



**MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
MINISTÉRIO DA CIÊNCIA, TECNOLOGIA, INOVAÇÕES
UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DA AMAZÔNIA
MUSEU PARAENSE EMÍLIO GOELDI**



**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS - BOTÂNICA
TROPICAL**

ANANDA KARINE DE SOUSA PEREIRA

**BRIÓFITAS DO BAIXO TOCANTINS, PARÁ, BRASIL: DIVERSIDADE EM
DIFERENTES TIPOS DE AMBIENTES E A INFLUÊNCIA DO TIPO DE
RESTAURAÇÃO EM ÁREAS DE TERRA FIRME NO MUNICÍPIO DE
ABAETETUBA**

BELÉM

2022

ANANDA KARINE DE SOUSA PEREIRA

**BRIÓFITAS DO BAIXO TOCANTINS, PARÁ, BRASIL: DIVERSIDADE EM
DIFERENTES TIPOS DE AMBIENTES E A INFLUÊNCIA DO TIPO DE
RESTAURAÇÃO EM ÁREAS DE TERRA FIRME NO MUNICÍPIO DE
ABAETETUBA**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas – Botânica Tropical, da Universidade Federal Rural da Amazônia / Museu Paraense Emílio Goeldi, como requisito exigido para a obtenção do título de Mestre.

Área de Concentração: Sistemática e Evolução de Plantas e Fungos Amazônicos

Orientador: Dra. Anna Luiza Ilkiu Borges Benkendorff

Co-orientador: Dra. Luciana P. Costa Macedo Jardim

BELÉM

2022

Dados Internacionais de Catalogação na
Publicação (CIP) Bibliotecas da Universidade
Federal Rural da Amazônia
Gerada automaticamente mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

-
- P436b Pereira, Ananda Karine de Sousa
Briófitas do Baixo Tocantins, Pará, Brasil : Diversidade em diferentes tipos de ambientes e a influência do tipo de restauração em áreas de terra firme no município de Abaetetuba / Ananda Karine de Sousa Pereira. - 2022.
75 f. : il. color.
- Dissertação (Mestrado) - Programa de PÓS-GRADUAÇÃO em Ciências Biológicas (CB), Campus Universitário de Belém, Universidade Federal Rural Da Amazônia, Belém, 2022.
Orientador: Profa. Dra. Anna Luiza Ilkiu Borges Benkendorff
Coorientador: Profa. Dra. Luciana Priscila Costa Macedo Jardim.
1. Musgos. 2. Hepáticas. 3. Estudos florísticos. 4. Amazônia. I. Benkendorff, Anna Luiza Ilkiu Borges, *orient.* II. Título
-

ANANDA KARINE DE SOUSA PEREIRA

**BRIÓFITAS DO BAIXO TOCANTINS, PARÁ, BRASIL: DIVERSIDADE EM
DIFERENTES TIPOS DE AMBIENTES E A INFLUÊNCIA DO TIPO DE
RESTAURAÇÃO EM ÁREAS DE TERRA FIRME NO MUNICÍPIO DE
ABAETETUBA**

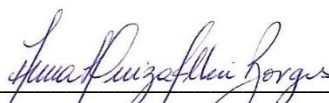
Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas - Botânica Tropical da Universidade Federal Rural da Amazônia / Museu Paraense Emílio Goeldi, como requisito exigido para a obtenção do título de Mestre.

Orientador: Dra. Anna Luiza Ilkiu Borges Benkendorff

Co-orientador: Dra. Luciana P. Costa Macedo Jardim

Data da Aprovação: 23/02/2022

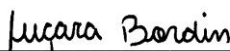
BANCA EXAMINADORA:



Dra. Anna Luiza Ilkiu Borges Benkendorff – Presidente da Banca
Museu Paraense Emílio Goeldi – MPEG



Dr. Cid José Passos Bastos – 1º Examinador
Universidade Federal da Bahia – UFBA



Dra. Juçara Bordin – 2ª Examinador
Universidade Estadual do Rio Grande do Sul – UERGS



Dr. Denilson Fernandes Peralta – 3º Examinador
Universidade do Estado do Rio de Janeiro – UERJ

Dr. Mário Augusto Gonçalves Jardim – Suplente
Museu Paraense Emílio Goeldi – MPEG

Aos meus pais,
Paulo Ribeiro Pereira e Marinalva Pinheiro de Sousa,
por todo o amor e companheirismo.

AGRADECIMENTOS

Primeiramente a Deus por me acompanhar durante toda a minha vida e por ter me dado sabedoria para lutar contra as dificuldades.

Ao Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG) e ao Programa de Pós-Graduação em Botânica Tropical (PPGBOT).

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela concessão da bolsa de estudos.

Ao Instituto Federal do Pará – Campus Abaetetuba pela infraestrutura durante as identificações dos espécimes.

À minha orientadora, Dra. Anna Luiza Ilkiu Borges Benkendorff, pela dedicação, paciência e motivação durante o curso. Por não medir esforços em desenvolver a pesquisa em um período que tudo parecia ser impossível. Obrigada por me mostrar que tudo é possível desde que tenhamos força de vontade e humildade, irei levar para a minha vida os seus conselhos.

À Dra. Luciana Priscila Costa Macedo Jardim pela co-orientação, apoio e empenho na análise dos dados.

Ao Dr. Jeferson Miranda Costa pela autorização de acesso ao laboratório do IFPA para a identificação dos espécimes e pelos conselhos durante a pesquisa.

Ao Dr. Garibaldi Nicola Parente pela autorização de entrada na RPPN Sororocando no Mato.

À Diocese Católica de Abaetetuba pela autorização de acesso na Reserva do Laranjal.

À família Assunção e Coelho pelo apoio logístico na coleta na Ilha do Capim.

Aos companheiros de laboratório, Maghally Campelo da Silva pela amizade e convívio durante o mestrado e M.Sc Fúvio Rubens Oliveira da Silva pela ajuda na formatação das imagens e deste trabalho.

Aos colegas de pesquisa do Herbário do Instituto Federal do Pará – Campus Abaetetuba (HIFPA), Wagner Martins de Oliveira, M.Sc. Marcos Benigno Silva Martins e M.Sc. Ricardo Leite Ferreira Filho.

O sucesso é a capacidade de ir de um fracasso ao outro sem perder o entusiasmo.

Winston Churchill

RESUMO

O Baixo Tocantins apresenta um conjunto heterogêneo de ambientes, dos quais as florestas de terra firme, várzea e praia de água doce destacam-se pela sua importância econômica e ecológica. A flora destes ambientes é rica e diversa, no entanto ainda existem lacunas sobre a sua composição no Baixo Tocantins, principalmente sobre a flora de briófitas. Desses ambientes, as florestas de terra firme são as que apresentam maior histórico de desflorestamento na região. Atividades como exploração madeireira e agricultura tradicional contribuíram para a formação de florestas secundárias, sob influência de processos de restauração passiva e ativa. O objetivo desse estudo foi investigar a riqueza e a composição de briófitas em diferentes tipos de ambientes e a influência do tipo de restauração em áreas de terra firme no município de Abaetetuba, Baixo Tocantins, Pará, Brasil. Para isso, foram utilizadas ferramentas bioestatísticas, como análises de agrupamento hierárquico e multivariada de ordenação. A dissertação está dividida em dois capítulos. O primeiro capítulo trata da diversidade e composição de espécies de briófitas em diferentes tipos de ambientes no Baixo Tocantins comparando com mesmos parâmetros com áreas similares do estado do Pará. No total, foram registradas 67 espécies de hepáticas e 36 espécies de musgos. Através deste estudo, uma espécie foi novo registro para o estado do Pará e um novo registro para a América do Sul. Neste capítulo, foi apontado maior diversidade na floresta de Terra Firme, seguida da floresta de Várzea e da Praia de Água Doce. Essa diferença pode estar relacionada nas condições dos forófitos disponíveis e pela característica de cada tipo de vegetação. A similaridade florística entre as vegetações e demais áreas do Pará demonstrou que a região Hidrográfica Portel-Marajó apresentou um conjunto de espécies distinto de florestas de Terra Firme e Várzea. A vegetação de Praia de Água Doce contribuiu com o conhecimento de hepática, que outrora não havia sido inventariado. O segundo capítulo teve como objetivo testar se o tipo de restauração influencia no restabelecimento da comunidade de briófitas em florestas de terra firme da região do Baixo Tocantins, fornecendo subsídios para a restauração e conservação da diversidade da flora na Amazônia. Este estudo, demonstrou que a composição florística foi a variável que mais contribuiu para compreender a distribuição das briófitas ao logo dos estágios. As espécies tolerantes ao sol prevaleceram em florestas com restauração ativa, enquanto os tolerantes à sombra foram mais representados em áreas com restauração passiva e floresta primária. Propõe que uso anterior do solo e o tipo de regeneração podem influenciar no tempo de recuperação da floresta.

Palavras-chave: Musgos, hepáticas, estudos florísticos, Amazônia.

ABSTRACT

The Baixo Tocantins has a heterogeneous set of environments, of which the terra firme forests, várzea and praia de água doce stand out for their economic and ecological importance. The flora of these environments is rich and diverse, however there are still gaps about its composition in Baixo Tocantins, mainly about the flora of bryophytes. Of these environments, terra firme forests are the ones with the greatest history of deforestation in the region. Activities such as logging and traditional agriculture have contributed to the formation of secondary forests, under the influence of passive and active restoration processes. The aim of this study was to investigate the richness and composition of bryophytes in different types of environments and the influence of the type of restoration in terra firme areas in the municipality of Abaetetuba, Baixo Tocantins, Pará, Brazil. For this, biostatistical tools were used, such as hierarchical clustering and multivariate ordering analyses. The dissertation is divided into two chapters. The first chapter deals with the diversity and composition of bryophyte species in different types of environments in Baixo Tocantins, comparing with the same parameters with similar areas in the state of Pará. In total, 67 species of liverworts and 36 species of mosses were recorded. Through this study, one species was a new record for the state of Pará and a new record for South America. In this chapter, greater diversity was pointed out in the forest of Terra Firme, followed by the forest of Várzea and Praia de Água Doce. This difference may be related to the conditions of the available phorophytes and the characteristic of each type of vegetation. The floristic similarity between the vegetation and other areas of Pará showed that the Portel-Marajó Hydrographic region presented a distinct set of species from the forests of Terra Firme and Várzea. The vegetation of Praia de Água Doce contributed to the knowledge of liverwort, which in the past had not been inventoried. The second chapter aimed to test whether the type of restoration influences the restoration of the bryophyte community in terra firme forests in the Baixo Tocantins region, providing subsidies for the restoration and conservation of flora diversity in the Amazon. This study demonstrated that the floristic composition was the variable that most contributed to understanding the distribution of bryophytes along the stages. Sun-tolerant species prevailed in forests with active restoration, while shade-tolerant species were more represented in areas with passive restoration and primary forest. It proposes that previous land use and the type of regeneration can influence the recovery time of the forest.

Key words: Mosses, liverworts, floristic studies, Amazon.

LISTA DE FIGURAS E TABELAS

Capítulo 1

Figura 1. Mapa de localização do município de Abaetetuba, Baixo Tocantins	21
Tabela 1. Cinco áreas de estudo localizadas no município de Abaetetuba, Baixo Tocantins, juntamente com seus respectivos tipos de ambientes, zona ou distrito e coordenadas geográficas	22
Figura 2. Tipos de ambientes e substratos de briófitas em Abaetetuba, Baixo Tocantins	23
Figura 3. Regiões hidrográficas do estado do Pará	25
Tabela 2. Espécies de briófitas identificadas nos ambientes de Abaetetuba, Baixo Tocantins	26
Figura 4. Relação entre a riqueza de briófitas em Abaetetuba, Baixo Tocantins	31
Figura 5. Preferência de substratos das briófitas em Abaetetuba, Baixo Tocantins	34
Figura 6. Agrupamento das Regiões hidrográficas do estado do Pará	36
Tabela 3. Comparação florística da riqueza de briófitas nas Regiões hidrográficas do estado do Pará	38

Capítulo 2

Figura 1. Mapa de localização das áreas de Terra Firme no município de Abaetetuba, Baixo Tocantins	52
Figura 2. Florestas de Terra Firme primária e em restauração passiva e ativa em Abaetetuba, Baixo Tocantins	54
Tabela 1. Espécies de briófitas identificadas nas florestas de Terra Firme de Abaetetuba, Baixo Tocantins	56
Figura 3. Relação entre a riqueza de briófitas nas florestas de Terra Firme em Abaetetuba, Baixo Tocantins	59
Figura 4. Preferência de substratos das briófitas de Terra Firme em Abaetetuba, Baixo Tocantins	63
Tabela 2. Riqueza/ densidade de briófitas nos substratos encontrados em cada uma das áreas de Terra Firme de Abaetetuba, Baixo Tocantins	64
Figura 5. Agrupamento da composição de espécies em florestas de Terra Firme primária e em restauração passiva e ativa em Abaetetuba, Baixo Tocantins	66

SUMÁRIO

CONTEXTUALIZAÇÃO	13
REFERÊNCIAS	15
CAPÍTULO I	17
Resumo	18
Introdução	19
Material e Métodos	20
Área de estudo	20
Coleta, identificação e classificação	22
Tipos de substratos.....	24
Tabulação de dados.....	24
Análise de dados	25
Resultado e Discussão	26
Riqueza e composição de briófitas	26
Substrato colonizado.....	34
Similaridade florística entre a área de estudo e as regiões hidrográficas do Pará	35
Comparação florística entre as regiões hidrográficas do Pará	38
Agradecimentos	39
Referências	40
CAPÍTULO II	48
Resumo	49
Introdução	50
Material e Métodos	51
Área de estudo	51
Coleta, identificação e classificação	53
Tipos de substratos.....	53
Guildas de tolerância a radiação solar	55

Análise de dados	55
Resultado e Discussão.....	55
Riqueza, densidade e composição de briófitas	55
Substrato colonizado.....	63
Guildas de tolerância a radiação solar	64
Similaridade florística entre floresta primária e restauração passiva e ativa.....	66
Agradecimentos	68
Referências	68
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	75

CONTEXTUALIZAÇÃO

A região do Baixo Tocantins é uma das áreas mais antigas de colonização do estado do Pará, a qual integra umas das bacias mais importantes do Brasil, a Bacia do Tocantins-Araguaia (Almeida 2010). Essa região é representada por 11 municípios que são banhados, em sua maioria, pelo Rio Moju, Rio Tocantins e Rio Pará (Almeida 2010, Piraux 2017). Na confluência dos dois últimos rios, juntamente com o Rio Meruú (Maratauíra) localiza-se o município de Abaetetuba um dos mais antigos da região (Fapespa 2015, Silva *et al.* 2015).

O município de Abaetetuba é composto por floresta de terra firme, floresta de várzea, floresta de mangue, floresta de igapó e praias de água doce (Fapespa 2015, Almeida 2010). Estudos que comparam a riqueza e a composição de briófitas em diferentes vegetações ainda são raros na região, sendo reportadas apenas duas pesquisas para o município vizinho, Barcarena (Souza & Lisboa 2005, 2006) e esparsos registros sobre as vegetações realizados por Reimers (1933) e amostras depositadas em herbários da região (Herbário João Murça Pires – MG e Herbário do Instituto Federal do Pará – HIFPA). Os diferentes tipos de ambientes, aliados ao domínio fitogeográfico da Amazônia e ao alto potencial hídrico da localização de Abaetetuba, tornam seu estudo ainda mais importante, principalmente para a flora briófitas.

As florestas de terra firme apresentam maior riqueza de briófitas, pois reúnem condições favoráveis para os estabelecimentos das espécies, como umidade e maior variedade e desenvolvimento dos substratos (Souza & Lisboa, 2005). As florestas de várzea são consideradas uma das principais categorias de florestas inundáveis da Amazônia com alta abundância de espécies (Araújo *et al.* 1986, Brito & Ilkiu-Borges 2013, Moura *et al.* 2013), inclusive de táxons morfológicamente especializados nesse tipo de vegetação (Lisboa & Ilkiu-Borges 2001, Moura *et al.* 2012). As praias de água doce, por sua vez, são formadas pela dinâmica diária e/ou sazonal da enchente e vazante de rios formando bancos de areia, que vão sendo colonizados por espécies típicas de ambientes xeromórficos (Souza & Lisboa 2005, 2006, Almeida 2010).

Desses ambientes, as florestas de terra firme são as que apresentam maior histórico de desflorestamento no Baixo Tocantins. A exploração madeireira foi a primeira atividade a destruir a cobertura vegetal, possibilitando a ocupação por agricultura tradicional de corte e queima, na qual cultiva-se mandioca, pimenta do reino e dendê (Almeida 2010, Piraux 2017). Essas práticas regem a economia local, contudo em algumas regiões como em Abaetetuba estão diminuindo, permitindo a formação de florestas secundárias em diferentes estágios de sucessão, sob influência de processos de restauração passiva e ativa.

A restauração passiva é um processo gradual de recuperação da composição florística (Chazdon & Guariguata 2016). A restauração ativa, por sua vez, é o estabelecimento de uma floresta madura de forma acelerada, através do plantio de mudas cultivadas em viveiros (Griscom & Ashton 2011, Chazdon & Uruarte 2016). Ambos os processos são utilizados na recuperação das florestas tropicais, mas Chazdon (2008) considera a restauração passiva mais eficaz na recuperação da diversidade florestal e dos serviços ecossistêmicos.

Estudos que comparem a riqueza e a composição de briófitas em terra firme em tipos de restauração são inexistentes no Baixo Tocantins. As poucas pesquisas realizadas na Amazônia abordam apenas o desenvolvimento da floresta, levando em consideração os estágios de sucessão associados a idade da área (Tavares-Martins *et al.* 2014, Takashima-Oliveira *et al.* 2020). Enquanto que os tipos de restauração não foram testados na recuperação da comunidade de briófitas.

Com base no exposto, foram elaborados os seguintes questionamentos.

- 1) Qual a riqueza e a composição da flora de briófitas em diferentes tipos de ambientes no município de Abaetetuba, Baixo Tocantins?
- 2) Qual a relação entre a riqueza e a composição de briófitas de Abaetetuba no Baixo Tocantins com áreas similares do estado do Pará?
- 3) A riqueza de briófitas diverge entre floresta primária e florestas em restauração?
- 4) Os processos de restauração influenciam na trajetória do reestabelecimento de uma floresta madura?

De acordo com os questionamentos, foram elaboradas as seguintes hipóteses: a) A riqueza e composição de briófitas em diferentes fitofisionomias são representativas para a região e em relação a áreas similares no estado. b) A riqueza de briófitas varia entre as florestas, sendo a de área primária mais rica. c) O processo de restauração influencia a trajetória do reestabelecimento de uma floresta madura, sendo as áreas em restauração ativa mais próximas em nível de riqueza e composição a uma floresta primária.

Tendo em vista essas hipóteses, este trabalho teve o objetivo investigar a riqueza e a composição de briófitas em diferentes tipos de ambientes e a influência do tipo de restauração em áreas de terra firme no município de Abaetetuba, Baixo Tocantins, Pará, Brasil.

Esta dissertação está dividida em dois capítulos: o primeiro aborda a “Diversidade de briófitas em diferentes tipos de ambientes na Bacia do Baixo Tocantins, Amazônia Oriental” e o segundo “O processo de restauração de uma floresta de terra firme no Baixo Tocantins (Amazônia Oriental) influencia no restabelecimento da comunidade de briófitas?”

REFERÊNCIAS

- Almeida, R. 2010. Amazônia, Pará e o mundo das águas do Baixo Tocantins. **Estudos Avançados**, v. 24, n. 68, p. 291-298.
- Araújo, A. P.; Jordy Filho, S.; Fonseca, W. N. 1986. A vegetação da Amazônia brasileira. *In*: Simpósio do Trópico Úmido. **Embrapa**, p.135-152.
- Brito, E. S.; Ilkiu-Borges, A. L. 2013. Bryoflora of the municipalities of Soure and Cachoeira do Arari, on Marajó Island, in the state of Pará, Brazil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 27, n. 1, p. 124-141.
- Chazdon, R. L. 2008. Chance and Determinism in Tropical Forest Succession. *In*: Schnitzer, S. A.; Carson, W. P. (ed.). Tropical Forest Community Ecology. **Wiley-Blackwell**, p. 384-408.
- Chazdon, R. L.; Guariguata, M. R. 2016. Natural regeneration as a tool for large-scale forest restoration in the tropics: prospects and challenges. **Biotropica**, v. 48, n. 6, p. 716-730.
- Chazdon, R. L.; Uriarte, M. 2016. Natural regeneration in the context of large-scale forest and landscape restoration in the tropics. **Biotropica**, v. 48, n. 6, p. 709–715.
- Fapespa – Fundação Amazônia de Amparo a Estudos e Pesquisas. Abaetetuba – **Estatística Municipal**. Belém: 2015. 53p.
- Griscom, H. P.; Ashton, M. S. 2011. Restoration of dry tropical forests in Central America: a review of pattern and process. **For. Ecol. Manage**, v. 261, p. 1564-1579.
- Lisboa, R. C. L.; Ilkiu-Borges, F. 2001. Briófitas de São Luís do Tapajós, município de Itaituba, com novas adições para o estado do Pará. Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, série Botânica, v. 17, n. 1, p. 75-91.
- Moura, O. S.; Ilkiu-Borges, A. L.; Brito, E. S. 2013. Brioflora (Bryophyta e Marchantiophyta) da Ilha do Combu, Belém, PA, Brasil. **Hoehnea**, v. 40, n. 1, p. 143-165.
- Moura, O. S.; Ilkiu-Borges, A. L.; Reiner-Drehwald, M. E. 2012. A new species of *Lejeunea* Lib. (Lejeuneaceae) from Low Várzea forest in lower Amazon (Pará, Brazil). **Nova Hedwigia**, v. 95, p. 197-202.
- Piraux, M.; Simões, A.; Sombra, D. 2017. A diversidade socioespacial no território do Baixo Tocantins. *In*: Simões, A., Benassuly, M. (ed.). Na várzea e na terra firme: transformações socioambientais e reinvenções camponesas. **NUMA/UFPA**, p. 77–114.
- Reimers, V. H. 1933. Revision der Lebermoosgattung *Micropterygium*. **Hedwigia**, v. 73, p. 133-204.

