, consequently, support a large number of simultaneous species (Pócs 1982; Germano and Pôrto 2006; Cole et al. 2008). However, studies comparing bryophyte communities across forest microhabitats have also found greater taxonomic similarity among non-epiphytic, in contrast to epiphytic substrates (Holz et al. 2002). Our results represent an intermediate pattern, as epiphytic bryophytes did not differ significantly from all non-epiphytic microhabitats, particularly from decomposing

logs. One possible explanation for these differences is that dead-wood-related substrates may differ in species composition with substrates due to variation in the stages of wood decay (Gabriel and Bates 2005; Cole et al. 2008). Additionally, some of these affinities may reflect microclimatic variation, particularly in light exposure and moisture availability (Pócs 1982; Cole et al. 2008).

Another interesting exception generally observed about epiphytic and non-epiphytic communities was the non-significant difference between tree bases and rocks in our study. Notably, six species were found exclusively on both tree bases and rocks, suggesting an overlap in microhabitat conditions. According to Holz et al. (2002), tree bases represent a transitional zone between tree trunks and non-epiphytic substrates, harboring species occurring in both microhabitats. An alternative explanation for the observed similarity may lie in bryophyte life strategies tolerating the shadier and moister understory (Batista and Santos 2016; Lombo Sanchez et al. 2023). These conditions favored the occurrence of both specialist—*Chryso-hypnum diminutivum*, and *Thamnobryum fasciculatum*, and generalist species—*Acanthocoleus aberrans*, and *Marchesinia bongardiana* (Gradstein et al. 2001). Furthermore, no significant differences were observed among decomposing logs, exposed roots, soil, and rock.

Influence of variables

Our results indicate that most of the environmental variation between plots were correlated with variables related to humidity, such as distance from the coastline, soil moisture, and average tree height. Atmospheric moisture is generally assumed to be higher in areas closer to the ocean due to surface water evaporation and the effect of coastal breezes (De Frenne et al. 2021). Forest structure affects microhabitat stratification, especially through variations in tree height and density, creating more vertical layers and more open or closer canopies, respectively. Taller and closer trees can limit direct solar radiation and wind speed within the forest, thereby reducing evaporation rates (De Frenne et al. 2021).

When these factors were correlated with species composition, we also observed the importance of stand structure and soil moisture. These variables are predominantly related to humidity, partially supporting our third hypothesis. A strong influence of forest structure on bryophyte composition across forest microhabitats was also reported by Chen et al. (2017), based on variables such as number of tree crowns, herbaceous species diversity, density, and height. In our study, the most significant structural variables were tree basal area and height, both of which play a crucial role in buffering the microclimate and providing more stable and shaded conditions (De Frenne et al. 2021), which are essential for bryophyte establishment and persistence (Chen et al. 2017; Dai et al. 2025). Similarly, the influence of tree height may reflect the role of vertical structure in modulating light and humidity levels within the forest understory, conditions known to affect bryophyte colonization and growth (Shen et al. 2022; Dai et al. 2025).

While vertical stratification of species composition is often associated with canopy zones in taller forests (Mota de Oliveira and Ter Steege 2015), typically driven by gradients in light, humidity, and temperature (Cornelissen and Gradstein 1990; Silva and Pôrto 2013; Lombo Sanchez et al. 2023), our findings suggest that similar patterns may also occur in forests with lower canopies. Although the studied forest has a relatively low canopy height, it presents moderate canopy openness, which may generate microclimatic variation to influ-

ence bryophyte composition between the tree base and the trunk (Silva and Pôrto 2013; Lombo Sanchez et al. 2023). In this context, while low canopy height tends to reduce vertical environmental gradients, canopy openness may counterbalance this effect by increasing light incidence and desiccation toward the upper portions of the trunk (Shen et al. 2022; Dai et al. 2025).

Although it was not the variable with the strongest effect, soil moisture still showed a significant influence on species composition. The importance of water availability for bryophytes is well documented in the literature (Pharo and Beattie 2002; Holz et al. 2002; Gabriel and Bates 2005; Cole et al. 2008). Based on three years of in situ microclimatic data, Dai et al. (2025) suggested that soil moisture is important, but atmospheric moisture may play a more critical role in determining the species richness of both epiphytic and non-epiphytic bryophytes. Evidently, the effects of a given environmental variable may differ across microhabitats (Chen et al. 2017). Approaches that recognize only two broad categories, epiphytes and non-epiphytes, to assess the influence of variables may oversimplify community patterns and obscure important ecological differences. This is particularly relevant in light of growing evidence for distinct species assemblages associated with specific microhabitats (Chen et al. 2017; Shen et al. 2022; Dai et al. 2025).