- Silva, L. R. P.; Silva, J. R.; Silva, F. L.; Souza, M. P. 2015. Agricultura familiar amazônica: Sistema de produção – Ilha Campompema – Abaetetuba – Pará. **Fragmentos de Cultura**, v. 25, n. 2, p. 253-262.
- Souza, A. P. S.; Lisboa, R. C. L. 2005. Musgo (Bryophyta) na Ilha Trambioca, Barcarena, PA, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 19, n. 3, p. 487-492.
- Souza, A. P. S.; Lisboa, R. C. L. 2006. Aspectos florísticos e taxonômicos dos musgos do município de Barcarena, Pará. **Boletim Museu Paraense Emílio Goeldi**, v. 1, n. 1, p. 81-104.
- Takashima-Oliveira, T. T. G.; Medeiros, P. S.; Tavares-Martins, A. C. C. 2020. Bryophyte communities across the ecological succession process in the Caxiuanã National Forest, Pará, Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 92, n. 1, p. 1-13.
- Tavares-Martins, A. C. C.; Lisboa, R. C. L.; Costa, D. P. 2014. Bryophyte flora in upland forests at different successional stages and in the various strata of host trees in northeastern Pará, Brazil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 28, n. 1, p. 46-58.

CAPÍTULO I

Diversidade de briófitas em diferentes tipos de ambientes na Bacia do Baixo Tocantins, Amazônia Oriental

Ananda Karine de Sousa Pereira^{1*}

Luciana Priscila Costa Macedo Jardim²

Anna Luiza Ilkiu-Borges³

1 Programa de Mestrado em Ciências Biológicas, Universidade Federal Rural da Amazônia e Museu Paraense Emílio Goeldi, Campus de Pesquisa do Museu Paraense Emílio Goeldi, Av. Perimetral, 1901 – Terra Firme. CEP: 66.077-530 – Belém/PA – Brasil.

2 Universidade Federal Rural da Amazônia, Rod. PA 140, 2428-4822 – Açaizal. CEP: 68.680-000 – Tomé-Açu/PA – Brasil. Tel: (091) 99269-5992.

3 Museu Paraense Emílio Goeldi, Campus de Pesquisa do Museu Paraense Emílio Goeldi, Av. Perimetral, 1901 – Terra Firme. CEP: 66.077-530 – Belém/PA – Brasil.

* Autor para a correspondência: anandakarinep@gmail.com

Resumo

O estado do Pará apresenta sete regiões hidrográficas, entre as quais destaca-se a do Tocantins-Araguaia. Nela encontra-se uma região denominada de Baixo Tocantins que é uma das áreas mais antigas de colonização do Pará, situada no nordeste do estado. Os diferentes tipos de ambientes, aliados ao domínio fitogeográfico da Amazônia e ao alto potencial hídrico do Baixo Tocantins, tornam seu estudo ainda mais importante, principalmente para a flora briófitas. O objetivo deste estudo foi investigar a riqueza e composição de espécies de briófitas em diferentes tipos de ambientes (terra firme, várzea e praia de água doce) no município de Abaetetuba, Baixo Tocantins, e comparar esses mesmos parâmetros com outras áreas localizadas em regiões hidrográficas do estado do Pará. O material foi coletado em outubro de 2020 nos ambientes de Terra Firme, Várzea e Praia de Água Doce. Os substratos colonizados e a número de espécies foram analisados através do diagrama UpSet. Para comparar a composição dos ambientes com as demais áreas do estado do Pará foi adotado a divisão em regiões hidrográficas, usando análises de agrupamento hierárquico. Registrou-se 103 espécies (36 musgos e 67 hepáticas), a maior riqueza foi na floresta de Terra Firme (89 spp./ 51 exclusivas), seguida da floresta de Várzea (42 spp./ 7 exclusivas) e de Praia de Água Doce (27 spp./ 5 exclusivas). A composição e riqueza refletem as condições dos forófitos disponíveis e a característica de cada tipo de ambiente. Uma espécie é nova ocorrência para o estado do Pará e uma para a América do Sul. A similaridade florística de Terra Firme e Várzea entre as áreas do Pará demonstrou que a região hidrográfica Portel-Marajó apresentou um conjunto de espécies distinto.

Palavras-chave: Terra firme; Várzea; Praia de Água Doce; florística.

Introdução

O estado do Pará apresenta sete importantes macrorregiões hidrográficas: Calha Norte, Tapajós, Xingú, Portel-Marajó, Costa Atlântica e Tocantins-Araguaia (Pará 2010). A região hidrográfica Tocantins-Araguaia é considerada uma das mais importantes do país, superada apenas pela do Rio Amazonas (Almeida 2010). No final dessa região encontra-se uma área denominada de Baixo Tocantins, localizada no nordeste do Pará, que se destaca por ser uma das áreas mais antigas de colonização do estado, composta por 11 municípios (Barcarena, Abaetetuba, Acará, Limoeiro do Ajuru, Igarapé-Miri, Cametá, Oeiras do Pará, Moju, Mocajuba, Baião e Tailândia) que são banhados principalmente pelo Rio Tocantins, Rio Moju e Rio Pará (Almeida 2010, Pará 2011).

A cobertura vegetal do Baixo Tocantins é formada por um conjunto heterogêneo de ecossistemas, com destaque para as florestas de terra firme, florestas de várzea, florestas de igapó, florestas de mangue, campinas e praias de água doce (Amaral *et al.* 2002, Piraux *et al.* 2017). Os diferentes tipos de ambientes, aliados ao domínio fitogeográfico da Amazônia e ao alto potencial hídrico do Baixo Tocantins, tornam seu estudo ainda mais importante, principalmente para a flora briófitas.

Estudos acerca da diversidade de briófitas no Baixo Tocantins são escassos, com dados apenas sobre musgos no município de Barcarena (Souza & Lisboa 2005, 2006), além de registros esparsos realizados por Reimers (1933) e amostras depositadas em herbários da região, como no Herbário João Murça Pires (acrônimo MG) do Museu Paraense Emílio Goeldi e no Herbário do Instituto Federal do Pará (HIFPA) - campus de Abaetetuba. Esses registros reúnem 51 espécies de musgos, a maioria coletadas em florestas de terra firme, seguida das florestas de várzea e de praias de água doce (Souza & Lisboa 2005, 2006).

As florestas de terra firme compõem cerca de 85% da vegetação do estado do Pará e representam uma área de grande interesse ecológico, por possuir uma flora heterogênea com espécies latifoliadas de médio a grande porte (Pires 1966, IBGE 2012) e a maior riqueza de briófitas (*e.g.*, Santos & Lisboa 2003, Moraes & Lisboa, 2006, 2009, Garcia *et al.*, 2014, Pantoja *et al.* 2015). As florestas de terra firme reúnem condições favoráveis ao estabelecimento das briófitas devido a umidade, maior variedade de substratos e forófitos mais desenvolvidos (Souza & Lisboa 2005), promovendo sombreamento.

As florestas de várzea são consideradas uma das principais categorias de florestas inundáveis da Amazônia (Araújo *et al.* 1986). As várzeas do estuário amazônico se destacam por abrangerem as ilhas do arquipélago de Marajó e áreas localizadas às margens dos rios que

compõem o estuário (Lima 1956), que sofrem inundações diárias, cerca de duas vezes por dia (Barros & Uhl 1997). Esse ecossistema apresenta alta riqueza de espécies de briófitas (Brito & Ilkiu-Borges 2013, Moura *et al.* 2013), ficando atrás apenas das florestas de terra firme (Souza & Lisboa 2005), com raras exceções (Lisboa *et al.* 1998). Além disso, podem abrigar táxons morfológicamente especializados, que raramente são coletados. Moura *et al.* (2012) descreveram uma espécie do gênero *Lejeunea*, *Lejeunea combuensis* O.S.Moura, Ilk.-Borg. & Reiner-Drehwald, aparentemente exclusiva desse tipo de vegetação. Lisboa & Ilkiu-Borges (2001) coletaram uma hepática reofítica rara, *Schusterolejeunea inundata* (Spruce) Grolle, as margens do rio Tapajós.

As praias de água doce, por sua vez, são um ambiente comum no estado do Pará, bem como no Baixo Tocantins, localizadas ao longo do litoral de rios formados a partir da deposição de sedimentos trazidos pelos cursos de água. Trata-se de uma vegetação pioneira, sendo os rios os reservatórios de sementes (IBGE 2012). Pesquisas sobre as briófitas nesse ambiente abordaram apenas os musgos e estão bastante restritos, incluindo apenas a Ilha de Trambioca na foz do rio Guamá, reproduzindo uma noção parcial sobre a flora de briófitas nesse ambiente (Souza & Lisboa 2005, 2006).

A região do Baixo Tocantins, com suas variações de vegetação e sazonalidades apresenta uma diversidade pouco amostrada, com registros apenas de musgos e nenhum de hepáticas ou antóceros. De acordo com Gradstein *et al.* (2001), as florestas tropicais de baixas altitudes apresentam uma alta riqueza de hepáticas folhosas, muitas das vezes superiores a de musgos.

Este trabalho teve como objetivo investigar a riqueza e a composição de espécies de briófitas em tipos de ambientes (terra firme, várzea e praia de água doce) no município de Abaetetuba, Baixo Tocantins, e comparar esses mesmos parâmetros com outras áreas localizadas em regiões hidrográficas do estado do Pará.

Material e Métodos

Área de estudo

A pesquisa foi realizada no município de Abaetetuba (Figura 1), 01°43'24"S – 48°52'54"W, que pertence à mesorregião do Nordeste Paraense e à microrregião de Cametá, com extensão de 1.610,652 Km² (IBGE 2021).

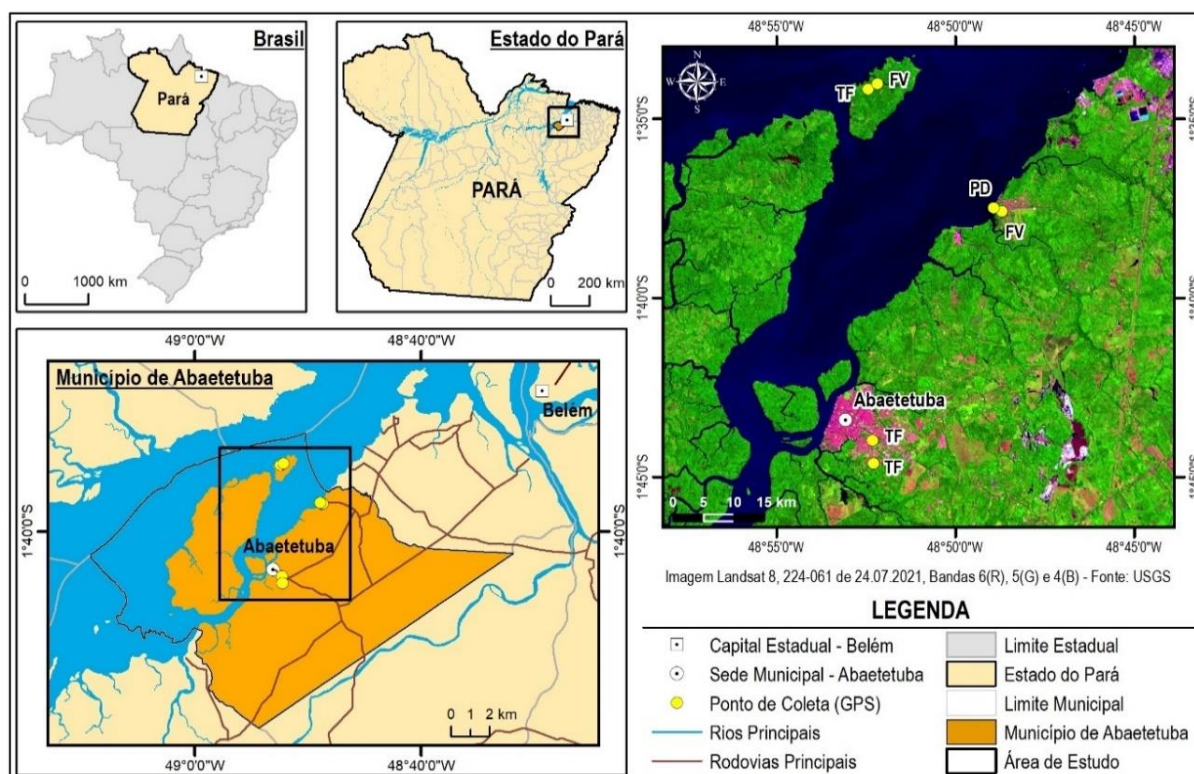


Figura 1. Mapa de localização do município de Abaetetuba, Baixo Tocantins: TF = floresta de Terra Firme, FV = floresta de Várzea e PD = Praia de Água Doce.

O município apresenta clima equatorial super-úmido com temperatura média de 27°C, precipitação anual em torno de 2.000 mm, estação chuvosa entre janeiro a junho e mais seca nos últimos meses do ano (Fapespa 2015). Abaetetuba possui vários rios, entre os principais está o rio Meruú (Maratauíra), o qual banha a sede do município e desagua na Baía do Capim (Fapespa 2015). A zona rural do município é constituída por áreas ribeirinhas, com 72 ilhas situadas na confluência do rio Tocantins com o rio Pará (Silva *et al.* 2015) e locais de influência das estradas, na qual se localizam 35 comunidades tradicionais que ocupam territórios e usam recursos naturais como condição para a sua subsistência e reprodução cultural, social, religiosa e econômica e o distrito de Beja (Brasil 2007, Quaresma *et al.* 2015, Soares *et al.* 2021). Neste último, a cobertura vegetal é composta por florestas de terra firme, várzea, igapó, mangue e de praia de água doce (Fapespa 2015, Almeida 2016).

Para este estudo foram selecionadas as seguintes fitofisionomias: floresta de Terra Firme de Abaetetuba – TF: formações estabelecidas em relevos mais elevados (IBGE 2012), na qual possibilita a predominância de espécies latifoliadas de médio a grande porte como *Astrocaryum gynacanthum* Mart. e *Dinizia excelsa* Ducke (Figura 2a); floresta de Várzea de Abaetetuba – FV: formações estabelecidas ao longo de cursos de água ocupando planícies com inundações diárias (Lima 1956), representadas pelas espécies *Euterpe oleracea* Mart. e *Hilairanthus*

schauerianus (Moldenke) Cornejo (Figura 2b) e Praia de Água Doce de Abaetetuba – PD: formações estabelecidas ao longo do litoral de rios (Souza & Lisboa 2006, IBGE 2012), com espécies adaptadas a terrenos com deposições constantes de areia como *Mauritia flexuosa* L. e *Prunus domestica* L. (Figura 2c).

Foram selecionadas três áreas de floresta de Terra Firme (Reserva Ambiental do Laranjal, Reserva Particular do Patrimônio Natural Sororocando no Mato e Ilha do Capim) com base no estado de preservação e acessibilidade, duas florestas de Várzea (Bosque Ambiental da Vila de Beja e Ilha do Capim) e uma Praia de Água Doce (Praia de Beja). Os dados de cada ambiente são apresentados na Tabela 1.

Tabela 1. Cinco áreas de estudo localizadas no município de Abaetetuba, Baixo Tocantins, juntamente com seus respectivos tipos de ambientes, zona ou distrito e coordenadas geográficas. TF = Floresta de Terra Firme; FV = Floresta de Várzea; PD = Praia de Água Doce.

Ambiente	Nome da área	Zona/Distrito	Coordenadas
TF	Reserva Ambiental do Laranjal	Zona urbana	1°43'57,1"S, 48°52'18,5"W
TF	RPPN Sororocando no Mato	Zona urbana	1°44'42,6"S, 48°52'17,3"W
TF	Ilha do Capim	Zona ribeirinha	1°34'14,7"S, 48°52'02,2"W
FV	Bosque Ambiental da Vila de Beja	Distrito de Beja	1°37'35,3"S, 48°48'48,4"W
FV	Ilha do Capim	Zona ribeirinha	1°34'14,7"S, 48°52'02,2"W
PD	Praia de Beja	Distrito de Beja	1°37'24,2"S, 48°48'54,1"W

Coleta, identificação e classificação

A expedição a campo foi realizada em Outubro de 2020. As coletas foram feitas por meio do método de caminhamento (Filgueiras *et al.* 1994), buscando explorar os ambientes e seus nichos, até que as espécies aparentemente começassem a se repetir ou que não houvesse mais locais a explorar, como ocorreu na várzea cuja coleta foi dificultada pela escassez de forófitos colonizados ou, na praia, onde a coleta se estendeu por toda área de praia, acompanhando o rio.

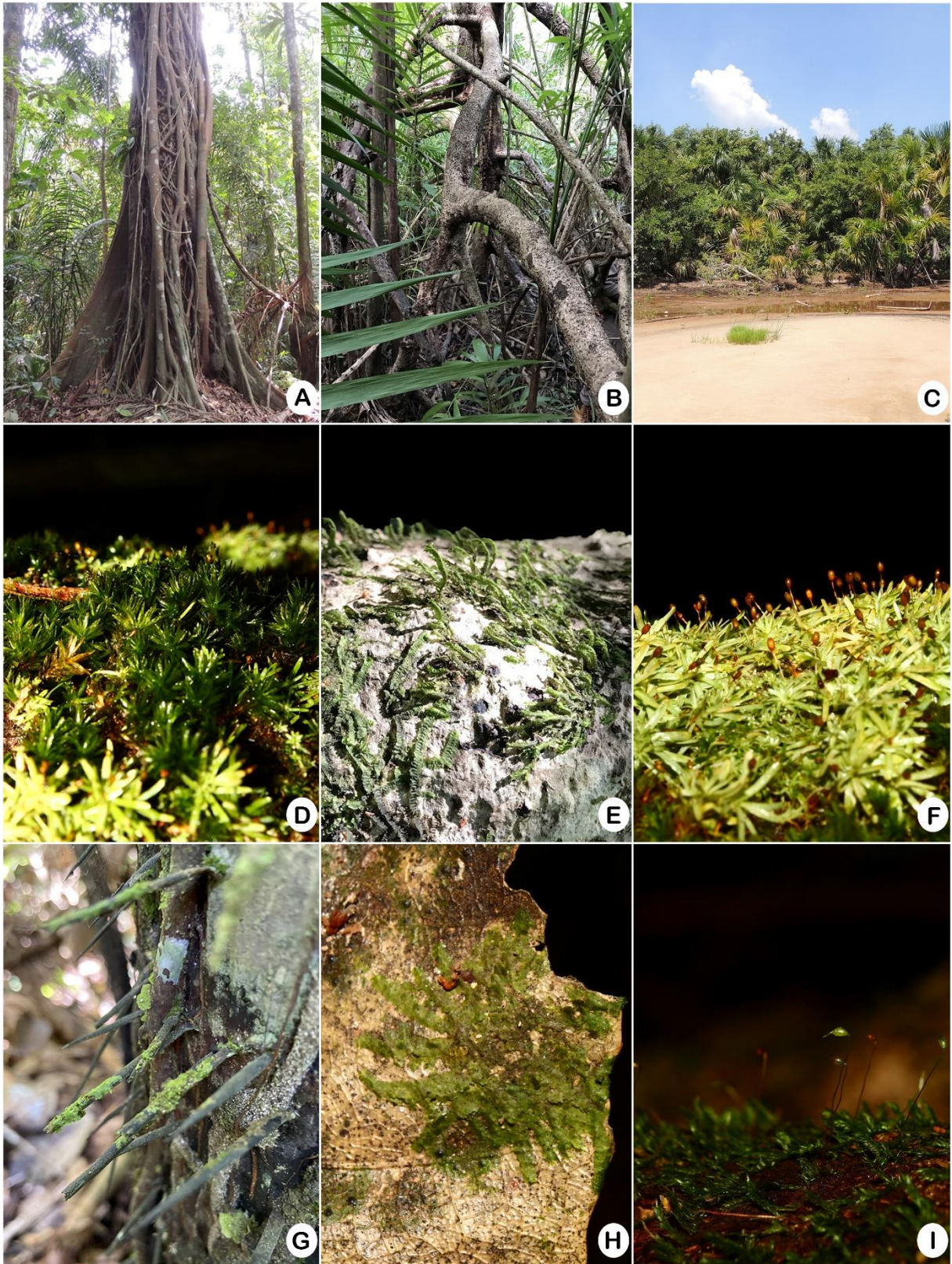


Figura 2. Tipos de ambientes e substratos de briófitas em Abaetetuba, Baixo Tocantins. (A) floresta de Terra Firme. (B) floresta de Várzea. (C) Praia de Água Doce. (D) *Syrrhopodon elatus* sobre tronco de árvore viva. (E) *Plagiochila disticha* sobre tronco de árvore viva. (F) *Octoblepharum albidum* sobre tronco de árvore viva. (G) *Rectolejeunea emarginuliflora* sobre tronco de árvore viva. (H) *Cololejeunea subcardiolarpa* sobre folha. (I) *Microcalpe subsimplex* sobre tronco em decomposição.

A coleta e a herborização seguiram a metodologia descrita por Glime (2017). Para a secagem, o material botânico foi exposto ao sol e em lugar arejado.

As espécies foram identificadas no Herbário do Instituto Federal do Pará – Campus Abaetetuba (HIFPA) e no Laboratório de Briologia do Museu Paraense Emílio Goeldi (BRIOLAB/MPEG) com o auxílio de microscópio óptico e estereomicroscópio. A identificação taxonômica foi baseada em literaturas especializadas como Gradstein *et al.* (2001), Buck (2003), Gradstein & Costa (2003), Gradstein & Ilkiu-Borges (2009), Bordin & Yano (2013), Bastos & Gradstein (2020a,b), Gradstein (2021), Oliveira-da-Silva *et al.* (2021).