Approaches on microhabitat differences are essential for understanding the resilience and recovery potential of understory vegetation in response to forest disturbances (Haritika and Negi 2025). The composition and structure of bryophyte communities can offer valuable insights for defining appropriate conservation and restoration strategies, particularly in protecting rare and threatened species (Cole et al. 2008), as well as it helps determine the number and types of forest microhabitats that must be maintained to support local bryophyte diversity (Gabriel and Bates 2005; Cole et al. 2008).

Conclusion

This study provides a novel contribution by integrating qualitative and quantitative data on bryophyte communities across multiple microhabitats in Brazilian subtropical forests, in relation to local-scale environmental factors. Our results reveal significant variability in species composition among substrates and a strong influence of humidity-related environmental conditions on bryophyte distribution, indicating that both vertical and horizontal components of forest structure, along with moisture conditions and substrate type, shape the assembly of bryophyte communities. Given the close relationships among bryophyte species, substrates, and local environmental conditions, changes in land use — through their effects on canopy cover, microclimate, and substrate availability — may significantly impact bryophyte communities and the overall diversity associated with forest microhabitats. The insights presented here highlight the need for habitat-specific conservation strategies in subtropical forests. Forest structural complexity should be explicitly incorporated into conservation planning to ensure the protection of diverse microhabitats and the maintenance of understory community structure.

Supplementary Information The online version contains supplementary material available at https://doi.org/10.1007/s10531-025-03171-1.

Acknowledgements This study is part of the PhD thesis of the first author carried out in the Graduate Program in Botany of the Federal University of Rio Grande do Sul, Brazil. The authors thank the National

Council for Scientific and Technological Development (CNPq) for granting a scholarship to the first author; the team of the Laboratory of Bryophyte Biology at the State University of Rio Grande do Sul for the support during field trips; and Dr. Denilson Fernandes Peralta for confirming the identification of some species. This work was supported by granting a scholarship to the first author by National Council for Scientific and Technological Development (CNPq).

Author contributions All authors contributed to the study conception and design. Data collection was carried out by T.S.D. and J.B. Material preparation and analysis were performed by T.S.D. The first draft of the manuscript was written by T.S.D. and all authors commented on previous versions of the manuscript. All authors read and approved the final manuscript.

Data availability No datasets were generated or analysed during the current study.

Declarations

Competing interests The authors have no relevant financial or non-financial interests to disclose.

References

Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC (2013) Köppen's climate classification map for Brazil. Meteorol Z. https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507

Arbizu PM (2017) _pairwiseAdonis: Pairwise multilevel comparison using adonis_

Batista WVSM, Pôrto KC, Santos ND (2021) Niche-based processes structure tropical bryophyte assemblages in phytogeographic domains of Brazil. Flora 282:151875. https://doi.org/10.1016/j.flora.2021.151875

Batista WVSM, Pôrto KC, Santos ND (2024) Temporal changes in the taxonomic and functional structure of bryophyte assemblages warn about the conservation status of biological refuges. Biodivers Conserv 33:629–645. https://doi.org/10.1007/s10531-023-02763-z

Batista WVSM, Santos ND (2016) Can regional and local filters explain epiphytic bryophyte distributions in the Atlantic Forest of Southeastern Brazil? Acta Bot Bras 30:462–472. https://doi.org/10.1590/0102-33062016abb0179

Buchmann F, Caron F, Lopes R et al (2009) Panorama geológico da Planície Costeira do Rio Grande do Sul. In: Ribeiro AM, Bauermann SG, Carolina S Scherer (eds) Quaternário do Rio Grande do sul: integrando conhecimentos. SBP, Porto Alegre, pp 35–56

Caputo HP, Caputo AN (2017) Mecânica dos solos e suas aplicações, 7th edn. LTC, Rio de Janeiro