Para a classificação das briófitas seguiu-se Goffinet *et al.* (2009) para os musgos, com exceção de alguns gêneros de Sematophyllaceae (Carvalho-Silva *et al.* 2017), e Crandall-Stotler *et al.* (2009) para as hepáticas, com exceção do gênero *Dibrachiella* (Spruce) X.Q.Shi, R.L.Zhu & Gradst. e *Thysananthus* Lindenb., foi seguido Shi & Zhu (2015) e Sukkharak & Gradstein (2017), respectivamente. O material testemunho será incorporado ao Herbário João Murça Pires (MG) do Museu Paraense Emílio Goeldi.

Tipos de substratos

As espécies foram classificadas de acordo com o substrato em que foram coletadas: terrícolas – aquelas que crescem diretamente no solo; corticícolas – aquelas que crescem em tronco de outras plantas vivas; epíxilas – aquelas que crescem sobre troncos em decomposição; rupícolas – aquelas que crescem em superfície rochosa; epífilas – aquelas que crescem em folhas (Robbins 1952, Pócs 1996). Espécies coletadas em cupinzeiros foram tratadas a parte, já que não se encaixam na classificação pré-estabelecida (Brito & Ilkiu-Borges 2013).

Tabulação de dados

Para comparar as floras de briófitas dos três tipos de ambientes estudados com as de demais áreas no estado do Pará, foi adotada uma divisão do estado em regiões hidrográficas (Pará 2012), a fim de facilitar o entendimento da distribuição geográfica das espécies. Além disso, só foram utilizadas as literaturas que informam explicitamente o tipo de vegetação em que as espécies ocorreram. Das sete regiões hidrográficas, foram localizados estudos em apenas quatro: região hidrográfica Costa Atlântica (CA), região hidrográfica Portel-Marajó (MJ), região hidrográfica do Tocantins-Araguaia (TO), região hidrográfica do Xingú (XG) (Figura 3).

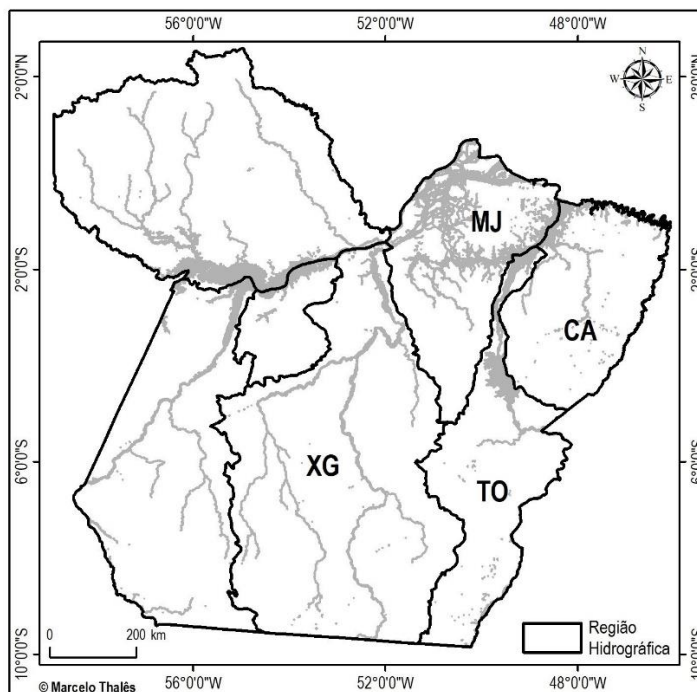


Figura 3. Regiões hidrográficas do estado do Pará. CA = região hidrográfica Costa Atlântica, MJ = região hidrográfica Portel-Marajó, TO = região hidrográfica do Tocantins-Araguaia, XG = região hidrográfica do Xingu.

Os estudos de briófitas em florestas de Terra Firme relacionados às suas regiões hidrográficas, estão listados a seguir: CA – Lisboa (1984, 1985), Lisboa & Ilkiu-Borges (1995, 1997, 2007), Santos & Lisboa (2003, 2008), Tavares-Martins *et al.* (2014), Fagundes *et al.* (2016); MJ – Ilkiu-Borges & Lisboa (2002a,b,c, 2004a,b), Alvarenga *et al.* (2007), Moraes & Lisboa (2009); TO – Souza & Lisboa (2005, 2006), Moraes & Lisboa (2006), Garcia *et al.* (2014), Santos & Ilkiu-Borges (2021, prelo); XG – Pantoja *et al.* (2015) e TF – este estudo.

Os estudos de briófitas em florestas de Várzea utilizados para a comparação entre as regiões foram: CA – Moura *et al.* (2012, 2013); MJ – Lisboa & Maciel (1994), Lisboa *et al.* (1998, 1999), Brito & Ilkiu-Borges (2013) e FV – este estudo.

Os estudos de briófitas em Praia de Água Doce utilizados para comparar entre as regiões foram: TO – Souza & Lisboa (2005, 2006) e PD – este estudo.

Análise de dados

Para a comparação da composição da flora de briófitas das três fitofisionomias entre as regiões hidrográficas do Pará, foi realizada uma análise de similaridade florística utilizando o coeficiente de Jaccard, seguida de uma análise de cluster usando o “Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean” (UPGMA). A análise foi feita separadamente para musgos e hepáticas em floresta de Terra Firme e floresta de Várzea. Para a Praia de Água Doce, a

comparação foi feita numericamente, devido a carência de estudos nesse tipo de ambiente. Os substratos colonizados, assim como a riqueza de espécies nos três ambientes, foram analisados usando o diagrama de UpSet (Lex *et al.* 2014) por meio do pacote UpSetR (Conway *et al.* 2017). As análises estatísticas foram realizadas no Software R (R Development Core Team 2019).

Resultado e Discussão

Riqueza e composição de briófitas

Foram identificadas 2.393 ocorrências de briófitas (667 musgos e 1.726 hepáticas), totalizando 103 espécies distribuídas em 42 gêneros e 14 famílias. As hepáticas apresentaram maior riqueza com 67 espécies, 26 gêneros e cinco famílias, do que os musgos com 36 espécies, 16 gêneros e nove famílias (Tabela 2).

Tabela 2. Espécies de briófitas identificadas nos ambientes de Abaetetuba, Baixo Tocantins. Oc = ocorrência, TF = Floresta de Terra Firme, FV = Floresta de Várzea e PD = Praia de Água Doce; * = nova ocorrência para o Pará, ** = nova ocorrência para a América do Sul, Co = corticícola, Ex = epíxila, Ep = epífila, Te = terrícola, Cz = cupinzeiro, Ru= rupícola.

Família/Espécies	Oc.	Ambientes				Substratos					Voucher
		TF	FV	PD	Co	Ex	Ep	Te	Cz	Ru	
BRYOPHYTA											
Calymperaceae											
<i>Calymperes erosum</i> Müll. Hal.	124	110	11	3	90	34					P98
<i>C. lonchophyllum</i> Schwägr.	24	23	1		24						P119
<i>C. palisotii</i> Schwägr.	13	2	4	7	9	4					P166
<i>C. rubiginosum</i> (Mitt.) W.D.Reese	9	9			9						P176
<i>Octoblepharum albidum</i> Hedw.	69	62	2	5	52	16			1		P787
<i>O. cocuiense</i> Mitt.	3	3			2	1					P443
<i>O. cylindricum</i> Mont.	20	20			19			1			P245
<i>O. pulvinatum</i> (Dozy & Molck.) Mitt.	8	8			8						P107
<i>Syrrhopodon africanus</i> (Mitt.) Paris subsp. <i>graminicola</i> (R.S.Williams) W.D.Reese	13	13			8	5					P299
<i>S. cryptocarpus</i> Dozy & Molck.	15	15			12	3					P394
<i>S. elatus</i> Mont.	14	14			12	2					P651
<i>S. hornsouchii</i> Mart.	2	1	1		1	1					P240
<i>S. ligulatus</i> Mont.	3	2	1		2	1					P274

Família/Espécies	Oc.	Ambientes			Substratos						Voucher
		TF	FV	PD	Co	Ex	Ep	Te	Cz	Ru	
Fissidentaceae											
<i>Fissidens elegans</i> Brid.	7	7			7						P625
<i>F. flaccidus</i> Mitt.	1		1					1			P772
<i>F. hornschurchii</i> Mont.	1	1			1						P120
<i>F. ornatus</i> Herzog	4	4			3	1					P112
<i>F. pellucidus</i> Hornsch.	11	9	2		7	2		2			P176
<i>F. zollingeri</i> Mont.	1			1						1	P764
Leucobryaceae											
<i>Campylopus savannarum</i> (Müll. Hal.) Mitt.	1	1						1			P761
Leucomiaceae											
<i>Leucomium strumosum</i> (Hornsch.) Mitt.	28	28			18	10					P181
Pilotrichaceae											
<i>Callicostella pallida</i> (Hornsch.) Ångstr.	2	2				2					P268
<i>C. rufescens</i> (Mitt.) A.Jaeger	3	3			1	2					P92
Pylaisiadelphaceae											
<i>Isopterygium subbrevisetum</i> (Hampe) Broth.	12	12			10	2					P625
<i>I. tenerifolium</i> Mitt	9	9			4	5					P148
<i>I. tenerum</i> (Sw.) Mitt.	7	7			4	3					P140
<i>Pterogonidium pulchellum</i> (Hook.) Müll. Hal. ex Broth.	18	14		4	11	7					P138
<i>Taxithelium planum</i> (Brid.) Mitt.	32	31	1		22	9		1			P281
<i>T. pluripunctatum</i> (Renauld & Cardot) W.R.Buck	8	7	1		4	3		1			P428
Sematophyllaceae											
<i>Brittonodoxa subpinnata</i> (Brid.) W.R.Buck, P.E.A.S.Câmara & Carv.-Silva	19	13		6	16	3					P160
<i>Microcalpe subsimplex</i> (Hedw.) W.R.Buck	106	106			59	47					P107
<i>Meiothecium boryanum</i> (Müll. Hal.) Mitt	1	1				1					P299
<i>Trichosteleum papillosum</i> (Hornsch.) A.Jaeger	29	25	3	1	9	20					P545
<i>T. subdemissum</i> (Besch.) A.Jaeger	20	19		1	10	10					P167
Stereophyllaceae											
<i>Pilosium chlorophyllum</i> (Hornsch.) Broth.	25	24		1	8	16				1	P123

Família/Espécies	Oc.	Ambientes			Substratos						Voucher
		TF	FV	PD	Co	Ex	Ep	Te	Cz	Ru	
Thuidiaceae											
<i>Pelekium scabrosulum</i> (Mitt.) Touw	5	5			4	1					P119
MARCHANTIOPHYTA											
Calypogeiaceae											
<i>Calypogeia miquelii</i> Gottsche, Lindenb. & Nees	1	1						1			P230
Frullaniaceae											
<i>Frullania cuencensis</i> Taylor	1		1		1						P561
<i>F. gibbosa</i> Nees	1		1			1					P617
<i>F. rio-janeirensis</i> (Raddi) Ångstr.	2	2				2					P416
<i>F. subtilissima</i> (Mont.) Lindenb.	1	1				1					P395
Lejeuneaceae											
<i>Acrolejeunea torulosa</i> (Lehm. & Lindenb.) Schiffn	1			1	1						P801
<i>Archilejeunea badia</i> (Spruce) Steph.	1		1		1						P594
<i>A. juliformis</i> (Nees) Gradst.	24	24			21	3					P109
<i>Ceratolejeunea coarina</i> (Gottsche) Schiffn.	113	104	8	1	76	14	23				P143
<i>C. confusa</i> R.M.Schust.	26	26			20	6					P319
<i>C. cornuta</i> (Lindenb.) Steph.	183	156	26	1	133	29	21				P817
<i>C. cubensis</i> (Mont.) Schiffn.	5	5			3	1	1				P108
<i>C. guianensis</i> (Nees & Mont.) Steph.	17	15	2		9	7	1				P113
<i>C. laetefusca</i> (Austin) R.M.Schust.	1	1			1						P237
<i>C. minuta</i> G.Dauphin	47	46	1		41	4	2				P226
<i>Cheilolejeunea acutangula</i> (Nees) Grolle	1	1			1						P259
<i>C. adnata</i> (Kunze ex Lehm.) Grolle	21	21			17	3	1				P143
<i>C. adnata</i> var. <i>autoica</i> Gradst. & Ilk.-Borg.	4	4			2	2					P115
<i>C. aneogyna</i> (Spruce) A.Evans	7	7			7						P463
<i>C. holostipa</i> (Spruce) Grolle & R.L.Zhu	4	4			3	1					P439
<i>C. lobulata</i> (Lindenb.) C.J.Bastos & Gradst.	1	1			1						463
<i>C. rigidula</i> (Nees ex Mont.) R.M.Schust.	263	210	34	19	205	44	14				P274

Família/Espécies	Oc.	Ambientes				Substratos						Voucher
		TF	FV	PD	Co	Ex	Ep	Te	Cz	Ru		
<i>C. savannae</i> L.P.Macedo, Ilk.-Borg. & C.J.Bastos	4			4	4							P789
<i>C. trifaria</i> (Reinw., Blume & Nees) Mizut.	3			3	3							P814
<i>C. unciloba</i> (Lindenb.) Malombe	2		2			2						P575
<i>Cololejeunea camillei</i> (Lehm.) A.Evans	38	38			3	1	34					P177
<i>C. cardiocarpa</i> (Mont.) A.Evans	71	69	1	1	4	1	66					P91
<i>C. crenata</i> (A.Evans) Pócs	4	4					4					P634
<i>C. diaphana</i> A.Evans	23	23			1	1	21					P672
<i>C. panamensis</i> G.Dauphin & Pócs	15	15			1	2	12					P673
<i>C. setiloba</i> A. Evans**	3	1	2		1		2					P756
<i>C. subcardiocarpa</i> Tixier	70	68	1	1	3		67					P99
<i>C. surinamensis</i> Tixier	50	50			4	1	45					P104
<i>Cyclolejeunea convexistipa</i> (Lehm. & Lindenb.) A.Evans	3	3					3					P288
<i>Dibrachiella auberiana</i> (Mont.) X.Q. Shi, R.L. Zhu & Gradst.	3	1	2			2	1					P568
<i>Diplasiolejeunea brunnea</i> Steph.	2	2					2					P431
<i>D. unidentata</i> (Lehm. & Lindenb.) Schiffn.	1			1		1						P807
<i>Drepanolejeunea fragilis</i> L. Söderstr., A.Hagborg & vonKonrat	27	25	1	1	13	6	8					P455
<i>Harpalejeunea oxyphylla</i> (Nees & Mont.) Steph.	9	9			7	2						P213
<i>H. stricta</i> (Lindenb. & Gottsche) Steph.	7	7			4		3					P366
<i>Lejeunea adpressa</i> Nees	11	5	6		8	2	1					P430
<i>L. boryana</i> Mont.	6	6			6							P176
<i>L. controversa</i> Gottsche	2	2			1	1						P189
<i>L. flava</i> (Sw.) Nees	55	55			38	7	10					P295
<i>L. glaucescens</i> Gottsche	49	36	12	1	10	36	2	1				P371
<i>L. laetevirens</i> Nees & Mont.	109	80	18	11	94	9	6					P370
<i>L. phyllobola</i> Nees & Mont.	4	3	1		3	1						P642
<i>Leptolejeunea elliptica</i> (Lehm. & Lindenb.) Besch.	9	7	1	1	1		8					P455
<i>L. radicata</i> (Nees ex Mont.) Grolle*	29	29			1		28					P178
<i>Lopholejeunea nigricans</i> (Lindenb.) Steph. ex Schiffn.	22		21	1	22							P563
<i>L. subfusca</i> (Nees) Schiffn.	32	13	14	5	21	11						P184

Família/Espécies	Oc.	Ambientes				Substratos					Voucher
		TF	FV	PD	Co	Ex	Ep	Te	Cz	Ru	
<i>Microlejeunea epiphylla</i> Bischl.	9	6	1	2	7		2				P302
<i>Myriocoleopsis minutissima</i> subsp. <i>myriocarpa</i> (Nees & Mont.) R.L.Zhu, Y.Yu & Pócs	2	1		1	1		1				P830
<i>Otigoniolejeunea huctumalcensis</i> (Lindenb. & Gottsche) Y.M.We, R.L.Zhu & Gradst.	39	39			37	1	1				P97
<i>Prionolejeunea denticulata</i> (F.Weber) Schiffn.	15	15			15						P119
<i>Pycnolejeunea contigua</i> (Nees) Grolle	6	5	1		4	2					P396
<i>P. macroloba</i> (Nees & Mont.) Schiffn	2	2				2					P308
<i>Rectolejeunea emarginuliflora</i> (Gottsche ex Schiffn.) A.Evans	83	64	19		64	9	10				P548
<i>R. flagelliformis</i> A.Evans	32	29	3		23	3	6				P273
<i>Stictolejeunea balfourii</i> (Mitt.) E.W.Jones	15		14	1	10	3		3		1	P589
<i>S. squamata</i> (F.Weber) Schiffn.	17		17		14	3					P544
<i>Symbiezidium barbiflorum</i> (Lindenb. & Gottsche) A.Evans	25	14	11		24	1					P98
<i>Thysananthus plicatiflorus</i> (Spruce) Sukkharak & Gradst.	4		4		3	1					P572
<i>Xylolejeunea crenata</i> (Nees & Mont.) X.L.He & Grolle	56	53	3		17	39					P95
Plagiochilaceae											
<i>Plagiochila disticha</i> (Lehm. & Lindenb.) Lehm. & Lindenb.	8	3	5		7	1					P453
Radulaceae											
<i>Radula flaccida</i> Lindenb. & Gottsche	17	17			3		14				P447
<i>R. javanica</i> Gottsche	8	8			7	1					P447
Total espécimes	2393	2045	262	85	1478	481	420	12	1	3	
Total espécies	103	89	42	27	87	70	32	9	1	3	

A predominância de hepáticas é comum em inventários florísticos de briófitas na região neotropical (Gradstein *et al.* 2001), bem como em florestas de planícies da Amazônia (*e.g.*, Brito & Ilkiu-Borges 2013, Moura *et al.* 2013, Macedo & Ilkiu-Borges 2014, Garcia *et al.* 2014, Pantoja *et al.* 2015, Ilkiu-Borges *et al.* 2020). Em Abaetetuba, houve predominância de hepáticas em todos os tipos de ambientes.

Entre as famílias de hepáticas, a mais representativa foi Lejeuneaceae (59 spp.), enquanto para os musgos foi Calymperaceae (13 spp.). Juntas, essas famílias representam quase 70% da riqueza de briófitas identificadas neste estudo. Essas famílias estão entre àquelas consideradas mais diversas na Amazônia (Reese 1993, Gradstein *et al.* 2001) e são constantemente apontadas como as principais representantes em inventários de briófitas no estado do Pará (*e.g.*, Brito & Ilkiu-Borges 2013, Tavares-Martins *et al.* 2014, Pantoja *et al.* 2015, Oliveira-da-Silva & Ilkiu-Borges 2018a).

Apesar da maioria das briófitas encontradas em Abaetetuba serem comuns nos estudos realizados na Amazônia, foram encontradas duas novas ocorrências, *Leptolejeunea radicata* e *Cololejeunea setiloba*. A primeira espécie havia sido registrada anteriormente no estado do Amazonas (Zartman & Ilkiu-Borges 2007) e é, portanto, uma nova ocorrência para o estado do Pará. *Cololejeunea setiloba* ocorre nos Estados Unidos e Costa Rica (Eggers 2001, Stotler & Crandall-Stotler 2017) e está sendo reportada pela primeira vez para a América do Sul.

Em relação as fitofisionomias estudadas, a TF exibiu maior riqueza (89 spp.), seguida da FV (42 spp.) e PD (27 spp.) (Figura 4).

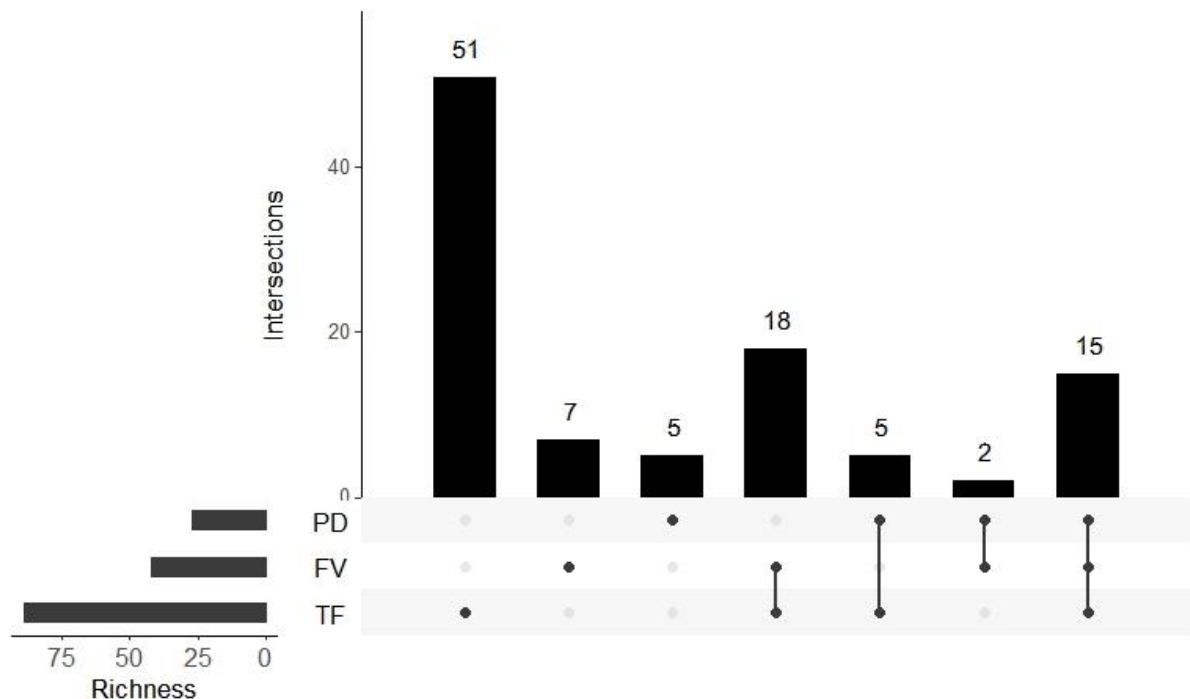


Figura 4. Relação entre a riqueza de briófitas em Abaetetuba, Baixo Tocantins. TF = floresta de Terra Firme de Abaetetuba, FV = floresta de Várzea de Abaetetuba e PD = Praia de Água Doce de Abaetetuba.