Carvalho-Silva M, Stech M, Helena Soares-Silva L et al (2017) A molecular phylogeny of the Sematophyllaceae s.l. (Hypnales) based on plastid, mitochondrial and nuclear markers, and its taxonomic implications. Taxon 66:811–831. https://doi.org/10.12705/664.2

Causton DR (1988) An introduction to vegetation analysis. Unwin Hyman, London

Chen Y, Niu S, Li P et al (2017) Stand structure and substrate diversity as two major drivers for bryophyte distribution in a temperate montane ecosystem. Front Plant Sci 8:874. https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00874

Chianucci F, Macek M (2024) hemispheR: Processing hemispherical canopy images

Cifuentes-García LM, Schwartsburd PB, Peralta DF (2020) Bryophytes of the Parque Estadual da Serra do Brigadeiro, an Atlantic Forest remnant in Southeastern Brazil. Hoehnea 47:e612020. https://doi.org/10.1590/2236-8906-61/2020

Cole HA, Newmaster SG, Bell FW et al (2008) Influence of microhabitat on bryophyte diversity in Ontario mixedwood boreal forest. Can J Res 38:1867–1876. https://doi.org/10.1139/X08-036

Cornelissen JHC, Gradstein SR (1990) On the occurrence of bryophytes and macrolichens in different lowland rain forest types at Mabura Hill, Guyana. Bryophyte Diversity and Evolution 3:29–35. https://doi.org/10.11646/bde.3.1.4

Costa DP, Nadal F, da Rocha TC (2020) The first botanical explorations of bryophyte diversity in the Brazilian Amazon mountains: high species diversity, low endemism, and low similarity. Biodivers Conserv 29:2663–2688. https://doi.org/10.1007/s10531-020-01993-9

Crandall-Stotler B, Stotler RE, Long DG (2009) Morphology and classification of the Marchantiophyta. In: Goffinet B, Shaw AJ (eds) Bryophyte Biology, 2nd edn. Cambridge University Press, Cambridge