Em parte, esse resultado também se refletiu na diferença de amostragem em cada área, apesar do esforço amostral ter sido intenso em todas as áreas. Na TF, FV e PD foram coletadas

611, 101 e 33 amostras, respectivamente. Em campo, o que se observou foi que a FV tinha poucos forófitos colonizados, assim como a PD. Também foi observado um baixo número de espécies vasculares nesses dois tipos de ambiente.

Uma característica observada na FV foi a associação com vegetação de mangue (Rodrigues 2017), com o predomínio de duas espécies (*Euterpe oleracea* e *Hilairanthus schauerianus*), sendo a segunda típica de mangue. Esse fato mostra a singularidade desse ambiente quando comparado com outras florestas de várzea no estado do Pará (Lisboa *et al.* 1998, 1999, Souza & Lisboa 2005, 2006, Moraes & Lisboa 2006, 2009, Alvarenga *et al.* 2007, Alvarenga & Lisboa 2009, Brito & Ilkiu-Borges 2013, Moura *et al.* 2013, Cerqueira *et al.* 2017). O predomínio da palmeira de açaí é muito comum nas áreas de várzea em todo o estuário amazônico, a qual é fortemente manejada para consumo e comercialização do fruto, o principal produto para a economia regional (Arima *et al.* 1998). Entretanto, há menor predominância de briófitas sobre essa espécie, provavelmente devido ao caule quase liso, que limita a retenção de água, dificultando estabelecimento de propágulos e a colonização (Frahm 2003). Isso também foi apontado por Ferreira-Filho *et al.* (2021) para espécies de orquídeas, indicando que em áreas de manejo intensivo de açaí teriam menor riqueza de espécies epífitas.

Em relação a PD, o baixo número de espécies se deve, também, aos fatores extremos encontrados nesse ambiente, como baixa umidade e maior luminosidade e temperatura (Souza & Lisboa 2005), que funcionam como filtros ecológicos para o estabelecimento de espécies mais adaptadas às florestas úmidas típicas da região.

A maior riqueza de espécies em florestas de Terra Firme na Amazônia é corroborada em diversos trabalhos (*e.g.*, Santos & Lisboa 2003, Ilkiu-Borges & Lisboa 2004b, Souza & Lisboa 2005, Moraes & Lisboa 2006), pois esse ambiente possui maior umidade e maior quantidade de espécies arbóreas que servem de substrato para epífitas (Souza & Lisboa 2005).

A riqueza de briófitas observada na FV da área de estudo foi menor que a observada por Brito & Ilkiu-Borges (2013) e Moura *et al.* (2013), em Cachoeira do Arari e Soure (ilha do Marajó) (46 spp.) e na ilha do Combú (72 spp.), respectivamente, mas foi maior do que as encontradas por Lisboa *et al.* (1998, 1999) no município de Chaves e Anajás na ilha do Marajó (38 spp.) e Souza & Lisboa (2005, 2006) em Barcarena (32 spp.).

A riqueza de briófitas na PD foi maior que a reportada por Souza & Lisboa (2005, 2006) em Barcarena (18 spp. de musgos). Entretanto, se considerarmos apenas os musgos, o número de espécies reportados por esses últimos autores foi o dobro da riqueza de musgos coletados na PD (9 spp.).

Das espécies registradas na área de estudo, 51 foram exclusivas à TF, sete à FV e cinco à PD (Figura 4). O conjunto de espécies exclusivas à TF demonstra uma combinação de espécies facilmente coletadas em ambientes perturbados com espécies de ambientes preservados, resultado da localização das áreas estudadas, as quais estão localizadas na zona urbana ou na área ribeirinha do município. A composição de flora de briófitas da FV é formada por espécies com características singulares (presença de trigônios, ocelos e células do filídio mamilosas), frequentes em regiões sujeitas a incidência de luz, vento e água (Buck 2003, Gradstein 2021). Somado às condições típicas de ambientes costeiros, tal como observado na área de estudo, a Várzea estudada apresentava vegetação típica associada com manguezal.

Em PD, apesar da riqueza menor (27 spp.), foram encontradas cinco espécies exclusivas, entre as quais *Cheilolejeunea savannae* e *C. trifaria* foram as mais representativas. Ambas as espécies são encontradas em ambientes expostos com alta intensidade de luz e calor (Macedo *et al.* 2020, Gradstein 2021).

Na TF e FV, 18 espécies foram comuns, das quais *Lejeunea adpressa*, *Plagiochila disticha* e *Symbiezidium barbiflorum* apresentaram maior ocorrência em ambas as fitofisionomias. Essas espécies são comumente encontradas em áreas úmidas de floresta ombrófilas da região amazônica (Gradstein & Ilkiu-Borges 2009, Gradstein 2021).

Os ambientes de TF e PD compartilharam cinco espécies, das quais *Brittonodoxa subpinnata* e *Pterogonidium pulchellum* foram as mais representativas. Essas espécies podem ser encontradas tanto em florestas úmidas quanto em ambientes abertos (Oliveira-da-Silva & Ilkiu-Borges 2018b,c).

Duas espécies foram comuns nas vegetações de FV e PD: *Lopholejeunea nigricans* e *Stictolejeunea balfourii*. Ambas as espécies possuem distribuição pantropical, ocorrendo em florestas tropicais de planície a montanhas, preferindo locais úmidos e sombreados, como o sub-bosque ou a proximidade de cursos d'água (Gradstein 1994, Zhu & Gradstein 2005, Gradstein & Ilkiu-Borges 2009).

Quinze espécies foram comuns nos três ambientes, as quais possuem grande amplitude ecológica e são frequentemente encontradas em inventários florísticos no estado do Pará como *Cheilolejeunea rigidula* (Ilkiu-Borges *et al.* 2009, Moura *et al.* 2013, Garcia *et al.* 2014), *Calymperes erosum* (Ilkiu-Borges *et al.* 2009, Moura *et al.* 2013, Tavares-Martins *et al.* 2014), *Lejeunea laetevirens* (Ilkiu-Borges *et al.* 2009, Brito & Ilkiu-Borges 2013, Fagundes *et al.* 2016) e *Octoblepharum albidum* (Lisboa *et al.* 1999, Souza & Lisboa 2005, Garcia *et al.* 2014, Ilkiu-Borges *et al.* 2020).

Substrato colonizado

As espécies corticícolas (87 spp.) predominaram, com 17 espécies exclusivas, seguidas de espécies epíxilas (70 spp.), epífilas (32 spp.), terrícolas (9 spp.), rupícolas (3 spp.) e sobre cupinzeiro (1 spp.) (Figura 5). Esses resultados eram esperados, pois os troncos são os substratos mais comuns em ambientes florestais (Richards 1984, Valente *et al.* 2009), o que é corroborado pelos estudos realizados no estado do Pará (Moraes & Lisboa 2006, Lisboa & Ilkiu-Borges 2007, Brito & Ilkiu-Borges 2013, Moura *et al.* 2013).

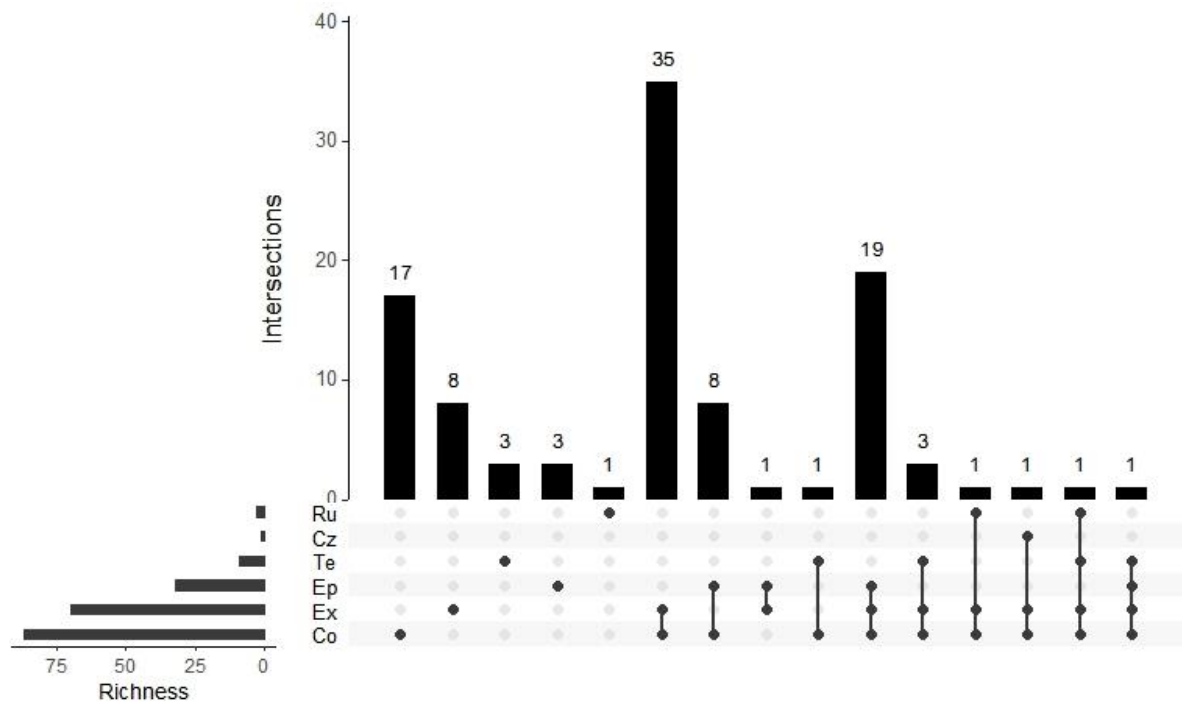


Figura 5. Preferência de substrato das briófitas em Abaetetuba, Baixo Tocantins. Ru = rupícola, Cz = cupinzeiro, Te = terrícola, Ep = epífila, Ex = epíxila, Co = corticícola.

Entre as espécies epífilas, três ocorreram somente sobre folhas, *Cololejeunea crenata*, *Cyclolejeunea convexistipa* e *Diplasiolejeunea brunnea*, comumente coletadas sobre esse substrato (Gradstein 2021, Prado & Ilkiu-Borges 2021).

Três espécies foram coletadas exclusivamente sobre solo *Calypogeia miquelii*, *Campylopus savannarum* e *Fissidens flaccidus*, os quais são frequentemente encontradas em solos arenosos e argilosos (Frahm 1991, Bordin & Yano 2013, Gradstein 2021). A espécie *Fissidens zollingeri* é reportada em solos, troncos de árvore e rochas (Bordin & Yano 2013), neste estudo foi coletada somente sobre pedras às margens do rio.

Em todos os ambientes estudados 35 espécies ocorreram sobre árvores vivas ou troncos em decomposição. Em florestas tropicais úmidas, esses substratos são os mais favoráveis para

a colonização por espécies de briófitas (Pócs 1982). Quanto as demais, 19 espécies ocorreram sobre tronco vivo, troncos em decomposição ou sobre folha, e oito se apresentaram como corticícolas ou epífilas (Figura 5). A ausência de especificidade de espécies por tipo de substrato está em concordância com diversos trabalhos realizados em florestas de planície na Amazônia (Brito & Ilkiu-Borges 2013, Moura *et al.* 2013, Macedo & Ilkiu-Borges 2014, Ilkiu-Borges *et al.* 2020).

As espécies corticícolas foram bem representadas nos três ambientes, enquanto as epífilas foram encontradas em sua maioria na TF (61 spp.), seguida da FV (21 spp.) e da PD (2 spp.) (Tabela 1). Esse resultado já era esperado, pois espécies epífilas são mais abundantes em florestas de Terra Firme, do que em áreas de Várzea, principalmente porque a inundação periódica nesse ambiente prejudica a sobrevivência das espécies sobre troncos caídos (Frahm 2003).

As espécies epífilas foram encontradas, também, nos três ambientes, contudo em menor quantidade na FV e PD (6 spp.), pois o clima seco na praia influencia na diminuição da riqueza como apontado por Zartman (2003), assim como a estrutura da floresta de Várzea associada com mangue, com praticamente ausência de sub-bosque.

Similaridade florística entre a área de estudo e as regiões hidrográficas do Pará

O dendrograma da similaridade da flora de hepáticas na vegetação de Terra Firme apresentou a região hidrográfica Portel-Marajó (MJ) isolada das demais. As regiões do Tocantins-Araguaia (TO) e do Xingu (XG) formaram um único grupo, assim como as regiões da Costa Atlântica (CA) e Terra Firme de Abaetetuba (TF) (Figura 6A). A maior similaridade entre TF e CA pode estar relacionada a um conjunto de espécies que mistura generalistas com espécies encontradas em ambientes xerotolerantes (*e.g.*, *Pycnolejeunea macroloba* e *Myriocoleopsis minutissima* subsp. *myriocarpa*), incluindo bordas de mata, ambientes perturbados e centros urbanos, o que foi abordado por trabalhos realizados na CA e na TF. Todavia, também é possível que esteja relacionada às condições ambientais presente na CA e TF, proporcionadas pela proximidade à foz do Amazonas somada à influência marinha. Isso explica a maior similaridade com a CA ao invés da TO, onde a TF está inserida.

A MJ apresentou sete espécies exclusivas, representadas por um conjunto de espécies comuns de planície com alta umidade ou locais próximos a correntes de água, como ocorre na Floresta Nacional (FLONA) de Caxiuanã, inserida na região MJ, a qual possui uma rica rede hidrográfica além de incluir principalmente ambientes preservados (Ilkiu-Borges & Lisboa, 2002a,c, 2004a,b, Alvarenga *et al.* 2007).

As regiões hidrográficas do TO e do XG formaram um único grupo, o que pode ser explicado pela vegetação e tipos florestais relacionados às águas claras dos rios Tocantins, Araguaia (um afluente do Tocantins) e Xingu (Figura 6). Conforme explicam Sioli & Klinge (1962) a vegetação é diretamente influenciada pelos sedimentos dos rios, resultando na variação da composição e estrutura das florestas. As regiões do TO e XG compartilharam cinco espécies (e.g., Garcia *et al.* 2014, Pantoja *et al.* 2015), como *Thysananthus auriculatus*, uma espécie xerotolerante, e *Cololejeunea contractiloba*, típica de floresta ombrófila.

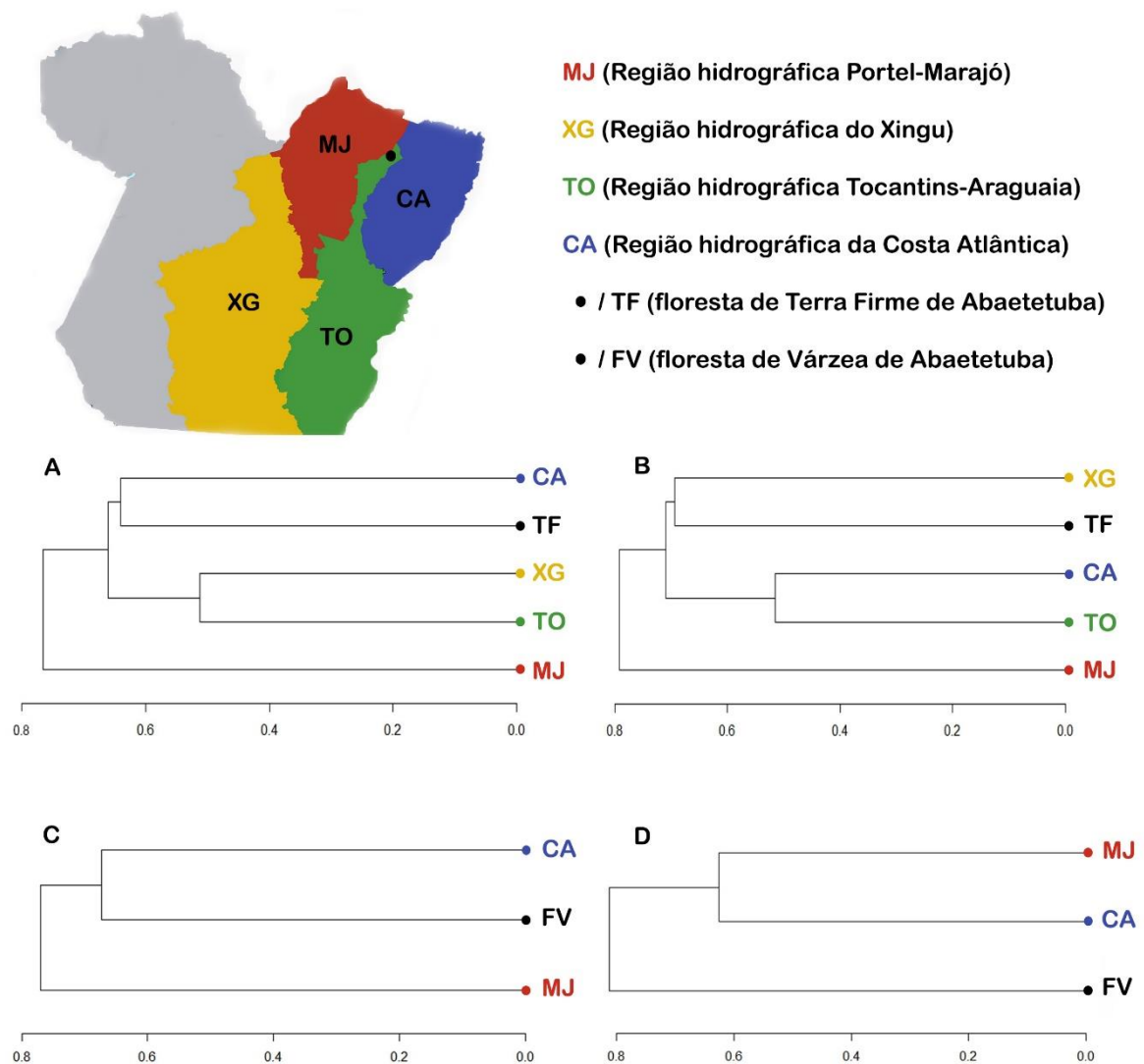


Figura 6. Agrupamento das Regiões hidrográficas do estado do Pará. A. Agrupamento de hepática em florestas de Terra Firme entre a área de estudo e as regiões hidrográficas. B. Agrupamento de musgo em florestas de Terra Firme entre a área estudada e as regiões hidrográficas. C. Agrupamento de hepática em florestas de Várzea entre a área estudada e as regiões hidrográficas. D. Agrupamento de hepática em florestas de Várzea entre a área estudada e as regiões hidrográficas.

No dendrograma de similaridade da flora de musgos em Terra Firme (Figura 6B), o MJ também não se agrupou às demais regiões. Diferente do que foi observado com a flora de hepáticas, neste dendrograma as regiões CA e TO apresentaram maior similaridade, assim como XG e TF.

A região MJ apresentou uma composição de espécies distinta, comum em ambientes que apresentam alta umidade e sombreado, como ocorre na FLONA de Caxiuanã, que faz parte dessa região. O grupo formado pela CA e TO compartilharam 61 espécies, sendo 14 exclusivas, incluindo *Acroporium pungens* e *Fissidens flaccidus*. Também, são as regiões onde ocorreram a maioria dos estudos sobre musgos em Terra Firme (94 spp. para CA e 93 spp. para TO). O grupo formado pela XG e TF apresentaram menor riqueza (29 spp. e 35 spp., respectivamente), provavelmente influenciada pela menor quantidade de estudos nessas duas áreas, as quais incluíram ambientes formados principalmente por fragmentos florestais.

Observando a flora de hepáticas, o dendrograma de similaridade da composição das florestas de Várzea (Figura 6C) indicou que a região MJ formou um único ramo, enquanto a região CA e a FV ficaram agrupadas. Mais uma vez, as floras de hepáticas da FV (29 spp.) e CA (44 spp.) foram mais similares, assim como observado na Terra Firme, apesar da FV apresentar uma vegetação de Várzea atípica. A similaridade dessas duas áreas pode estar relacionada à mesmas influencias geográficas e condições relacionadas à Terra Firme e ao compartilhamento de 11 espécies. A região MJ apresentou baixa riqueza (24 spp.), mas um conjunto de espécies típicas de ambientes de várzea (Brito & Ilkiu-Borges 2013).

No dendrograma de similaridade da flora de musgos em florestas de Várzea (Figura 6D) a FV não se agrupou, enquanto MJ e CA foram mais similares. Nesse caso, a estrutura do ambiente de FV pode ter influenciado a formação de único ramo, por ser uma vegetação de Várzea associada com espécies de mangue, notadamente com baixa riqueza. Trabalhos realizados no Pará demonstram que a vegetação de mangue apresenta poucas espécies de musgo (Santos & Lisboa 2008, Brito & Ilkiu-Borges 2013), que pode estar associado a quantidade de forófitos disponíveis, limitados a poucas espécies, e a ausência de outros tipos de substratos disponíveis para colonização. As regiões de MJ e CA foram mais similares, pois os estudos foram realizados em ambientes típicos de várzea, com maior riqueza de espécies arbóreas, além do que os locais de coleta foram mais abundantes e heterogêneos, contribuindo para maior riqueza (50 spp. para MJ e 27 spp. para CA).

A PD e os estudos realizados na região hidrográfica TO somaram 43 espécies, das quais 27 são musgos e 18 hepáticas. A diferença pode ser atribuída aos trabalhos anteriormente realizados nesse ambiente que abordaram apenas musgos (Souza & Lisboa 2005, 2006), mas

também pela abrangência dos locais de coleta. Três espécies foram comuns a todas as áreas estudadas (*Calymperes palisotii*, *Octoblepharum albidum* e *Trichosteleum papillosum*) e todas possuem grande amplitude ecológica e foram coletadas em praticamente todos os inventários florísticos que incluem áreas expostas no estado do Pará. Esse estudo contribuiu para o conhecimento da flora de hepáticas nesse tipo de ambiente na Amazonia oriental, que inclui uma composição de espécies típica de ambientes com alta intensidade de luz, calor e sujeito à dessecação (*Cheilolejeunea savannae*, *C. trifaria*, *Diplasiolejeunea unidentata* e *Lopholejeunea subfusca*).

Comparação florística entre as regiões hidrográficas do Pará

A riqueza de briófitas nas quatro regiões hidrográficas do Pará, baseada neste estudo e em literatura é apresentada na tabela 3. As regiões com maior número de espécies foram Tocantins-Araguaia (239 spp. e 72 spp. exclusivas) e Portel-Marajó (239 spp. e 51 spp. exclusivas), seguidas da Costa Atlântica (217 spp. e 40 spp. exclusivas) e Xingu (75 spp. e 2 spp. exclusivas).

As regiões de TO e MJ apresentam alta riqueza de briófitas devido serem objetivo de estudos de grandes projetos de flora, que impulsionaram numerosas excursões na FLONA de Caxiuanã (MJ) e na Serra dos Carajás (TO). Os inventários mais significativos em nível de riqueza em TO foram realizados em diferentes tipos vegetacionais (*e.g.*, canga, savana, terra firme e floresta de galeria) o que explica a alta riqueza de espécies encontrada nessa região. Também, pelos estudos realizados nas áreas do estuário amazônico, próximos da foz do Amazonas e do oceano o que pode influenciar na qualidade das condições ambientais, conseqüentemente na riqueza da flora de briófitas.

Tabela 3. Comparação florística da riqueza de briófitas nas Regiões hidrográficas do estado do Pará. TO = região hidrográfica Tocantins-Araguaia; MJ = região hidrográfica Portel-Marajó; CA = região hidrográfica Costa Atlântica; XG = região hidrográfica do Xingu.

Regiões hidrográficas	Total de espécies	Espécies exclusivas
TO	239	72
MJ	239	51
CA	217	40
XG	75	2

A alta riqueza na região Portel-Marajó demonstra a singularidade da flora de briófitas que pode estar relacionada a qualidade dos ambientes que recebem forte influência das águas brancas e sedimentares da foz do rio Amazonas e das águas salgadas do Atlântico, sofrendo inundações periódicas que alteram o volume dos rios em até três metros, resultando em um solo rico em nutrientes e por consequência na diversidade da flora fanerógama, ampliando a disponibilidade de substratos colonizáveis.

O número de espécies reportado para CA também foi significativo, resultado das pesquisas realizadas na região Metropolitana de Belém e na microrregião do Salgado paraense. A região do XG apresenta uma vegetação de floresta distinta àquela encontrada em quase toda planície amazônica. O clima estacional com longo período seco (4 a 6 meses) da região do Xingú pode ser considerado um fator limitante para a diversidade arbórea das florestas ombrófilas em comparação com as demais regiões hidrográficas da Amazônia (Ivanauskas, 2004, Ivanauskas *et al.* 2008). Entretanto, Ivanauskas *et al.* (2008) destacaram que a presença de inúmeros cursos d'água e a capacidade das árvores de absorver água em profundidade no período seco faz com que essas florestas sofram menos estresse hídrico do que as florestas tipicamente semidecíduais do Planalto Central. Espécies exclusivas presentes na região XG são características de florestas tropicais: *Lejeunea setiloba* e *Marchesinia brachiata* (Bastos & Gradstein 2020a, Gradstein 2021).

O inventário em três tipos de ambientes em Abaetetuba contribuiu para o conhecimento da riqueza no Baixo Tocantins com o acréscimo de 82 espécies de briófitas, totalizando 133 (66 spp. de musgo e 67 spp. de hepática), ampliando o conhecimento da flora de briófitas no estado do Pará. Isso demonstra a relevância da ampliação de inventários florísticos na região. Esses resultados irão permitir uma análise da flora de briófitas em todo o estado, destacando grandes gaps de conhecimento como nas regiões hidrográficas da Calha Norte, do Tapajós e do Baixo Amazonas o que representam pelo menos um terço do estado do Pará.

Agradecimentos

Os autores agradecem ao Dr. Garibaldi Nicola Parente, pela autorização de entrada na RPPN Sororocando no Mato; à Diocese Católica de Abaetetuba, pela autorização de acesso na Reserva do Laranjal; ao Dr. Jeferson Miranda Costa do Instituto Federal do Pará - Campus Abaetetuba, pela autorização de acesso ao HIFPA para identificação dos espécimes; à Josielli Assunção Fonseca e sua família pelo apoio logístico na Ilha do Capim; ao Fúvio Rúbens Oliveira da Silva e à Maghally Campelo da Silva, pelo auxílio nas atividades de campo; ao Dr. Marcelo Thales do Museu Paraense Emílio Goeldi, pela confecção do mapa da Figuras 1 e 3.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

Referências

- Almeida, R. 2010. Amazônia, Pará e o mundo das águas do Baixo Tocantins. **Estudos Avançados**, v. 24, n. 68, p. 291-298.
- Almeida, W. H. P. 2016. Mapa de informação vegetal do Bosque Ambiental da Vila de Beja. [map]. (ca. 1:165) **Samus Ambiental**.
- Alvarenga, L. D. P.; Lisboa, R. C. L. 2009. Contribuição para o conhecimento da taxonomia, ecologia e fitogeografia de Briófitas da Amazônia Oriental. **Acta Amazonica**, v. 39, n. 3, p. 495-504.
- Alvarenga, L. D. P.; Lisboa, R. C. L.; Tavares-Martins, A. C. C. 2007. Novas referências de hepáticas (Marchantiophyta) da Floresta Nacional de Caxiuanã para o Estado do Pará, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 21, n. 3, p. 649-656.
- Amaral, D. D.; Bastos, M. N.; Silva, A. S. L.; Oliveira, J.; Lisboa, L. R. C.; Rosário, C. S.; Gomes, A.; Silva, C. A.; Aguiar, J. 2002. Inventário da Flora da região de Barcarena, Pará. **Museu Paraense Emílio Goeldi**. Relatório Final. p. 1-64.
- Araújo, A. P.; Jordy-Filho, S.; Fonseca, W. N. 1986. A vegetação da Amazônia brasileira. *In*: Simpósio do Trópico Úmido. **Embrapa**, p.135-152.
- Arima, E.; Maciel, N.; Uhl, C. 1998. Oportunidades para o Desenvolvimento do Estuário Amazônico. **Série Amazônica**, n. 15, p. 8-13.
- Barros, A. C.; Uhl, C. 1997. Padrões, Problemas e Potencial da Extração Madeireira ao longo do Rio Amazonas e do seus Estuário. **Série Amazônia**, n. 4, p. 14-37.
- Bastos, C. J. P.; Gradstein, S. R. 2020b. The genus *Cheilolejeunea* (Marchantiophyta: Lejeuneaceae) in tropical America. **Nova Hedwigia**, v. 111, n. 3-4, p. 287-335.
- Bastos, C. J. P.; Gradstein, S. R. 2020a. The genus *Lejeunea* Lib. (Lejeuneaceae, Marchantiophyta) in Brazil. **Phytotaxa**, v. 453, n. 2, p. 55-107.
- Bordin, J.; Yano, O. 2013. Fissidentaceae (Bryophyta) do Brasil. **Boletim do Instituto de Botânica**, v. 22, p. 1-72.
- Brasil. **Decreto nº 6.040, de 7 de fevereiro de 2007**. Institui a Política Nacional de Desenvolvimento Sustentável dos Povos e Comunidades Tradicionais. Lex: coletânea de legislação: edição federal, São Paulo, v. 7, 2007. Disponível em:

[https://direito.mppr.mp.br/arquivos/File/Decreto60402007\(2\).pdf](https://direito.mppr.mp.br/arquivos/File/Decreto60402007(2).pdf). Acesso em: 9 ago. 2021.

- Brito, E. S.; Ilkiu-Borges, A. L. 2013. Bryoflora of the municipalities of Soure and Cachoeira do Arari, on Marajó Island, in the state of Pará, Brazil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 27, n. 1, p. 124-141.
- Buck, W. R. 2003. Guide to the Plants of Central French Guiana – Part 3. Mosses. **Memoirs of The New York Botanical Garden**, v. 76, p. 26-123.
- Carvalho-Silva, M.; Stech, M.; Soares-Silva, L. H.; Buck, W. R.; Wickett, N. J.; Liu, Y.; Câmara, P. E. A. S. 2017. A molecular phylogeny of the Sematophyllaceae s.l. (Hypnales) based on plastid, mitochondrial and nuclear markers, and its taxonomic implications. **Taxon**, v. 66, n. 4, p. 811-831.
- Cerqueira, G. R.; Ilkiu-Borges, A. L.; Ferreira, L. V. 2017. Species richness and composition of epiphytic bryophytes in flooded forests of Caxiuanã National Forest, Eastern Amazon, Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 89, n. 3, p. 2371-2382.
- Conway, J. R.; Lex, A.; Gehlenborg, N. 2017. UpSetR: an R package for the visualization of intersecting sets and their properties. **Bioinformatics**, v. 33, n. 18, p. 2938-2940.
- Crandall-Stotler, B.; Stotler, R. E.; Long, D. G. 2009. Morphology and classification of the Marchantiophyta. In: Goffinet, B.; Shaw, A. J. (ed.). *Bryophyte biology*. **Cambridge University Press**, p. 1-54.
- Eggers, J. 2001. Epiphyllous Lejeuneaceae in Costa Rica Contributions to the altitudinal distribution of selected species. **Tropical Bryology**, v. 20, p. 109-115.
- Fagundes, D. N.; Tavares-Martins, A. C. C.; Ilkiu-Borges, A. L.; Moraes, E. N. R.; Santos, R. C. P. 2016. Riqueza e aspectos ecológicos das comunidades de briófitas (Bryophyta e Marchantiophyta) de um fragmento de Floresta de Terra Firme no Parque Ecológico de Gunma, Pará, Brasil. **Iheringia**, v. 71, n. 1, p. 72-84.
- Fapespa – Fundação Amazônia de Amparo a Estudos e Pesquisas. Abaetetuba – **Estatística Municipal**, 2015. 53p.
- Ferreira-Filho, R. L.; Barberena, F. F. V. A.; Costa, J. M. 2021. Orchidaceae in floodplains of the island of Abaetetuba, Amazonian Brazil: a flora threatened by intensive management for açáí palm (*Euterpe oleracea*). **Brittonia**, v. 73, p. 1-24.
- Filgueiras, T. S.; Nogueira, P. E.; Brochado, A. L.; Guala II, G. F. 1994. Caminhamento: um método expedito para levantamentos florísticos qualitativos. **Cadernos de Geociências**, v. 12, p. 39-43.

- Frahm, J. P. 1991. Dicranaceae: Campylopodioideae, Paraleucobryoideae. **Flora Neotropica**, v. 54, p. 1-238.
- Frahm, J. P. 2003. Manual of tropical bryology. **Tropical Bryology**, v. 23, p. 1-195.
- Garcia, E. T.; Ilkiu-Borges, A. L.; Tavares-Martins, A. C. C. 2014. Brioflora de duas florestas de terra firme na Área de Proteção Ambiental do Lago de Tucuruí, PA, Brasil. **Hoehnea**, v. 41, n. 4, p. 499-514.
- Glime, J. M. 2017. Field Taxonomy and Collection Methods. *In*: Glime, J. M. Bryophyte Ecology. **Michigan Technological University and the International Association of Bryologists**.
- Goffinet, B.; Buck, W. R.; Shaw, A. J. 2009. Morphology, anatomy and classification of the Bryophyta. *In*: Goffinet, B.; Shaw, A. J. (ed.). Bryophyte biology. **Cambridge University Press**, p. 55-138.
- Gradstein, S. R. 1994. Flora Neotropica, Monograph 62. Lejeuneaceae: Ptychantheae, Brachiolejeunea. Organization for Flora Neotropica. **New York Botanical Garden**, p. 1-216.
- Gradstein, S. R. 2021. The Liverworts and Hornworts of Colombia and Ecuador. **Memoirs of the New York Botanical Garden**, v. 121, p. 1-699.
- Gradstein, S. R.; Costa, D. P. 2003. The Hepaticae and Anthocerotae of Brazil. 1 ed. **Memoirs of the New York Botanical Garden**, v. 87, p. 1-318.
- Gradstein, S. R.; Ilkiu-Borges, A. L. 2009. Guide to the Plants of Central French Guiana. Part 4. Liverworts and Hornworts. **Memoirs of The New York Botanical Garden**, v. 76, n. 4, p. 1-140.
- Gradstein, S. R.; Churchill, S. P.; Salazar-Allen, N. 2001. Guide to the Bryophytes of Tropical America. **Memoirs of the New York Botanical Garden**, v. 86, p. 1-577.
- IBGE - Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. 2012. Manual Técnico da vegetação Brasileira. **Ministério do Planejamento, Orçamento e Gestão**, 271 p.
- IBGE - Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. **Cidades**. Disponível em: <<https://www.ibge.gov.br/cidades-e-estados/pa/abaetetuba.html>>. Acesso em: 23 mar 2021.
- Ilkiu-Borges, A. L.; Lisboa, R. C. L. 2002a. Lejeuneaceae (Hepaticae). *In*: Lisboa, P. L. B. (org.). Caxiuana: Populações Tradicionais, Meio Físico e Diversidade Biológica. **Museu Paraense Emílio Goeldi**, p. 399-419.

- Ilkiu-Borges, A. L.; Lisboa, R. C. L. 2002b. Os Gêneros *Lejeunea* e *Microlejeunea* (Lejeuneaceae) na Estação Científica Ferreira Penna, estado do Pará, Brasil, e novas ocorrências. **Acta Amazonica**, v. 32, n. 4, p. 541-553.
- Ilkiu-Borges, A. L.; Lisboa, R. C. L. 2002c. *Leptolejeunea* e *Rhaphidolejeunea* (Lejeuneaceae) na Estação Científica Ferreira Penna, Pará, Brasil. **Acta Amazonica**, v. 32, n. 2, p. 541-553.
- Ilkiu-Borges, A. L.; Lisboa, R. C. L. 2004a. Os gêneros *Cyclolejeunea*, *Haplolejeunea*, *Harpalejeunea*, *Lepidolejeunea* e *Rectolejeunea* (Lejeuneaceae, Hepaticae) na Estação Científica Ferreira Penna, Pará, Brasil. **Acta Amazônica**, v. 18, n. 3, p. 537-553.
- Ilkiu-Borges, A. L.; Lisboa, R. C. L. 2004b. *Cololejeunea* (Lejeuneaceae, Hepaticae) na Estação Científica Ferreira Penna, Melgaço, PA, Brasil. **Acta. Bot. Bras.**, v. 18, n. 4, p. 887-902.
- Ilkiu-Borges, A. L.; Santos, R. C. P.; Macedo, L. P. C.; Pereira, M. A. V. 2009. As Briófitas. *In*: Jardim, M. A. (org.). Diversidade biológica das Áreas de Proteção Ambiental: Ilhas do Combu e Algodal-Maiandeuá – Pará, Brasil. **MPEG/MCT/CNPq**, p. 227-244.
- Ilkiu-Borges, A. L.; Takashima-Oliveira, T. T. G.; Brito, E. S. 2020. Bryophytes from Caviana and Mexiana Islands, Archipelago of Marajó, Brazil. **Cryptogamie Bryologie**, v. 41, n. 20, p. 255-264.
- Ivanauskas, N. M.; Monteiro, R.; Rodrigues, R. R. 2004. Estrutura da Floresta Amazônica na Bacia do Alto Rio Xingu. **Acta Amazonica**, v. 34, n. 2, p. 275-299.
- Ivanauskas, N. M.; Monteiro, R.; Rodrigues, R. R. 2008. Classificação fitogeográfica das florestas do Alto Rio Xingu. **Acta Amazonica**, v. 38, n. 3, p. 387-402.
- Lex, A.; Gehlenborg, N.; Strobel, H.; Vuilleumont, R.; Pfister, H. 2014. UpSet: Visualization of Intersecting Sets. **IEEE Transactions on Visualization and Computer Graphics**, v. 20, n. 12, p. 1983-1992.
- Lima, R. R. 1956. A agricultura nas várzeas do estuário do Amazonas. **Boletim Técnico do Instituto Agrônomo do Norte**.
- Lisboa, R. C. L. 1984. Avaliação da brioflora de uma área de terra firme. I – Musci. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi**, v. 1, n. 1-2, p. 23-35.
- Lisboa, R. C. L. 1985. Avaliação da brioflora de uma área de terra firme. I – Musci. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi**, v. 2, n. 1, p. 23-35.
- Lisboa, R. C. L.; Ilkiu-Borges, A. L. 1995. Diversidade das Briófitas de Belém (PA) e seu Potencial como Indicadoras de Poluição Urbana. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi**, v. 11, n. 2, p. 199-225.

- Lisboa, R. C. L.; Ilkiu-Borges, A. L. 1997. Novas Ocorrências de Bryophyta (Musgos) para o estado do Pará, Brasil. **Acta Amazonica**, v. 27, n. 2, p. 81-102.
- Lisboa, R. C. L.; Ilkiu-Borges, A. L. 2007. Uma Nova Avaliação da Brioflora da Reserva Mocambo, Belém (PA). *In*: Gomes, J. I.; Martins, M. B.; Martins-da-Silva, E. C. V.; Almeida, S. S. (org.). Diversidade e Dinâmica da Área de Pesquisa Ecológica do Guamá-APEG. **Embrapa**, p. 149-174.
- Lisboa, R. C. L.; Ilkiu-Borges, F. 2001. Briófitas de São Luís do Tapajós, município de Itaituba, com novas adições para o estado do Pará. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi**, série Botânica, v. 17, n. 1, p. 75-91.
- Lisboa, R. C. L.; Maciel, U. N. 1994. Musgos da Ilha de Marajó – I – Afuá (Pará). **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi**, v. 10, n. 1, p. 43-55.
- Lisboa, R. C. L.; Lima, M. J. L.; Maciel, U. N. 1999. Musgos da ilha de Marajó – III Anajás, Pará, Brasil. **Acta Amazonica**, v. 29, n. 2, p. 201-206.
- Lisboa, R. C. L.; Muniz, A. C. M.; Maciel, U. N. 1998. Musgos da ilha de Marajó – III Chaves (Pará). **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi**, v. 14, n. 2, p. 117-125.
- Macedo, L. P. C.; Bastos, C. J. P.; Ilkiu-Borges, A. L. 2020. On a new species of *Cheilolejeunea* (Spruce) Steph. (Lejeuneaceae, Marchantiophyta) from Amazonian savannas. **Nova Hedwigia**, v. 111, n. 1-2, p. 77-85.
- Macedo, L. P. C.; Ilkiu-Borges, A. L. 2014. Richness of Marchantiophyta and Bryophyta in a protected area of the Brazilian Amazon. **Acta Botanica Brasílica**, v. 28, p. 527-538.
- Moura, O. S.; Ilkiu-Borges, A. L.; Brito, E. S. 2013. Brioflora (Bryophyta e Marchantiophyta) da Ilha do Combu, Belém, PA, Brasil. **Hoehnea**, v. 40, n. 1, p. 143-165.
- Moura, O. S.; Ilkiu-Borges, A. L.; Reiner-Drehwald, M. E. 2012. A new species of *Lejeunea* Lib. (Lejeuneaceae) from Low Várzea forest in lower Amazon (Pará, Brazil). **Nova Hedwigia**, v. 95, p. 197-202.
- Moraes, E. N. R.; Lisboa, R. C. L. 2006. Musgos (Bryophyta) da Serra dos Carajás, estado do Pará, Brasil. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi**, v. 1, p. 61-63.
- Moraes, E. N. R.; Lisboa, R. C. L. 2009. Diversidade, taxonomia e distribuição por estados brasileiros das famílias Bartramiaceae, Brachytheciaceae, Bryaceae, Calymperaceae, Fissidentaceae, Hypnaceae e Leucobryaceae (Bryophyta) da Estação Científica Ferreira Penna, Caxiuanã, Pará, Brasil. **Acta Amazonica**, v. 39, n. 4, p. 773-792.
- Oliveira-da-Silva, F. R.; Ilkiu-Borges, A. L. 2018a. Briófitas (Bryophyta e Marchantiophyta) das cangas da Serra dos Carajás, Pará, Brasil. **Rodriguésia**, v. 69, n. 3, p. 1405-1416.