Dai Z, Zhang H-W, Qian H et al (2025) Effects of microclimates on species richness of epiphytic and non-epiphytic bryophytes along a subtropical elevational gradient in China. J Biogeogr e15134. https://doi.org/10.1111/jbi.15134
De Frenne P, Lenoir J, Luoto M (2021) Forest microclimates and climate change: importance, drivers and future research agenda. Glob Change Biol 27:2279–2297. https://doi.org/10.1111/gcb.15569
Duarte MM, Bencke GA (2006) Plano de Manejo do Parque Estadual de Itapeva: Relatório final. Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre
Frahm J-P (2003) Manual of tropical bryology. Bryophyte Diversity and Evolution 23:1–200. https://doi.org/10.11646/bde.23.1.1
Gabriel R, Bates JW (2005) Bryophyte community composition and habitat specificity in the natural forests of Terceira, Azores. Plant Ecol 177:125–144. https://doi.org/10.1007/s11258-005-2243-6
Germano SR, Pôrto KC (2006) Bryophyte communities in an Atlantic Forest remnant, state of Pernambuco, Brazil. Cryptogam Bryol 27:153–163
Glime JM (2024) Roles of bryophytes in forest sustainability — positive or negative? Sustainability 16:2359. https://doi.org/10.3390/su16062359
Goffinet B, Buck WR, Shaw AJ (2009) Morphology, anatomy and classification of the Bryophyta. In: Goffinet B, Buck WR, Shaw AJ (eds) Bryophyte Biology, 2nd edn. Cambridge University Press, Cambridge, pp 55–138
Goffinet B, Shaw AJ (2009) Bryophyte Biology, 2nd edn. Cambridge University Press, Cambridge
Google LLC (2024) Google Earth Pro
Gorczynski D, Rovero F, Mtui A et al (2023) Tropical forest mammal occupancy and functional diversity increase with microhabitat surface area. Ecology 104:e4181. https://doi.org/10.1002/ecy.4181
Gradstein SR, Churchill SP, Salazar Allen N (2001) Guide to the bryophytes of tropical America. New York Botanical Garden, New York
Haritika, Negi AK (2025) The underestimated role of understory vegetation dynamics for forest ecosystem resilience: a review. Plant Ecol. https://doi.org/10.1007/s11258-025-01529-7
Heidrich L, Brandl R, Ammer C (2023) Effects of heterogeneity on the ecological diversity and redundancy of forest fauna. Basic Appl Ecol 73:72–79. https://doi.org/10.1016/j.baae.2023.10.005
Holz I, Gradstein SR, Heinrichs J, Kappelle M (2002) Bryophyte diversity, microhabitat differentiation, and distribution of life forms in Costa Rican upper montane Quercus Forest. The Bryologist 105:334–348. https://doi.org/10.1639/0007-2745(2002)105[0334:BDMDAD]2.0.CO;2
Jiang T, Yang X, Zhong Y et al (2018) Species composition and diversity of ground bryophytes across a forest edge-to-interior gradient. Sci Rep 8:11868. https://doi.org/10.1038/s41598-018-30400-1
Koga ML, Peralta DF (2021) Bryophytes of Rio Turvo state park (SP), Brazil: integrating floristics, geographical distribution, reproduction and ecological traits to support the conservation of an Atlantic forest fragment. Acta Bot Bras 35:389–417. https://doi.org/10.1590/0102-33062020abb0377
Lombo Sanchez J, Contento KYS, Merchan MM, Silva MPP (2023) Community assembly in epiphytic bryophyte communities along the vertical gradient in a Colombian tropical rainforest. Bryologist 126:473–485. https://doi.org/10.1639/0007-2745-126.4.473
Mandl NA, Kessler M, Gradstein SR (2009) Effects of environmental heterogeneity on species diversity and composition of terrestrial bryophyte assemblages in tropical montane forests of Southern Ecuador. Plant Ecol Divers 2:313–321. https://doi.org/10.1080/17550870903341877
Marques MCM, Silva SM, Liebsch D (2015) Coastal plain forests in Southern and Southeastern Brazil: ecological drivers, floristic patterns and conservation status. Braz J Bot 38:1–18. https://doi.org/10.1007/s40415-015-0132-3
Martins A, Collart F, Sim-Sim M, Patiño J (2024) Ecological drivers of taxonomic, functional, and phylogenetic diversity of bryophytes in an oceanic island. Ecol Evol 14:e70023. https://doi.org/10.1002/ece3.70023
Mota de Oliveira S, Ter Steege H (2015) Bryophyte communities in the Amazon Forest are regulated by height on the host tree and site elevation. J Ecol 103:441–450. https://doi.org/10.1111/1365-2745.12359
Mueller-Dombois D, Ellenberg H (1974) Aims and methods of vegetation ecology. John Wiley, New York
Naimi B (2023) usdm: Uncertainty analysis for species distribution models
Oksanen J, Simpson GL, Blanchet FG et al (2024) vegan: Community ecology package
Patiño J, Bisang I, Goffinet B et al (2022) Unveiling the nature of a miniature world: a horizon scan of fundamental questions in bryology. J Bryol 44:1–34. https://doi.org/10.1080/03736687.2022.2054615
Pócs T (1982) Tropical forest bryophytes. In: Smith AJE (ed) Bryophyte ecology. Springer Netherlands, Dordrecht, pp 59–104
Pharo EJ, Beattie AJ (2002) The association between substrate variability and bryophyte and lichen diversity in Eastern Australian forests. Bryologist 105:11–26. https://doi.org/10.1639/0007-2745(2002)105[0011:TABSVA]2.0.CO;2
R Core Team (2024) R: A Language and environment for statistical computing

Shen T, Corlett RT, Collart F (2022) Microclimatic variation in tropical canopies: a glimpse into the processes of community assembly in epiphytic bryophyte communities. J Ecol 110:3023–3038. https://doi.org/10.1111/1365-2745.14011

Silva Filho PJS, Silva CC, Franco FP et al (2013) Levantamento florístico de um fragmento de Floresta Ombrófila Densa no litoral Norte do Rio Grande do Sul, Brasil. Rev Bras Biociências 11:163–183

Silva MPP, Pôrto KC (2013) Bryophyte communities along horizontal and vertical gradients in a human-modified Atlantic Forest remnant. Botany 91:155–166. https://doi.org/10.1139/cjb-2012-0194

Slate ML, Antoninka A, Bailey L et al (2024) Impact of changing climate on bryophyte contributions to terrestrial water, carbon, and nitrogen cycles. New Phytol 242:2411–2429. https://doi.org/10.1111/nph.19772

Stein A, Kreft H (2015) Terminology and quantification of environmental heterogeneity in species-richness research. Biol Rev 90:815–836. https://doi.org/10.1111/brv.12135

Thompson PL, Guzman LM, De Meester L et al (2020) A process-based metacommunity framework linking local and regional scale community ecology. Ecol Lett 23:1314–1329. https://doi.org/10.1111/ele.13568

Vellend M (2010) Conceptual synthesis in community ecology. Q Rev Biol 85:183–206. https://doi.org/10.1086/652373

Waechter JL (1985) Aspectos ecológicos da vegetação da restinga no Rio Grande do Sul, Brasil. Comun Mus Ciênc PUCRS 33:49–68

Weiher E, Freund D, Bunton T et al (2011) Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory. Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci 366:2403–2413. https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0056

Publisher's note Springer Nature remains neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.

Springer Nature or its licensor (e.g. a society or other partner) holds exclusive rights to this article under a publishing agreement with the author(s) or other rightsholder(s); author self-archiving of the accepted manuscript version of this article is solely governed by the terms of such publishing agreement and applicable law.

Supplementary Material

Supplementary Table 1. Number of subplots in the nine plots sampled on Hill Forest sites (H1, H2, H3), considering distinct substrates in the northern coastal region of Rio Grande do Sul, Brazil.

Substrate \ Plot	H1A	H1B	H1C	H2A	H2B	H2C	H3A	H3B	H3C	Total
Decomposing Log	1	5	3	0	3	1	0	0	2	15
Exposed Root	2	3	1	2	3	2	0	0	0	13
Leaf	3	0	1	0	0	0	0	0	0	4
Rock	0	3	0	9	0	8	9	6	4	39
Soil	0	1	1	1	0	0	0	5	0	8
Tree Base	10	12	10	7	9	4	9	6	8	75
Tree Trunk	10	12	10	7	9	4	9	6	8	75
Total	26	36	26	26	24	19	27	23	22	229

Supplementary Table 2. List of the bryophyte species recorded on Hill Forest sites in the northern coastal region of Rio Grande do Sul, Brazil, with the respective abundance values per site (H1, H2, H3) and substrate. DL = Decomposing log, ER = Exposed root, LF = leaf, RK = rock, SL = soil, TB = tree base, and TT = tree trunk. * = species recorded only on a single substrate from one site. ** = species recorded only on a single substrate, but in more than one site.