- Oliveira-da-Silva, F. R.; Ilkiu-Borges, A. L. 2018b. Flora das cangas da Serra dos Carajás, Pará, Brasil: Pylaisiadelphaceae. **Rodriguésia**, v. 69, n. 3, p. 1029-1034.
- Oliveira-da-Silva, F. R.; Ilkiu-Borges, A. L. 2018c. Flora das cangas da Serra dos Carajás, Pará, Brasil: Sematophyllaceae. **Rodriguésia**, v. 69, n. 3, p. 1035-1044.
- Oliveira-da-Silva, F. R.; Gradstein, S. R.; Ilkiu-Borges, A. L. 2021. The genus *Radula* Dumort. (Radulaceae, Marchantiophyta) in Brazil. **Nova Hedwigia**, v. 112, n. 1-2, p. 69-163.
- Pantoja, A. C. C.; Ilkiu-Borges, A. L.; Tavares-Martins, A. C. C.; Garcia, E. T. 2015. Bryophytes in fragments of Terra Firme forest on the great curve of the Xingu River, Pará state, Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 75, n. 3, p. 238-249.
- Pará. Secretaria de Estado de Meio Ambiente. 2010. Gestão das águas: por um futuro sustentável. **Secretaria de Estado de Meio Ambiente**.
- Pará. Secretaria de Estado de Planejamento, Orçamento e Finanças. 2011. Estatística Municipal: Abaetetuba. **Secretaria de Estado de Planejamento, Orçamento e Finanças**.
- Pará. Secretaria de Estado de Meio Ambiente. 2012. Política de Recursos Hídricos do Estado do Pará. **Secretaria de Estado de Meio Ambiente**. Política de Recursos Hídricos do Estado do Pará.
- Piraux, M.; Sombra, D.; Simões, A. 2017. A diversidade sócio-espacial do território Baixo Tocantins e impactos na agricultura familiar. *In*: Simões, A.; Benassuly, M. (org.). Na várzea e na terra firme: transformações socioambientais e reinvenções camponesas”. **NUMA/UFPA**, p. 79-110.
- Pires, J. M. 1966. Tipos de vegetação que ocorrem na Amazônia. *In*: Simpósio sobre a Biota na Amazônia. **Museu Paraense Emílio Goeldi**, p. 1-17.
- Pócs, T. 1982. Tropical forest bryophytes. *In*: Smith, A. J. E. (ed.). **Bryophyte Ecology**. London, p. 59-104.
- Pócs, T. 1996. Epiphyllous Liverwort diversity at Worldwide level and its threat and conservations. **Anales de Instituto de Biología de Universidad Nacional Autónoma de México**. Serie Botanica, v. 67, n. 1, p. 109-127.
- Prado, M. L. M.; Ilkiu-Borges, A. L. 2021. A taxonomic revision of the genus *Cyclolejeunea* (Marchantiophyta: Lejeuneaceae). **Nova Hedwigia**, v. 113, p. 91-138.
- Quaresma, M.; Sombra, D.; Leite, A.; Castro, C. 2015. Periodização econômica de Abaetetuba (PA) a partir de sua configuração espacial. **Revista Percursos**, v. 16, n. 32, p. 143-168.
- Reese, W. D. 1993. Calymperaceae. **Flora Neotropica Monograph**, v. 58, p. 1-102.

- Reimers, V. H. 1933. Revision der Lebermoosgattung *Micropterygium*. **Hedwigia**, v. 73, p. 133-204.
- Richards, P. W. 1984. The ecology of tropical forest bryophytes, *In*: Schuster, R. M. (ed.). New manual of Bryology. **The Hattori Botanical Laboratory**, p. 1223-1270.
- Robbins, R. G. 1952. Bryophytes ecology of a dune area in New Zealand. **Acta Geobotanica**, v. 4, p. 1-31.
- Rodrigues, V. N. 2017. Fenologia Reprodutiva de duas espécies Arbóreas típicas de Manguezal associadas à Várzea Estuarina em Vila de Beja, Abaetetuba, Pará. Orientador: Cleidson Paiva Gomes. 2017. 34 f. Trabalho de Conclusão de Curso (Licenciatura em Ciência Biológicas) – **Instituto Federal do Pará, Campus Abaetetuba**.
- Santos, J. C. S.; Ilkiu-Borges, A. L. Bryophytes from Martírios-Andorinhas Mountain Ridge in a highly impacted Amazonia-Cerrado transition zone in southeastern Pará, Brazil. **Press**.
- Santos, R. C. P.; Lisboa, R. C. L. 2003. Musgos (Bryophyta) do Nordeste Paraense, Brasil – 1. Zona Bragantina, Microrregião do Salgado e município de Viseu. **Acta Amazonica**, v. 33, n. 3, p. 415-422.
- Santos, R. C. P.; Lisboa, R. C. L. 2008. Musgos (Bryophyta) da Microrregião do Salgado Paraense e sua utilização como possíveis Indicadores de Ambientes Perturbados. **Rodriguésia**, v. 59, n. 2, p. 361-368.
- Shi, X. Q.; Zhu, R. L. 2015. A revision of *Archilejeunea* s.str. (Lejeuneaceae, Marchantiophyta). **Nova Hedwigia**, v. 100, n. 3-4, p. 589-601.
- Silva, L. R. P.; Silva, J. R.; Silva, F. L.; Souza, M. P. 2015. Agricultura familiar amazônica: Sistema de produção – Ilha Campompema – Abaetetuba – Pará. **Fragmentos de Cultura**, v. 25, n. 2, p. 253-262.
- Sioli, H.; Klinge, H. 1962. Solos, tipos de vegetação e águas na Amazônia. **Boletim do Museu Paraense Emilio Goeldi**, v. 1, p. 27-47.
- Soares, D. S.; Damasceno, S. B.; Castro, C. J. N.; Simões, A.; Piraux, M.; Ritter, L. H.; Aguiar, A. G. R.; Silva, K. P.; Costa, F. E. V.; Quaresma, M. J. S. 2021. Produção do espaço agrário e dinâmicas territoriais na Amazônia Tocantina: transporte rural-urbano, agricultura familiar e ambientes em Abaetetuba (PA). *In*: Oliveira, M. A. (ed.). Extensão rural: práticas e pesquisas para o fortalecimento da agricultura familiar. **Científica Digital**, p. 579-600.
- Souza, A. P. S.; Lisboa, R. C. L. 2005. Musgo (Bryophyta) na Ilha Trambioca, Barcarena, PA, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 19, n. 3, p. 487-492.

- Souza, A. P. S.; Lisboa, R. C. L. 2006. Aspectos florísticos e taxonômicos dos musgos do município de Barcarena, Pará. **Boletim Museu Paraense Emílio Goeldi**, v. 1, n. 1, p. 81-104.
- Stotler, R. R.; Crandall-Stotler, B. 2017. A Synopsis of the Liverwort Flora of North America North of Mexico. **Ann. Missouri Bot. Gard.**, v. 102, p. 574-709.
- Sukkharak, P.; Gradstein, S. R. 2017. Phylogenetic study of *Mastigolejeunea* (Marchantiophyta: Lejeuneaceae) and an amended circumscription of the genus *Thysananthus*. **Phytotaxa**, v. 326, p. 91–107.
- Tavares-Martins, A. C. C.; Lisboa, R. C. L.; Costa, D. P. 2014. Bryophyte flora in upland forests at different successional stages and in the various strata of host trees in northeastern Pará, Brazil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 28, n. 1, p. 46-58.
- Valente, E. B.; Pôrto, K. C.; Bôas-Bastos, S. B.; Bastos, C. J. P. 2009. Musgos (Bryophyta) de um fragmento de Mata Atlântica na Serra da Jibóia, município de Santa Terezinha, BA, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 23, n. 2, p. 369-375.
- Zartman, C. E. 2003. Richness of Marchantiophyta and Bryophyta in a protected area of the Brazilian Amazon. **Ecology**, v. 84, n. 4, p. 948-954.
- Zartman, C. E.; Ilkiu-Borges, A. L. 2007. Guia para as Briófitas Epífilas da Amazônia Central. **INPA**.
- Zhu, R. L.; Gradstein, S. R. 2005. Monograph of *Lopholejeunea* (Lejeuneaceae, Hepaticae) in Asia. **American Society of Plant Taxonomists**, v. 14, p. 1-98.

CAPÍTULO II

O processo de restauração de uma floresta de terra firme no Baixo Tocantins (Amazônia Oriental) influencia no restabelecimento da comunidade de briófitas?

Ananda Karine de Sousa Pereira^{4*}

Luciana Priscila Costa Macedo Jardim⁵

Anna Luiza Ilkiu-Borges⁶

4 Programa de Mestrado em Ciências Biológicas, Universidade Federal Rural da Amazônia e Museu Paraense Emílio Goeldi, Laboratório de Briologia. Endereço: Campus de Pesquisa do Museu Paraense Emílio Goeldi, Av. Perimetral, 1901 – Terra Firme. CEP: 66.077-530 – Belém/PA – Brasil. Tel: (091) 3217-6083.

5 Universidade Federal Rural da Amazônia. Endereço: Rod. PA 140, 2428-4822 – Açaizal. CEP: 68.680-000 – Tomé-Açu/PA – Brasil. Tel: (091) 99269-5992.

6 Museu Paraense Emílio Goeldi. Endereço: Campus de Pesquisa do Museu Paraense Emílio Goeldi, Av. Perimetral, 1901 – Terra Firme. CEP: 66.077-530 – Belém/PA – Brasil. Tel: (091) 3217-6083.

* Autor para a correspondência: anandakarinep@gmail.com

Resumo

O Baixo Tocantins é uma das áreas mais antigas de colonização do estado do Pará. Os diferentes tipos de uso da terra deram origem a florestas em diferentes estágios de regeneração, sob influência de processos de restauração passiva e ativa. Considerando que os tipos de restauração não foram testados na recuperação da comunidade de briófitas na Amazonia, esse trabalho tem como objetivo testar se o tipo de restauração influencia no restabelecimento da comunidade de briófitas em florestas de terra firme da região do Baixo Tocantins, fornecendo subsídios para a restauração e conservação da diversidade da flora na Amazônia. A pesquisa foi realizada no município de Abaetetuba, Pará. Avaliou-se a riqueza, densidade e a composição de espécies em florestas em restauração passiva (TF1), restauração ativa (TF2) e florestas primárias (TF3), usando análises de variância unidirecional, agrupamento hierárquico e multivariada de ordenação. As espécies também foram classificadas por guildas de tolerância à radiação solar e substrato colonizado. Registramos 86 espécies (33 musgos e 53 hepáticas), a TF1 (64 spp.) apresentou riqueza maior, seguida da TF2 (61 spp.) e da TF3 (51 spp.). Em parte, a diferença pode ser atribuída à matriz circundante, mas a densidade de espécies foi significativamente maior na floresta com mais de 70 anos de regeneração mostrando a recuperação de nichos que contribuem para a renegação da flora. Na análise do dendrograma pode ser observada uma clara diferença florística entre as áreas de terra firme em avançado estágio de restauração passiva e ativa em relação a floresta primária, com a formação de dois grandes grupos. O primeiro é formado apenas pela TF3, enquanto o segundo grupo é formado por TF1 e TF2. O número de espécies não demonstrou ser um bom parâmetro para diferenciar as áreas estudadas, pois maior riqueza não reflete na qualidade dos ambientes, mas o conjunto de espécies que compõem a comunidade responde melhor a essa questão. Sugere-se que o uso anterior do solo e o tipo de regeneração ativa podem influenciar no tempo de recuperação da floresta.

Palavras-chave: Amazônia tropical; floresta primária; floresta secundária

Introdução

O Baixo Tocantins é uma das áreas mais antigas de colonização do estado do Pará (Almeida 2010). A região sofreu exploração madeireira intensa no período de 1960 à 1990, em áreas de terra firme (Copetti *et al.* 2017), e possui um forte potencial de uso da terra, principalmente para o cultivo de mandioca, pimenta do reino e dendê, produtos importantes para a economia regional (Costa 2006, Piraux *et al.* 2017). Essas práticas deram origem a florestas em diferentes estágios de regeneração, sob influência de processos de restauração passiva e ativa.

A restauração passiva é um processo gradual de recuperação da estrutura, função e composição de uma floresta pós-perturbação (Chazdon & Guariguata 2016). O progresso é influenciado por diversos fatores entre eles o clima, a vegetação circundante, o uso anterior da terra e o *pool* de espécies (Chazdon 2014). A restauração ativa é um método que se baseia no plantio de mudas cultivadas em viveiros, geralmente espécies nativas de uma determinada região (Chazdon & Uriarte 2016). Durante esse processo, o estabelecimento da floresta madura é acelerado, pois melhora as condições do solo, que é um dos fatores limitantes para a regeneração (Griscom & Ashton 2011).

Chazdon (2008) classificou em quatro fases o restabelecimento de uma floresta madura independente do processo de regeneração: I – fase de iniciação (0-10 anos); II – fase da exclusão de caules (10-25 anos); III – fase de ressurgimento do sub-bosque (mais de 25 anos); IV – florestas primárias (mais de 100 anos). O estágio III é o que apresenta a flora mais próxima do grau de complexidade estrutural de uma floresta madura, maior riqueza de espécies e heterogeneidade (Déleg *et al.* 2021). As florestas primárias também são importantes durante o processo de sucessão, pois servem como modelo para comparar com os demais estágios. Essa fase é caracterizada por apresentar um conjunto de espécies de diferentes idades, pois a vegetação não é uniforme, mas extremamente heterogênea (Cox *et al.* 2019).

O primeiro estudo de sucessão sobre flora de briófitas no Brasil foi realizado no domínio Mata Atlântica levando em consideração a estrutura da floresta e idades das áreas. Costa (1999) estudou áreas de várzea com histórico de intervenção humana e restauração passiva e sugeriu mais de 80 anos para igualar a uma floresta primária. Os poucos estudos com objetivo semelhante realizados na Amazônia abordaram ambientes de floresta de terra firme. Tavares-Martins *et al.* (2014) consideraram que seriam necessários 100 anos para recuperar o número de espécies em uma área de terra firme por restauração passiva no município de Capitão Poço. No trabalho de Takashima-Oliveira *et al.* (2020), realizado na Floresta Nacional de Caxiuanã,

município de Melgaço, o número de espécies em florestas secundárias foi restabelecido após 25 anos.

Alguns estudos não abordaram a idade das áreas estudadas, não sendo esse o seu objetivo, mas compararam a diferença na riqueza de briófitas entre mata primária e secundária na região metropolitana de Belém. Lisboa & Ilkiu-Borges (1995), estudando as briófitas na zona urbana de Belém, verificaram que a maior riqueza se encontrava em mata primária quando comparada com áreas de floresta secundária. No estudo de Fagundes *et al.* (2016) realizado no Parque Ecológico de Gunma (Belém), a riqueza não foi muito discrepante entre as áreas primárias e secundárias, com apenas seis espécies de diferença.

Para Chazdon (2008), a restauração passiva apresenta maior eficiência na recuperação da diversidade florestal e dos serviços ecossistêmicos do que a restauração ativa. Considerando que os tipos de restauração não foram testados na recuperação da comunidade de briófitas na Amazônia, esse trabalho teve como objetivo testar se o tipo de restauração influencia no restabelecimento da comunidade de briófitas em florestas de terra firme da região do Baixo Tocantins, fornecendo subsídios para a restauração e conservação da diversidade da flora na Amazônia.

Material e Métodos

Área de estudo

A pesquisa foi realizada no município de Abaetetuba (Figura 1), estado do Pará, posicionado geograficamente a 01°43'24"S – 48°52'54"W. O clima da região é equatorial super-úmido com temperatura média de 27°C, precipitação anual em torno de 2.000 mm, estação chuvosa entre janeiro a junho e mais seca nos últimos meses do ano (Fapespa 2015).

A vegetação original é bastante reduzida no município, devido à intensa exploração dos recursos naturais aliado ao crescimento populacional exacerbado, resultante da possibilidade da construção de grandes projetos na região (Fapespa 2015, Quaresma *et al.* 2015). A cobertura vegetal apresenta florestas secundárias e pequenas extensões de antigas florestas nativas de terra firme.

As três áreas de floresta de Terra Firme foram selecionadas com base no acesso, autorização de coleta e conhecimento do histórico da área. Foram selecionadas: uma de floresta de Terra Firme sem histórico perturbação (floresta primária) e duas de florestas de Terra Firme em avançado estágio de sucessão sobre influência de restauração passiva e ativa. A idade das

áreas, bem como o tipo de regeneração foram adquiridas a partir de documentação comprobatória e de entrevistas com moradores que residem no local (Koch *et al.* 2013). Para a caracterização dos estágios foi utilizado altura das árvores, principais espécies de árvores encontradas em cada estágio (Déleg *et al.* 2021) e informações adicionais, como a caracterização dos arredores e o histórico de uso das áreas. As três áreas estão descritas a seguir.

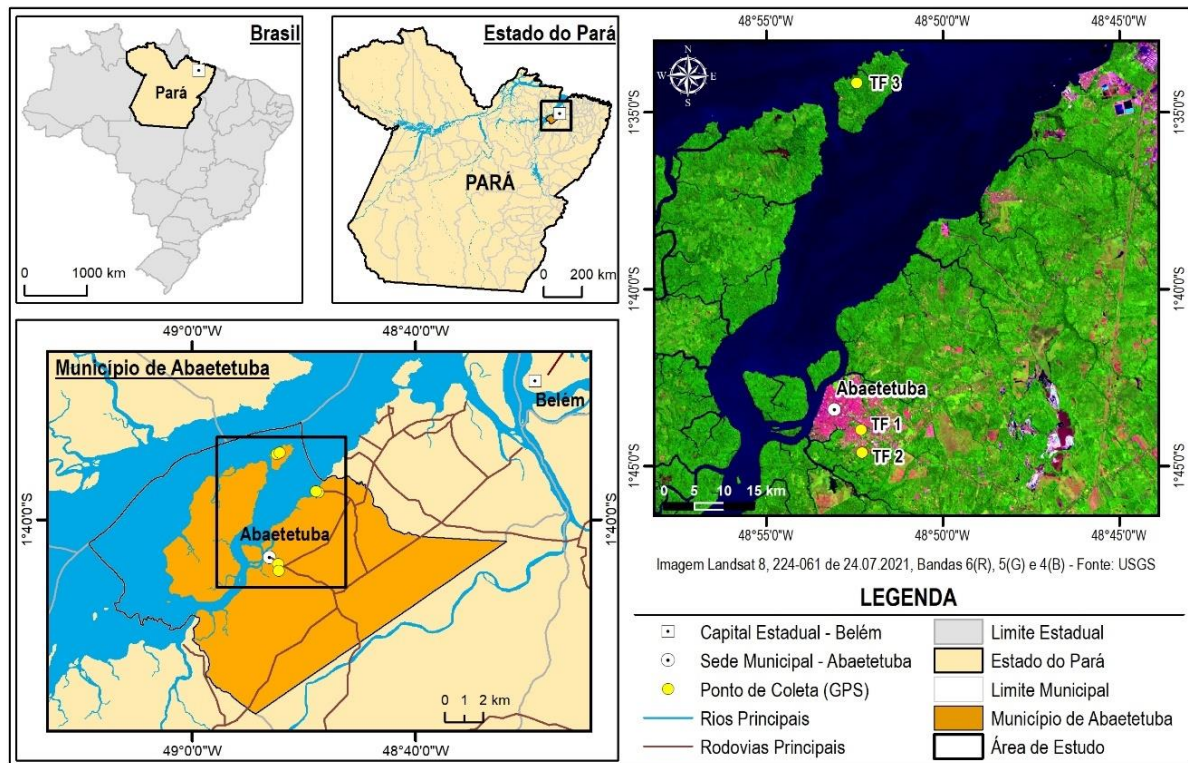


Figura 1. Mapa de localização das áreas de Terra Firme no município de Abaetetuba, Baixo Tocantins: TF1 = Floresta de Terra Firme em estágio avançado de restauração passiva, TF2 = Floresta de Terra Firme em estágio avançado de restauração ativa a e TF3 = Floresta de Terra Firme primária.

Floresta de Terra Firme em estágio avançado de restauração passiva – TF1 ($1^{\circ}43'58.9''S$ – $48^{\circ}52'18.9''W$): corresponde à Reserva Ambiental do Laranjal (Figuras 1, 2a,b), com 8,5 ha, 56 anos de regeneração, com predominância de espécies arbóreas *Astrocaryum gynacanthum* Mart. e *Attalea maripa* (Aubl.) Mart., com alturas entre 9 a 15 m. Essa área sofreu exploração de madeira nobre e encontra-se circundada pela zona urbana de Abaetetuba.

Floresta de Terra Firme em estágio avançado de restauração ativa – TF2 ($1^{\circ}44'37.8''S$ – $48^{\circ}52'16.7''W$): corresponde à Reserva Particular do Patrimônio Natural Sororocando no Mato (Figuras 1, 2c,d), com 32 ha, 70 anos de regeneração, com predominância das espécies arbóreas *Anacardium giganteum* W.Hancock ex Engl. e *Carapa guianensis* Aubl., com alturas entre 7 a 15 m. Essa área era destinada para o plantio de pimenta do reino, sofreu restauração

ativa com o plantio de espécies da região, e encontra-se parcialmente em contato com a zona urbana de Abaetetuba.

Floresta de Terra Firme primária – TF3 (1°34'10.5"S – 48°52'26.3"W): está localizada na Ilha do Capim, zona ribeirinha do município de Abaetetuba (Figuras 1, 2e,f). A área estudada apresenta 24 ha, dominada pelas espécies *Dinizia excelsa* Ducke e *Parkia pendula* (Willd.) Benth. ex Walp., com altura de até 30 m. Esta área está cercada prioritariamente por floresta de várzea e praia de água doce.

Coleta, identificação e classificação

As coletas foram realizadas em Outubro de 2020, sendo estabelecidas 5 parcelas de 10 × 10 m (Moura *et al.* 2013) com distância mínima de 100 metros entre elas. Dentro de cada parcela foram estabelecidas quatro faixas de 2,5 m para melhor precisão de amostragem, permitindo explorar toda a área da parcela. A coleta e a herborização seguiram a metodologia descrita por Glime (2017). Para a secagem, o material botânico foi exposto ao sol e em lugar arejado.

As espécies foram identificadas no Herbário do Instituto Federal do Pará – Campus Abaetetuba (HIFPA) e no Laboratório de Briologia do Museu Paraense Emílio Goeldi (BRIOLAB/MPEG) com o auxílio de estereomicroscópio e microscópio óptico. A identificação foi baseada em literatura especializada (Gradstein *et al.* 2001, Buck 2003, Gradstein & Costa 2003, Gradstein & Ilkiu-Borges 2009, Bordin & Yano 2013, Bastos & Gradstein 2020a,b, Gradstein 2021, Oliveira-da-Silva *et al.* 2021).

Para a classificação das briófitas seguiu-se Goffinet *et al.* (2009) para os musgos, com exceção de alguns gêneros de Sematophyllaceae (Carvalho-Silva *et al.* 2017), e Crandall-Stotler *et al.* (2009) para as hepáticas, com exceção do gênero *Dibrachiella* (Spruce) X.Q.Shi, R.L.Zhu & Gradst. e *Thysananthus* Lindenb., que foi adotado Shi & Zhu (2015) e Sukkharak & Gradstein (2017), respectivamente. O material testemunho será incorporado ao Herbário João Murça Pires (MG) do Museu Paraense Emílio Goeldi.