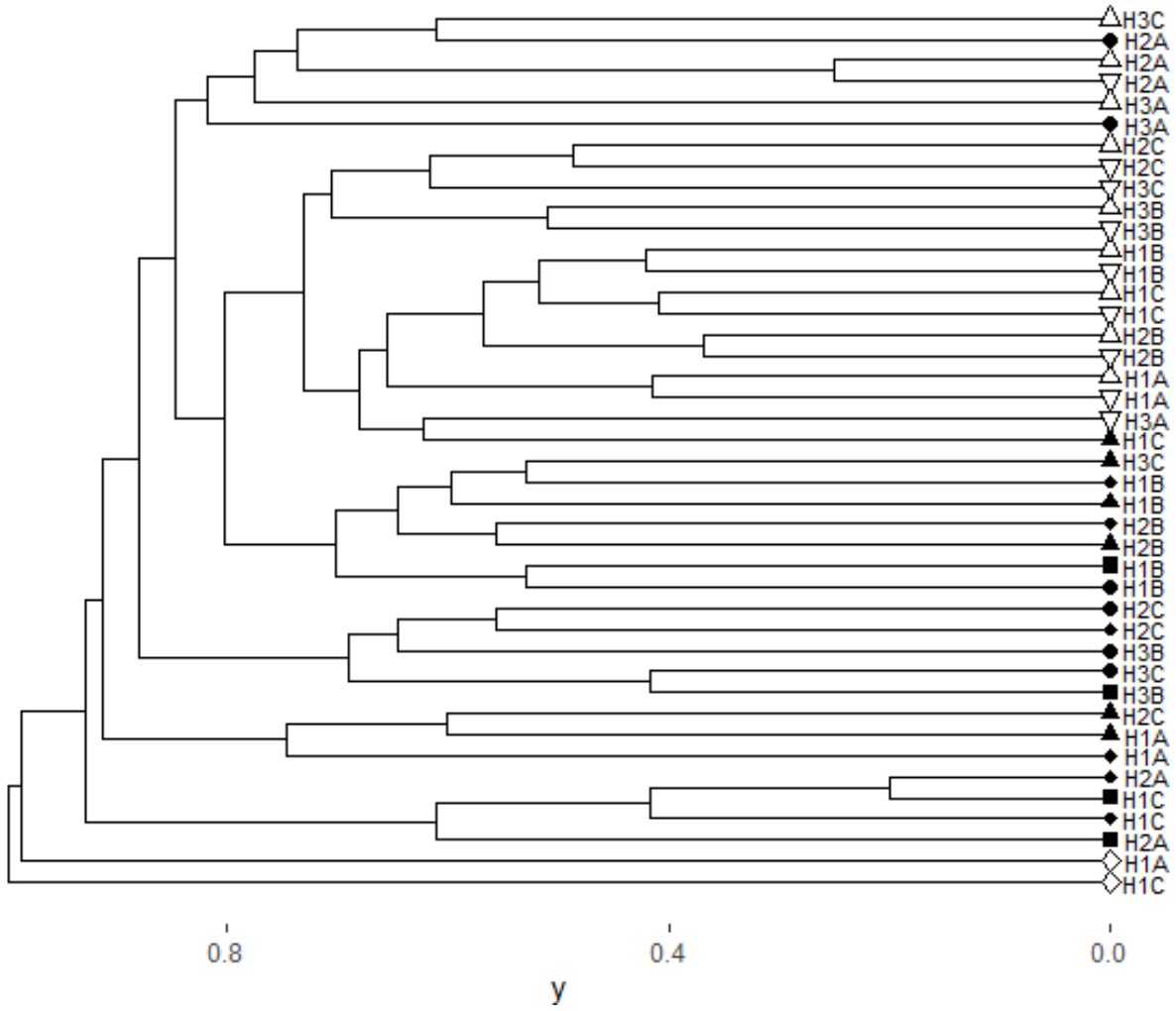
DIVISION / **Family** / Species	Study Site			Substrate Type						
	H1	H2	H3	DL	ER	LF	RK	SL	TB	TT
BRYOPHYTA										
Brachytheciaceae										
Helicodontium capillare	20	16	14	6	2		14		18	10
Rhynchostegium conchophyllum	8	13	12		8		11	3	11	
Calymperaceae										
Syrrhopodon gaudichaudii	13	2	1		1				9	5
Syrrhopodon parasiticus	9	2	1						4	8
Dicranaceae										
Campylopus gemmatus *	2									1
Erpodiaceae										
Aulacopilum glaucum *			1							1
Erpodium glaziovii			3				1			2
Solmsiella biseriata **		1	1							2
Fabroniaceae										
Fabronia ciliaris var. *polycarpa*	4				1		3			
Fissidentaceae										
Fissidens curvatus	4						3	1		

DIVISION / **Family** / Species	Study Site			Substrate Type						
	H1	H2	H3	DL	ER	LF	RK	SL	TB	TT
Fissidens elegans			15				11	3	1	
Fissidens hornschuchii		2	5	1			6			
Fissidens pseudoplurisetus *		1			1					
Fissidens serratus		7	7		1		7	2	2	2
Fissidens weirii var. *weirii* *			1				1			
Fissidens zollingeri *			3					3		
Hypnaceae										
Chryso-hypnum diminutivum		1	2				2		1	
Isopterygium tenerum	32	10	7	8	5		2	1	25	8
Lembophyllaceae										
Pilotrichella flexilis		1	1				1		1	
Meteoriaceae										
Floribundaria flaccida *	2									2
Meteorium deppei *			1							1
Meteorium nigrescens *			1						1	
Neckeraceae										
Neckera villae-ricae *	1									1
Neckeropsis disticha	1	13	2	1	2		8		3	2
Neckeropsis undulata	1	3	2	1			2		2	1
Thamnobryum fasciculatum			10				9		1	
Thamnomalia glabella *			2							2
Orthotrichaceae										
Macromitrium viticulosum	3		1	1						3
Schlotheimia jamesonii	6			1						5
Pilotrichaceae										
Lepidopilum scabrisetum		2		1			1			
Pottiaceae										
Tortella humilis *			1				1			
Pterobryaceae										
Orthostichidium quadrangulare *			1							1
Ptychomitriaceae										
Ptychomitrium sp. *			1				1			
Racopilaceae										
Racopilum tomentosum		1	8				4	2	3	
Rhachitheciaceae										
Uleastrum palmicola *	1									1

DIVISION / **Family** / Species	Study Site			Substrate Type						
	H1	H2	H3	DL	ER	LF	RK	SL	TB	TT
Rhizogoniaceae										
Pyrrhobryum spiniforme *	1				1					
Sematophyllaceae										
Brittonodoxa subpinnata	36	12	18	8	2		9	1	20	26
Colobodontium vulpinum *		1					1			
Donnellia communata	4	1	4				4		3	2
Sematophyllum beyrichii	10	2	1	3	1		2	1	2	4
Stereophyllaceae										
Eulacophyllum sp.*			1					1		
MARCHANTIOPHYTA										
Cephaloziellaceae										
Cylindrocolea rhizantha *	1									1
Frullaniaceae										
Frullania brasiliensis	2			1						1
Frullania ericoides	2	12	12				7		7	12
Frullania grossifolia *	1								1	
Frullania kunzei	5	1	1						1	6
Frullania obcordata	14		1	1					7	7
Frullania platycalyx *			1							1
Frullania riojaneirensis *		1							1	
Lejeuneaceae										
Acanthocoleus aberrans			5				3		2	
Acanthocoleus trigonus	5	1	6		1		3		4	4
Anoplolejeunea conferta	5	1							2	4
Bryopteris filicina	2		1						1	2
Cheilolejeunea unciloba	3	2					1			4
Cheilolejeunea xanthocarpa	5			1					2	2
Cololejeunea jamesii	12	5	3	3	1		1		8	7
Cololejeunea sp. *	2								2	
Cololejeunea minutilobula	2			1		1				
Cololejeunea verwimpii *	2					2				
Dibrachiella auberiana *	1								1	
Dibrachiella parviflora	2								2	
Drepanolejeunea sp.**	2	1								3
Drepanolejeunea fragilis	6				1				3	2
Harpalejeunea sp.	4								2	2

DIVISION / **Family** / Species	Study Site			Substrate Type						
	H1	H2	H3	DL	ER	LF	RK	SL	TB	TT
Lejeunea adpressa	1	1	2	2			1		1	
Lejeunea sp.	6								3	3
Lejeunea flava	50	11	9	4	3		1		37	24
Lejeunea glaucescens	10	8	2	5	3		6	3	2	1
Lejeunea laeta	1	7			3		5			
Lejeunea laetevirens	4	8	8	1			4		6	9
Lejeunea oligoclada *	2									2
Lejeunea phyllobola	8	9	14				2		12	17
Lejeunea ptosimophylla	6	11	4	1			2		9	9
Lejeunea puiggariana	1	5	7	1	2		5		3	2
Lejeunea setiloba	1	2	4				6		1	
Marchesinia bongardiana			3				1		2	
Microlejeunea bullata	15	8	2	1					9	15
Microlejeunea sp.	6		1						1	6
Microlejeunea epiphylla	9	4	2	1		1			5	8
Microlejeunea globosa **	1	1	1						3	
Schiffneriolejeunea polycarpa	11			1					4	6
Vitalianthus sp.	5				1				2	1
Lepidoziaceae										
Telaranea nematodes *	1				1					
Lophocoleaceae										
Cryptolophocolea martiana	2	1		1	1				1	
Heteroscyphus sp.*	1									1
Metzgeriaceae										
Metzgeria aurantiaca	2			1						1
*Metzgeria ciliata**	1									1
Metzgeria conjugata	4		1	1					2	2
Metzgeria convoluta *			1							1
Metzgeria furcata	12	7					1		9	9
Metzgeria rufula	2								1	1
Metzgeria subaneura *			1							1
Plagiochilaceae										
Plagiochila corrugata	8								1	7
Plagiochila crispabilis	2								1	1
Plagiochila martiana *			1						1	
Plagiochila montagnei *	1									1