Tipos de substratos

As espécies foram classificadas de acordo com o substrato em que foram coletadas: terrícolas – aquelas que crescem diretamente no solo; corticícolas – aquelas que crescem em tronco de outras plantas vivas; epíxilas – aquelas que crescem sobre troncos em decomposição; rupícolas – aquelas que crescem em superfície rochosa; epífilas – aquelas que crescem em

folhas (Pócs 1996, Robbins 1952). Espécies coletadas em cupinzeiros foram tratadas a parte, já que não se encaixam na classificação pré-estabelecida (Brito & Ilkiu-Borges 2013).



Figura 2. Florestas de Terra Firme primária e em restauração passiva e ativa em Abaetetuba, Baixo Tocantins. (A) Floresta de Terra Firme em restauração passiva. (B) Floresta de Terra Firme em restauração passiva, vista do dossel. (C) Floresta de Terra Firme em restauração ativa. (D) Floresta de Terra Firme em restauração ativa, vista do dossel. (E) Floresta de Terra Firme primária. (F) Floresta de Terra Firme primária, vista do dossel.

Guildas de tolerância a radiação solar

As espécies foram classificadas de acordo com a tolerância à luz solar, em: generalistas, especialista de sombra e especialista de sol. As obras utilizadas para basear essa classificação foram: Acebey *et al.* (2003), Alvarenga & Pôrto (2007), Brito & Ilkiu-Borges (2014), Cornelissen & Ter Steege (1989), Fagundes *et al.* (2016), Gradstein (1992), Gradstein (2021), Gradstein & Ilkiu-Borges (2009), Gradstein *et al.* (2001), Richards (1984), Santos *et al.* (2011) e Tavares (2009).

Análise de dados

Para a comparação da riqueza e densidade entre as três áreas de Terra Firme foi realizada uma ANOVA (Análise de Variância Unidirecional), considerando parcelas como unidades amostrais. Na comparação da composição foi utilizada uma análise de similaridade florística utilizando o índice de Jaccard, seguida de uma análise de cluster usando o “Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean” (UPGMA). Uma análise “Nonmetric Multidimensional Scaling” (NMDS) foi realizada utilizando-se o coeficiente Jaccard para avaliar a similaridade florística entre as três áreas de Terra Firme (Melo & Hepp 2008). As análises de ordenação foram realizadas usando o pacote vegan (Oksanen *et al.* 2019). Os substratos colonizados foram analisados usando o diagrama de UpSet (Lex *et al.* 2014) por meio do pacote UpSetR (Conway *et al.* 2017). Todas as análises estatísticas foram realizadas no R Software (R Development Core Team 2019).

Resultado e Discussão

Riqueza, densidade e composição de briófitas

No total, foram analisados 1.889 espécimes de briófitas (579 musgos e 1.310 hepáticas folhosas) nas três florestas de Terra Firme, distribuídos em 86 espécies, 36 gêneros e 13 famílias (Tabela 1). As hepáticas folhosas predominaram (53 espécies, 21 gêneros e 5 famílias) sobre os musgos (33 espécies, 15 gêneros e 8 famílias) no total das áreas e em cada área estudada.

A riqueza de espécies encontrada nas três áreas de Terra Firme em Abaetetuba abrangeu de 42 a 47 % das espécies coletadas em outras áreas de Terra Firme no estado Pará que incluíram florestas secundárias em regeneração (Tavares-Martins *et al.* 2014, Pantoja *et al.* 2015, Fagundes *et al.* 2016, Takashima-Oliveira *et al.* 2020).

Tabela 1. Espécies de briófitas identificadas nas florestas de Terra Firme de Abaetetuba, Baixo Tocantins. Oc = ocorrência, TF1 = Floresta de Terra Firme em estágio avançado de restauração passiva, TF2 = Floresta de Terra Firme em estágio avançado de restauração ativa e TF3 = Floresta de Terra Firme primária; Co = corticícola, Ex = epíxila, Ep = epífila, Te = terrícola, Cz = cupinzeiro, Ru = rupícola; Gen = espécies generalistas, Esom = especialistas de sombra, Esol = especialistas de sol.

Família/Espécies	Oc.	Ambiente			Substrato					Guilda	Voucher
		TF1	TF2	TF3	Co	Ex	Ep	Te	Cz		
BRYOPHYTA											
Calymperaceae											
<i>Calymperes erosum</i> Müll. Hal.	106	36	34	36	73	33				Gen	P98
<i>C. lonchophyllum</i> Schwägr.	20	7	9	4	20					Gen	P119
<i>C. palisotii</i> Schwägr.	2	2				2				Gen	P166
<i>C. rubiginosum</i> (Mitt.) W.D.Reese	8	7		1	8					Esom	P176
<i>Octoblepharum albidum</i> Hedw.	60	25	23	12	44	15			1	Gen	P787
<i>O. cocuiense</i> Mitt.	3		2	1	2	1				Gen	P443
<i>O. cylindricum</i> Mont.	18	1	8	9	17				1	Esol	P245
<i>O. pulvinatum</i> (Dozy & Molk.) Mitt.	8	5	2	1	8					Esom	P107
<i>Syrrhopodon africanus</i> (Mitt.) Paris subsp. <i>graminicola</i> (R.S.Williams) W.D.Reese	13	13			8	5				Gen	P299
<i>S. cryptocarpus</i> Dozy & Molk.	14	5	6	3	11	3				Esom	P394
<i>S. elatus</i> Mont.	12			12	10	2				Esom	P651
<i>S. hornschurchii</i> Mart.	1	1			1					Esom	P240
<i>S. ligulatus</i> Mont.	2	1		1	1	1				Esom	P274
Fissidentaceae											
<i>Fissidens elegans</i> Brid.	7	4		3	7					Gen	P625
<i>F. hornschurchii</i> Mont.	1	1			1					Esom	P120
<i>F. ornatus</i> Herzog	4	2		2	3	1				Esom	P112
<i>F. pellucidus</i> Hornsch.	8	6		2	5	2			1	Esom	P176
Leucomiaceae											
<i>Leucomium strumosum</i> (Hornsch.) Mitt.	28	27	1		18	10				Esom	P181
Pilotrichaceae											
<i>Callicostella pallida</i> (Hornsch.) Ångstr.	2	2				2				Esom	P268
<i>C. rufescens</i> (Mitt.) A.Jaeger	3	3			1	2				Esol	P92
Pylaisiadelphaceae											
<i>Isopterygium subbrevisetum</i> (Hampe) Broth.	11	4	2	5	9	2				Gen	P625
<i>I. tenerifolium</i> Mitt	9	6	1	2	4	5				Gen	P148
<i>I. tenerum</i> (Sw.) Mitt.	7	4	3		4	3				Gen	P140
<i>Pterogonidium pulchellum</i> (Hook.) Broth.	14	2	12		7	7				Gen	P138
<i>Taxithelium planum</i> (Brid.) Mitt.	29	14	11	4	20	9				Gen	P281
<i>T. pluripunctatum</i> (Renauld & Cardot) W.R.Buck	6	1	5		4	2				Gen	P428

Família/Espécies	Oc.	Ambiente				Substrato				Guilda	Voucher
		TF1	TF2	TF3	Co	Ex	Ep	Te	Cz		
Sematophyllaceae											
<i>Brittonodoxa subpinnata</i> (Brid.) W.R.Buck, P.E.A.S.Câmara & Carv.-Silva	8	3	4	1	5	3				Gen	P160
<i>Microcalpe subsimplex</i> (Hedw.) W.R.Buck	104	36	48	20	57	47				Gen	P107
<i>Meiothecium boryanum</i> (Müll. Hal.) Mitt	1		1			1				Gen	P299
<i>Trichosteleum papillosum</i> (Hornsch.) A.Jaeger	24	9	4	11	6	18				Gen	P545
<i>T. subdemissum</i> (Besch.) A.Jaeger	18	1	13	4	8	10				Gen	P659
Stereophyllaceae											
<i>Pilosium chlorophyllum</i> (Hornsch.) Broth.	24	11	2	11	8	16				Gen	P123
Thuidiaceae											
<i>Pelekium scabrosulum</i> (Mitt.) Touw	4	3	1		3	1				Gen	P119
MARCHANTIOPHYTA											
Calypogeiaceae											
<i>Calypogeia miquelii</i> Gottsche, Lindenb. & Nees	1	1						1		Esom	P230
Frullaniaceae											
<i>Frullania riojaneirensis</i> (Raddi) Ångstr.	1		1			1				Esol	P395
<i>F. subtilissima</i> (Mont.) Lindenb.	2		2			2				Esol	P416
Lejeuneaceae											
<i>Archilejeunea fuscescens</i> (Lehm.) Fulford	23	16	1	6	20	3				Gen	P109
<i>Ceratolejeunea coarina</i> (Gottsche) Schiffn.	92	38	47	7	63	13	16			Gen	P143
<i>C. confusa</i> R.M.Schust.	22		16	6	16	6				Gen	P319
<i>C. cornuta</i> (Lindenb.) Steph.	140	24	101	15	102	26	12			Gen	P817
<i>C. cubensis</i> (Mont.) Schiffn.	4	3	1		2	1	1			Gen	P108
<i>C. guianensis</i> (Nees & Mont.) Steph.	15	13	1	1	7	7	1			Gen	P113
<i>C. laetefusca</i> (Austin) R.M.Schust.	1	1			1					Gen	P237
<i>C. minuta</i> G.Dauphin	46	11	17	18	40	4	2			Gen	P226
<i>Cheilolejeunea acutangula</i> (Nees) Grolle	1	1			1					Gen	P259
<i>C. adnata</i> (Lehm.) Grolle	18	8		10	15	3				Gen	P143
<i>C. adnata</i> var. <i>autoica</i> Gradst. & Ilk.-Borg.	4	4			2	2				Gen	P115
<i>C. aneogyna</i> (Spruce) A.Evans	7	3	4		7					Gen	P463
<i>C. holostipa</i> (Spruce) Grolle & R.L.Zhu	3		3		2	1				Gen	P439
<i>C. lobulata</i> (Lindenb.) C.J.Bastos & Gradst.	1		1		1					Gen	463
<i>C. rigidula</i> (Mont.) R.M.Schust.	195	26	138	31	151	36	8			Gen	P274
<i>Cololejeunea camillei</i> (Lehm.) A.Evans	30	12	16	2	3	1	26			Gen	P177
<i>C. cardiocarpa</i> (Mont.) A.Evans	58	16	21	21	4	1	53			Gen	P91

Família/Espécies	Oc.	Ambiente				Substrato				Guilda	Voucher
		TF1	TF2	TF3	Co	Ex	Ep	Te	Cz		
<i>C. crenata</i> (A.Evans) Pócs	4			4			4			Esom	P634
<i>C. diaphana</i> A.Evans	23		4	19	1	1	21			Esom	P672
<i>C. panamensis</i> G.Dauphin & Pócs	15			15	1	2	12			Esol	P673
<i>C. setiloba</i> A. Evans	1			1			1			Esom	P756
<i>C. subcardiocalpa</i> Tixier	65	16	10	39	3		62			Gen	P99
<i>C. surinamensis</i> Tixier	47	14	19	14	4	1	42			Gen	P104
<i>Dibrachiella auberiana</i> (Mont.) X.Q. Shi, R.L. Zhu & Gradst.	1			1			1			Esol	P568
<i>Diplasiolejeunea brunnea</i> Steph.	2		2				2			Gen	P431
<i>Drepanolejeunea fragilis</i> L. Söderstr., A.Hagborg & vonKonrat	20	1	17	2	11	5	4			Gen	P455
<i>Harpalejeunea oxyphylla</i> (Nees & Mont.) Steph.	9	2	7		7	2				Esol	P213
<i>H. stricta</i> (Lindenb. & Gottsche) Steph.	4		4		3		1			Gen	P366
<i>Lejeunea adpressa</i> Nees	4		1	3	3	1				Gen	P430
<i>L. boryana</i> Mont.	6	6			6					Esom	P176
<i>L. controversa</i> Gottsche	1	1			1					Gen	P189
<i>L. flava</i> (Sw.) Nees	49	3	45	1	35	7	7			Gen	P295
<i>L. glaucescens</i> Gottsche	33	23	2	8	2	30	1			Gen	P371
<i>L. laetevirens</i> Nees & Mont.	75	12	61	2	64	7	4			Esol	P370
<i>L. phyllobola</i> Nees & Mont.	3			3	3					Gen	P642
<i>Leptolejeunea elliptica</i> (Lehm. & Lindenb.) Besch.	4		2	2	1		3			Esol	P455
<i>L. radicata</i> (Mont.) Grolle	28	8		20	1		27			Esom	P178
<i>L. subfusca</i> (Nees) Schiffn.	13	3	8	2	7	6				Esol	P184
<i>Microlejeunea epiphylla</i> Bischl.	6	1	5		5		1			Gen	P302
<i>Otigoniolejeunea huctumalcensis</i> (Lindenb. & Gottsche) Y.M.We, R.L.Zhu & Gradst.	38	34	3	1	36	1	1			Gen	P97
<i>Prionolejeunea denticulata</i> (F.Weber) Schiffn.	15	11	4		15					Esom	P119
<i>Pycnolejeunea contigua</i> (Nees) Grolle	5		5		3	2				Esol	P396
<i>P. macroloba</i> (Nees & Mont.) Schiffn	2		2			2				Esol	P308
<i>Rectolejeunea emarginuliflora</i> (Schiffn.) A.Evans	63	22	33	8	48	6	9			Gen	P548
<i>R. flagelliformis</i> A.Evans	27	4	12	11	22	1	4			Gen	P273
<i>Symbiezidium barbiflorum</i> (Lindenb. & Gottsche) A.Evans	11	9	2		10	1				Gen	P98
<i>Xylolejeunea crenata</i> (Nees & Mont.) X.L.He & Grolle	52	26	17	9	14	38				Gen	P95
Plagiochilaceae											
<i>Plagiochila disticha</i> (Lehm. & Lindenb.) Lehm. & Lindenb.	1		1		1					Esom	P453
Radulaceae											
<i>Radula flaccida</i> Lindenb. & Gottsche	12	3	9		3		9			Gen	P447

Família/Espécies	Oc.	Ambiente			Substrato					Guilda	Voucher
		TF1	TF2	TF3	Co	Ex	Ep	Te	Cz		
<i>R. javanica</i> Gottsche	7		7		6	1				Gen	P447
Total de espécimes	1.889	618	844	427	1126	424	335	3	1		
Total de espécies	86	64	61	51	75	59	28	3	1		

Entre as três florestas, a TF1 (restauração passiva - 64 spp.) foi a que apresentou maior riqueza, seguida da TF2 (restauração ativa - 61 spp.) e da TF3 (floresta primária - 51 spp.) (Figura 3A). Apesar das florestas com mais de 50 anos de restauração terem apresentado um número de espécies levemente superior ao da floresta primária, essa diferença não foi estatisticamente significativa ($F = 1,10$; $p = 0,36$). Todavia, é preciso ressaltar a influência da matriz circundante de cada área.

A maior quantidade de espécies encontrada na TF1 e TF2 pode ser atribuída às perturbações constantes nas florestas, como clareiras naturais, a pressão urbana e a intensificação do isolamento das áreas. Esses são fatores que contribuem para a troca de espécies dentro da comunidade (Alvarenga & Pôrto 2007, Cox *et al.* 2019), principalmente considerando que as briófitas estão fortemente relacionadas à fatores como umidade do ar, temperatura e disponibilidade de luz (Vanderpoorten & Goffinet 2009), assim como estão relacionadas a mudanças na cobertura vegetal, diâmetro médio das árvores e riqueza de espécies arbóreas (Déleg *et al.* 2021).

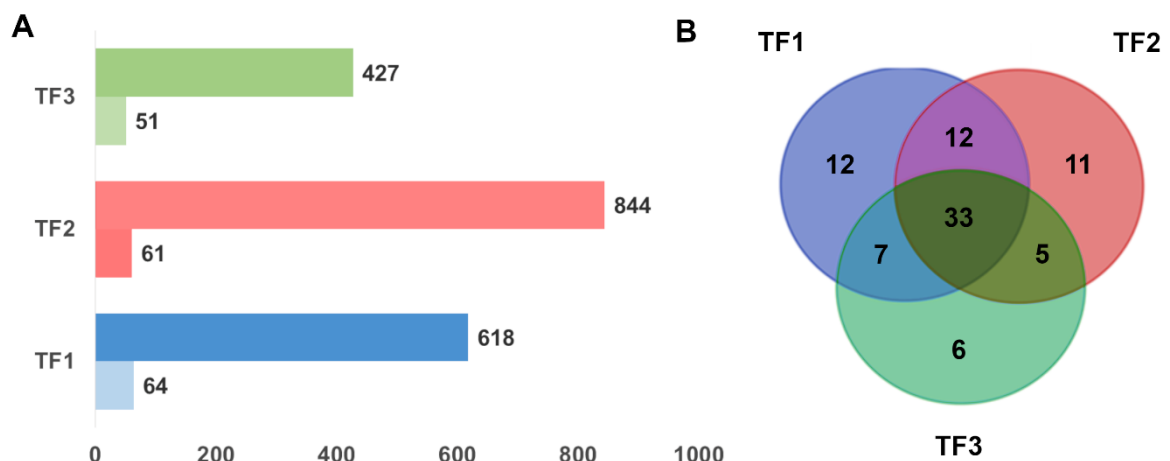


Figura 3. Relação entre a riqueza de briófitas nas florestas de Terra firme em Abaetetuba, Baixo Tocantins. A. Número de espécies e espécimes nas florestas de Terra Firme em Abaetetuba, Baixo Tocantins. B. Espécies de briófitas exclusivas e compartilhadas entre as florestas de Terra Firme em Abaetetuba, Baixo Tocantins. TF1 = Floresta de Terra Firme em estágio tardio de restauração passiva, TF2 = Floresta de Terra Firme em estágio tardio de restauração ativa e TF3 = Floresta de Terra Firme primária.

Apesar da riqueza de espécie entre as três áreas ter sido aproximada, a densidade (=número de espécimes) de espécies nas áreas estudadas foi notadamente diferente, com a TF2 apresentando a maior densidade (844 espécimes/ 45%), seguida da TF1 (618 espécimes/ 33%) e da TF3 (427 espécimes/ 22%) (Figura 3A). Essa diferença foi estatisticamente significativa ($F = 6,16$; $p = 0,01$). A TF1 e a TF2 apresentaram números de espécimes expressivamente superiores ao da floresta primária, variando de aproximadamente 30 a 50% a mais que a TF3, respectivamente. Contrariando os resultados encontrados em outras florestas de baixas altitudes na Amazônia (Takashima-Oliveira *et al.* 2020, Déleg *et al.* 2021), o histórico de regeneração influenciou positivamente na densidade de espécies e não afetou a riqueza. Todavia, a composição aponta para um resultado diferente.

Trinta e três espécies foram comuns nas três áreas, o que representa pelo menos a metade da riqueza de cada área (Figura 3B). Em geral, essas espécies compartilhadas são generalistas (28 spp.), com poucas exceções, sendo tipicamente coletadas em florestas de Terra Firme em inventários na Amazônia Oriental (Ilkiu-Borges *et al.* 2013, Garcia *et al.* 2014, Fagundes *et al.* 2016). O conjunto de espécies exclusivas já começa a diferenciar as áreas. A TF1 apresentou 12 espécies exclusivas, com predomínio de espécies generalistas (6 spp.) e especialistas de sombra (5 spp.), enquanto que a TF2 apresentou 11 espécies com predomínio de generalistas (6 spp.) e especialistas de sol (4 spp.) e a TF3 ficou com seis exclusivas, sendo cinco de ambas as guildas de especialistas (Figura 3B). Confirmando que as especialistas, de sombra ou de sol, são mais negativamente afetadas pela perda de *habitat* do que as generalistas (Alvarenga *et al.* 2010).

O conjunto de briófitas exclusivas da TF1 demonstra uma combinação de espécies com grande amplitude ecológica, com espécies comuns em florestas secundárias úmidas na Amazônia (*e.g.*, *Calymperes palisotii*, *Callicostella pallida*, *C. rufescens*, *Syrrhopodon africanus* subsp. *graminicola*) ou em ambientes mais expostos, ainda que preservados (*e.g.*, *Ceratolejeunea laetefusca*, *Cheilolejeunea acutangula*, *C. adnata* var. *autoica*, *Lejeunea controversa*), assim como espécies tipicamente coletadas em florestas maduras (*e.g.*, *Syrrhopodon hornschuchii*, *Fissidens hornschuchii*, *Calypogeia miquelii*, *Lejeunea boryana*) (Bastos & Gradstein 2020a, b, Buck 2003, Florschütz-de Waard 1986, Gradstein & Costa 2003, Ilkiu-Borges & Oliveira-da-Silva 2018). Essa combinação pode estar relacionada a localização da TF1 (na zona urbana) e ao fato de ser um remanescente florestal, funcionando como um refúgio para as espécies de briófitas adaptadas a ambientes florestais (Lisboa & Ilkiu-Borges 1995, Araújo *et al.* 2021).

Dentre as espécies exclusivas da TF2, se destacam gêneros de hepática como *Frullania*, *Diplasiolejeunea*, *Pycnolejeunea* e *Plagiochila*. As espécies desses gêneros são comuns em florestas tropicais de planície, sendo que os três primeiros apresentam preferência por ambientes ou locais com alta exposição solar (*e.g.*, copa das árvores ou borda da floresta), mas ocorrem preferencialmente em ambientes preservados (Gradstein 2021, Ilkiu-Borges & Lisboa 2004). Em campo se verificou que a TF2, notadamente, apresentava maior entrada de luminosidade entre todas as áreas estudadas, um reflexo da menor média de altura entre as árvores (7-15 m). Isso também pode ser um reflexo da composição de espécies arbóreas provocada pela regeneração ativa dessa área, mesmo que com espécies nativas. O replantio de árvores impõe a adaptação das espécies plantadas ao solo, regime de chuvas e clima locais, assim como outros fatores bióticos e abióticos que interferem no restabelecimento de uma floresta madura. Isso significa que a recuperação da flora de briófitas está inextricavelmente ligada ao da flora vascular, mas as primeiras devem aguardar o desenvolvimento de condições de *habitat* adequadas na regeneração da floresta (Kantvilas *et al.* 2015).