DIVISION / **Family** / Species	Study Site			Substrate Type						
	H1	H2	H3	DL	ER	LF	RK	SL	TB	TT
Radulaceae										
Radula javanica	4	3	2						5	4
Radula ligula	2		2				2		1	1
Radula tectiloba	1		3				1		2	1



Supplementary Figure 1. Cluster analysis of samples based on bryophyte abundance on Hill Forest substrates in the northern coastal region of Rio Grande do Sul, Brazil, using Unweighted Pair Group Method with Arithmetic averages (UPGMA) and the Bray-Curtis dissimilarity index. The code of samples is composed of sites (H1, H2, H3), and plots (A, B, C), and symbols representing the substrates (▲ = decomposing log, ◆ = exposed root, ◇ = leaf, ● = rock, ■ = soil, ▽ = tree base, and △ = tree trunk).

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Esta tese teve como objetivo compreender como tipos de florestas, substratos e fatores ambientais influenciam a estrutura de comunidades de briófitas em uma região costeira subtropical. Ao integrar diferentes escalas espaciais, desde micro-hábitat até formação florestal, os resultados aqui apresentados corroboram as evidências de que a diversidade de briófitas está fortemente associada à heterogeneidade ambiental e estrutural dos ecossistemas, refletindo processos de substituição de espécies e especialização de nichos. A identificação de numerosas espécies e a adoção de metodologia padronizada fornece dados quantitativos inéditos de comunidades de briófitas no Sul do Brasil. Além disso, o registro de 30 novas espécies reforça a importância de ampliar as coletas desse grupo de plantas no estado.

No Capítulo 1, a comparação entre a Floresta Rupestre e a Floresta Paludosa evidenciou diferenças marcantes na composição florística de briófitas em formações contrastantes. A análise de associação das espécies aos tipos de florestas e da amplitude de nicho em relação aos substratos contribui para a discussão sobre especialização vs. generalismo ecológico. A dissimilaridade taxonômica entre formações e o predomínio de espécies com nicho restrito a intermediário em relação aos micro-hábitats demonstra que a heterogeneidade estrutural das florestas é essencial para sustentar a diversidade regional, destacando o potencial das briófitas como biomonitores da integridade ambiental.

No Capítulo 2, a decomposição da diversidade beta revelou que a substituição de espécies e o balanceamento de abundâncias são os principais mecanismos de montagem das comunidades em escala local e pontual. O tipo de floresta e o substrato emergiram como os principais preditores da composição e da variação florística, enquanto os gradientes edáfico-espacial e estrutural-florestal apresentaram efeitos secundários e compartilhados. Esses achados indicam que, mesmo em uma região com condições mesoclimáticas homogêneas, os fatores locais atuam de forma complexa e interligada na diversidade beta. Os mecanismos de estruturação das comunidades ressaltam a necessidade de considerar múltiplas áreas como estratégia de conservação para manter a diversidade regional de briófitas.

No Capítulo 3, a análise detalhada em escala pontual mostrou a dissimilaridade entre a composição taxonômica nos substratos, sugerindo a separação de um grupo epifítico e outro não-epifítico, mas não completamente distintos. Apesar da variação nas métricas entre os substratos, não houve diferença na contribuição dos substratos para a estrutura das comunidades. Esses resultados reforçam a importância de abranger todos os micro-hábitats

florestais nos estudos sobre briófitas, sejam inventários florísticos ou estudos ecológicos. A variação na composição de espécies dos substratos está fortemente associada a características estruturais da floresta, como área basal e altura das árvores, além da umidade do solo. Esses resultados evidenciam que a alteração na floresta pode afetar a diversidade de briófitas, reforçando a importância da manutenção de florestas e dos diferentes micro-hábitats.

Por fim, os achados aqui apresentados abrem novas perspectivas para pesquisas futuras, como a incorporação de abordagens funcionais e filogenéticas, o monitoramento de mudanças temporais em resposta a perturbações climáticas e antrópicas, e a comparação com outras regiões do domínio da Floresta Atlântica. Considerando os resultados apresentados, esta tese contribui para ampliar o conhecimento sobre os processos que estruturam comunidades de briófitas e oferece subsídios científicos para a conservação da biodiversidade em ecossistemas florestais.