A TF3 apresentou seis espécies exclusivas que são geralmente encontradas em ambientes preservados, seja em ambientes com maior exposição solar (*Cololejeunea panamensis* e *Dibrachiella auberiana*) ou mais úmidos e sombreados (*Cololejeunea crenata*, *C. setiloba*, *Lejeunea phyllobola* e *Syrrhopodon elatus*) (Brito & Ilkiu-Borges 2013, Buck 2003, Gradstein 2021, Ilkiu-Borges & Lisboa 2004).

Como esperado, existe um maior número de espécies compartilhadas entre TF1 – TF2 (12 espécies) do que entre TF1 – TF3 (7 spp.) e TF2 – TF3 (5 spp.). Também no caso das compartilhadas entre TF1 – TF2 e TF2 – TF3, predominaram generalistas (9 spp. e 3 spp., respectivamente), enquanto entre TF1 – TF3 se sobressaíram as especialistas de sombra (5 spp.). Isso pode indicar que a tanto a TF1 (restauração passiva) quanto a TF3 (floresta primária) oferecem microclima que favorece o estabelecimento de espécies com preferência por locais mais úmidos e sombreados, compatível com o que se encontra naturalmente em uma floresta tropical amazônica.

Dentre as espécies compartilhadas pela TF1 e TF2, *Leucomium strumosum* (28 ocorr.), *Prionolejeunea denticulata* (15 ocorr.) e *Pterogonidium pulchellum* (14 ocorr.) foram as que apresentaram maior número de ocorrência. Essas espécies foram observadas ocorrendo em florestas secundárias de Terra Firme em estágios iniciais a tardios (10 a 40 anos) de regeneração, até em florestas primárias (Tavares-Martins *et al.* 2014, Takashima-Oliveira *et al.* 2020). TF1 e TF2 foram as únicas áreas a apresentarem espécies de *Radula*, um gênero

tipicamente coletado em florestas primárias (Oliveira-da-Silva *et al.* 2021), sendo essa uma possível indicação do estado de regeneração dessas áreas.

Já as espécies compartilhadas entre TF1 e TF3 foram encontradas espécies típicas de estágios tardios de sucessão (após 25 anos) como *Calymperes rubiginosum* e *Fissidens elegans*, espécies que podem ocorrer tanto em florestas em estágio avançado de regeneração quanto em florestas primárias como *Syrrhopodon ligulatus* e *Fissidens ornatus*, e espécies que ocorrem inclusive em estágios iniciais de sucessão (0 a 25 anos) como *Fissidens pellucidus* (Takashima-Oliveira *et al.* 2020). Além disso, nessas duas áreas foram coletadas espécies especialistas, uma comum em inventários na Amazônia (*Cheilolejeunea adnata* - especialista de sol) e outra incomum (*Leptolejeunea radicata* - especialista de sombra).

Três das cinco espécies (*Ceratolejeunea confusa*, *Cololejeunea diaphana*, *Leptolejeunea elliptica*) compartilhadas entre a TF2 e TF3 foram registradas em florestas secundárias (25 anos a 40 anos) e primárias nos trabalhos de Tavares-Martins *et al.* (2014) e Takashima-Oliveira *et al.* (2020). Em campo, a diferença mais notada entre essas duas áreas foi na altura das copas e no sombreamento, ambos maiores na TF3. Essa última área também foi a que apresentou o sub-bosque mais limpo e serrapilheira mais grossa.

Takashima-Oliveira *et al.* (2020) observaram que as florestas com mais de 25 anos de regeneração e sem perturbação apresentaram riqueza similar a florestas maduras, a depender de fatores microambientais e da localização da área estudada estar próxima ou inserida em uma matriz de floresta primária. De acordo com esses autores, esses seriam os maiores influenciadores na manutenção do número de espécies. Porém, para Tavares-Martins *et al.* (2014), 40 anos não foram suficientes para restabelecer o número de espécies semelhante ao de uma floresta primária, talvez por suas áreas de estudo estarem localizadas em uma região de forte pressão antrópica no estado do Pará. Todavia, Costa (1999) reconheceu que cerca de 80 anos sem interferência antrópica seriam necessários para recuperar a flora original de briófitas epífitas no bioma Mata Atlântica.

No caso das áreas estudadas em Abaetetuba, o tempo de regeneração não foi suficiente para recuperar a composição original da flora de briófitas, mas o tipo de regeneração parece influenciar a recuperação, com resultados aparentemente melhores na composição para a regeneração passiva (TF1), mesmo com histórico de recuperação mais recente (56 anos). Quando se trata de tipo de restauração (passiva ou ativa), a restauração passiva foi apontada como mais eficaz na recuperação de diversos grupos de organismos (plantas, aves e invertebrados) em florestas tropicais, levando em consideração a cobertura da floresta, densidade, serrapilheira, biomassa e altura (Crouzeilles *et al.* 2017).

Substrato colonizado

As espécies corticícolas predominaram em todas as áreas com o total de 75 espécies (15 exclusivas) e 1.126 espécimes, seguida de epíxilas com 59 espécies (6 exclusivas) e 424 espécimes, de epífilas com 28 espécies (4 exclusivas: *Archilejeunea auberiana*, *Cololejeunea crenata*, *C. setiloba* e *Diplasiolejeunea brunnea*) e 335 espécimes, terrícolas com apenas três espécies (uma exclusiva: *Calypogeia miquelii*) e 3 espécimes e apenas uma espécie que ocorreu sobre cupinzeiro (*Octoblepharum albidum*) (Figura 4).

Nas florestas tropicais, os troncos e galhos de árvores ou lianas são substratos disponíveis em grande quantidade e que oferecem boas condições para a colonização e estabelecimento das briófitas (Gradstein 1995, Richards 1984). Esse substrato tem se mostrado o mais representativo em ambientes florestais na Amazônia ou Mata Atlântica (Brito & Ilkiu-Borges 2013, Ilkiu-Borges *et al.* 2020, Koga & Peralta 2021). Era esperado que fosse o substrato mais frequentemente colonizado, assim como os trocos e galhos caídos.

A representação de espécies epífilas, entretanto, é um indício do estado de preservação das áreas estudadas (Gradstein *et al.* 2001). Já a baixa ocorrência de espécies sobre o solo era esperada, visto que a grossa serrapilheira que recobre as florestas das regiões tropicais funcionam como uma barreira para a colonização desse substrato (Frahm 2003).

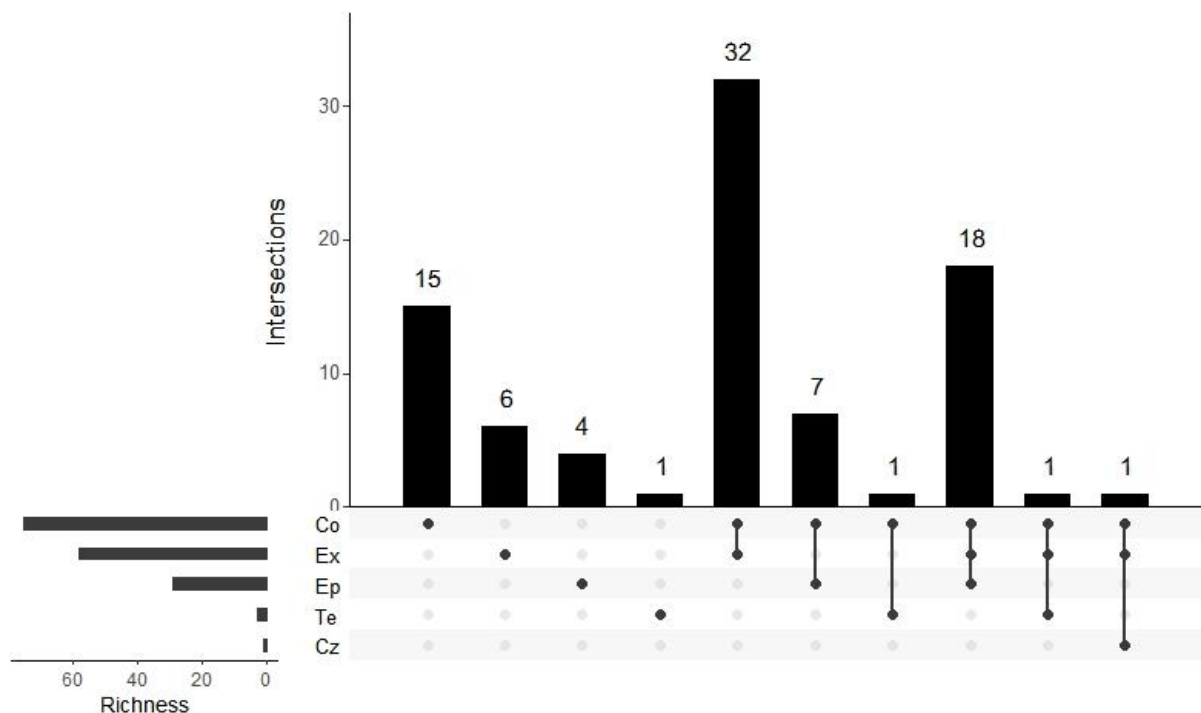


Figura 4. Preferência de substrato das briófitas de Terra Firme em Abaetetuba, Baixo Tocantins. Co = corticícola, Ex = epíxila, Ep = epífila, Te = terrícola, Cz = cupinzeiro.

Cada floresta constitui um padrão distinto de número de espécies e espécimes nos substratos (Tabela 2). A espécies corticícolas e epíxilas predominaram nas florestas em regeneração, com atenção especial para a densidade de corticícolas registradas na TF2 (572 espécimes). A diferença entre o número de espécies epífilas nas áreas foi pequena, mas o número de espécimes foi maior na floresta primária (139 espécimes). A espécies terrícolas e sobre cupinzeiro foram encontradas somente na TF1 e TF2, respectivamente.

Tabela 2. Riqueza / densidade de briófitas nos substratos encontrados em cada uma das áreas de Terra Firme de Abaetetuba, Baixo Tocantins.

	TF1	TF2	TF3
	Restauração passiva	Restauração ativa	Floresta primária
Corticícola	54 spp. / 338 ocorr.	53 spp. / 572 ocorr.	42 spp. / 216 ocorr.
Epixila	37 spp./ 181 ocorr.	34 spp./ 171 ocorr.	22 spp. / 72 ocorr.
Epífila	16 spp./ 83 ocorr.	22 spp./ 72 ocorr.	17 spp. / 139 ocorr.
Terrícola	3 spp./ 3 ocorr.	-	-
Cupinzeiro	-	1 sp./ 1 ocorr.	-

O fato da maior densidade de epífilas na floresta primária é devido as condições microclimáticas específicas, como umidade e sombreamento. Mesmo menor, a ocorrência de muitas espécies epífilas nas áreas em regeneração é um sinal positivo para a regeneração da flora de briófitas (Costa 1999, Zartman 2003, Alvarenga *et al.* 2009, Déleg *et al.* 2021). As folhas representam um substrato efêmero e por isso mesmo geralmente colonizadas por espécies que apresentem adaptações como ciclo de vida mais curto, neotenia, alta fertilidade, reprodução assexuada frequente e estruturas de fixação especializadas como discos de rizóides (Thiers 1988, Gradstein 1997). As condições limitantes oferecidas por esse tipo de substrato reduzem a riqueza e composição dessas espécies que colonizam as folhas de plantas vasculares, quando comparadas com florestas contínuas e sem interferência humana (Frahm 2003, Zartman 2003).

Guildas de tolerância a radiação solar

A TF1 e TF2 apresentaram maior quantidade de espécies generalistas (48 spp.), seguida da TF3 (35 spp.) (Tabela 1). Estudos apontam que essas espécies se adaptam bem em áreas que já sofreram algum tipo de perturbação (Fagundes *et al.* 2016, Tavares 2009, Takashima-Oliveira *et al.* 2020).

Doze especialistas de sol ocorreram em todas as áreas. Todavia, na TF2 essas espécies foram melhor representadas (9 spp.), seguida pela TF3 (6 spp.) e TF1 (5 spp.) (Tabela 1). A prevalência de espécies especialistas de sol na TF2 pode estar relacionada ao uso anterior do solo, que é um dos fatores que modifica a trajetória da recuperação de uma floresta (Chazdon *et al.* 2020). O desenvolvimento do solo influencia diretamente a flora vascular, da qual as briófitas são dependentes para a colonização de substratos e condições microclimáticas necessárias para o estabelecimento e desenvolvimento das espécies (Kantvilas *et al.* 2015).

Por outro lado, espécies xeromórficas como *Lejeunea laetevirens*, *Leptolejeunea elliptica*, *Lopholejeunea subfusca*, *Octoblepharum cylindricum* e *Pycnolejeunea contigua*, são comuns em florestas amazônicas (Ilkiu-Borges *et al.* 2009, Tavares 2009), mas espécies como *Cololejeunea panamensis*, *Harpalejeunea oxyphylla* e *Pycnolejeunea macroloba* não são muito frequentes. Entre essas, a mais raramente encontrada é *Cololejeunea panamensis*, cuja ocorrência está restrita a localidade tipo, na ilha de Barro Colorado (Panamá), e a ilha do Marajó (Dauphin *et al.* 2006, Brito & Ilkiu-Borges 2012). A ilha do Capim (TF3), única área onde a espécie foi coletada em Abaetetuba, é a terceira localidade de registro da espécie.

No total, foram registradas dezenove especialistas de sombra, tendo a TF1 a maior riqueza desse grupo (14 spp.), seguida pela TF3 (11 spp.) e TF2 (6 spp.) (Tabela 1). Esse resultado indica que a regeneração passiva auxilia na recuperação mais rápida de condições microclimáticas para a recuperação da flora de especialistas de sombra, as quais geralmente estão melhor representadas em florestas primárias (Costa 1999, Gradstein *et al.* 2001, Frahm 2003).

Pesquisas têm mostrado que o processo pelo qual a floresta se regenera influencia no restabelecimento da flora original. As áreas em restauração ativa apresentam níveis mais baixos relacionados a estrutura da floresta e recuperação da biodiversidade (Meli *et al.* 2017), ao passo que ambientes em restauração passiva apresentam respostas melhores (Crouzeille *et al.* 2017). Essa diferença na restauração passiva e ativa pode ter influenciado na ocorrência dos grupos ecológicos específicos em TF1 e TF2.

Verifica-se que as formas de regeneração e uso anterior do solo influenciaram o desenvolvimento da flora de briófitas neste estudo. A TF2 que teve a utilização do solo voltada para o plantio de pimenta do reino e passou por restauração ativa, irá precisar de mais tempo para chegar a uma composição de briófitas similar a uma floresta primária, todavia, a área se mostra extremamente propícia ao estabelecimento de uma flora de briófitas representativa e com melhor densidade. A TF1, que não tem histórico de cultivo, mas apenas retirada de madeira

nobre apresenta condições de recuperação em tempo menor, além de ser um importante refúgio para espécies que perderam *habitat* com o crescimento da zona urbana.

Similaridade florística entre floresta primária e restauração passiva e ativa

Na análise de ordenação pelo NMDS é possível observar que a TF1 forma um agrupamento mais similar entre si o que se diferencia dos demais ambientes. A TF2 e TF3 seguem um padrão de distância entre as áreas, com a parcela (TF2-4) disjunta e próxima a TF1 (Figura 5A). A proximidade das parcelas de TF1-1 e TF2-4 pode ser associada pelo compartilhamento de 23 spp., das quais a maioria é comum de ambientes que já sofreram perturbação (*Cheilolejeunea rigidula*, *Lejeunea flava* e *Octoblepharum albidum*). Essas espécies também já foram indicadas em outros trabalhos como comuns em estágios antropizados (Tavares-Martins *et al.* 2014, Takashima-Oliveira *et al.* 2020).

Na análise do dendrograma de similaridade pode ser observada uma clara diferença florística entre as áreas de Terra Firme em avançado estágio de restauração em relação a floresta primária, com a formação de dois grandes grupos (Figura 5B). O primeiro é formado apenas pela TF3, enquanto o segundo grupo é formado pela TF1 e TF2, com uma parcela da TF2 (TF2-4) se agrupando às parcelas da TF1 (Figura 5B). Essas duas áreas de vegetação em restauração formaram um único grupo, compartilhando 12 espécies. Essa composição demonstra um conjunto de espécies de ambientes que já foram perturbados, mas que estão em regeneração, principalmente na TF1 que apresenta espécies típicas de florestas maduras.

A TF3 formou um único ramo, destacando seu caráter único de floresta primária e talvez indicando que pelas condições de isolamento da zona urbana, devido estar localizada em uma ilha, tenha melhores chances de manutenção da sua flora.

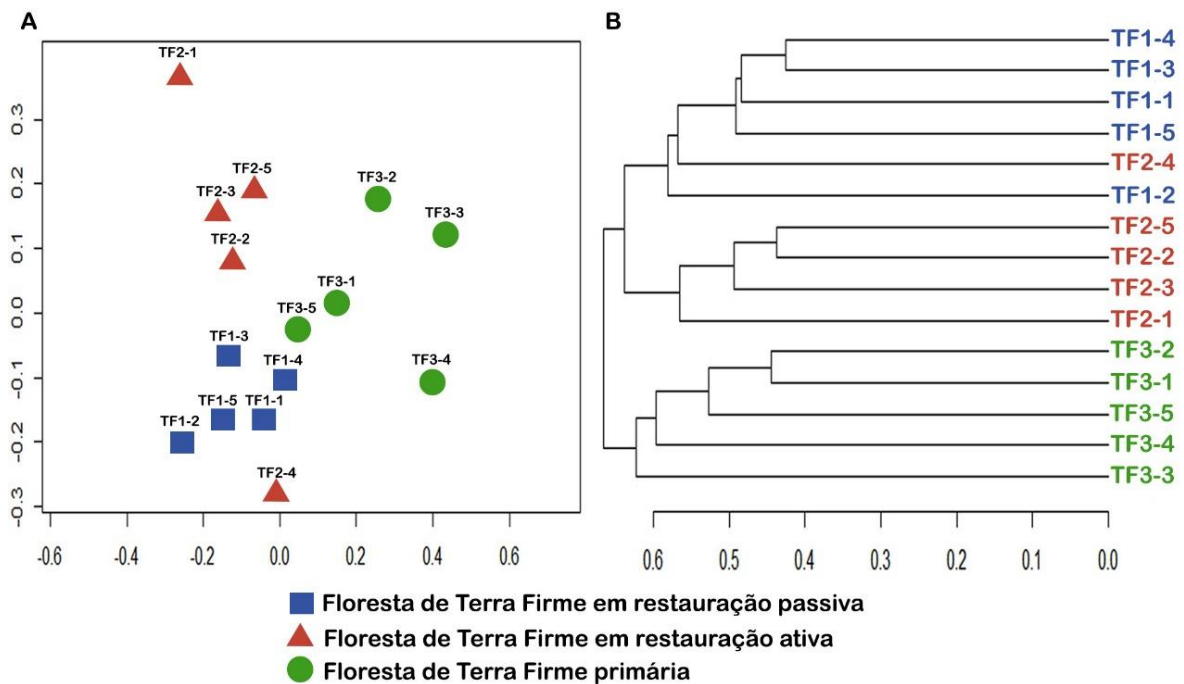


Figura 5. Agrupamento da composição de espécies em florestas de Terra Firme primária e em restauração passiva e ativa em Abaetetuba, Baixo Tocantins. A. Escalonamento Multidimensional Não Métrico (NMDS) da composição de espécies de briófitas de florestas de terra firme em restauração ativa e primária. B. Dendrograma da similaridade florística entre as parcelas das áreas de Florestas de Terra Firme primária e em restauração.

Os resultados alcançados neste estudo indicaram que o conjunto de espécies da área em restauração passiva, mesmo com um tempo menor de regeneração (56 anos), alcançou melhores resultados em riqueza e composição, além de provavelmente servir de refúgio para as espécies florestais que perdem *habitat* com o crescimento urbano. A restauração ativa, mesmo com mais tempo de recuperação (70 anos) tem respostas mais lentas para alcançar a composição de uma floresta madura. Portanto, as florestas secundárias com histórico de uso do solo e em restauração ativa irão precisar de mais tempo para que a flora de briófitas se assemelhe a de uma floresta primária em nível de composição clímax, enquanto florestas em restauração passiva sem desgaste do solo irão se recompor em tempo menor.

A riqueza não demonstrou ser um bom parâmetro para diferenciar as áreas estudadas, pois maior riqueza não reflete necessariamente a qualidade do ambiente, mas o conjunto de espécies que compõem a comunidade. Destaca-se a importância das espécies epífilas como indicadores da recuperação do ambiente, assim como a presença de especialistas de sombra.

Agradecimentos

Os autores agradecem ao Dr. Garibaldi Nicola Parente, pela autorização de entrada na RPPN Sororocando no Mato; à Diocese Católica de Abaetetuba, pela autorização de acesso na Reserva do Laranjal; ao Dr. Jeferson Miranda Costa do Instituto Federal do Pará - Campus Abaetetuba, pela autorização de acesso ao HIFPA para identificação dos espécimes; à Josielli Assunção Fonseca e sua família pelo apoio logístico na Ilha do Capim; ao Fúvio Rúbens Oliveira da Silva e à Maghally Campelo da Silva, pelo auxílio nas atividades de campo. O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

Referências

- Acebey, A.; Gradstein, S. R.; Krömer, T. 2003. Species richness and habitat diversification of bryophytes in submontane rain forest and fallows of Bolivia. **Journal of Tropical Ecology**, v. 19, p. 9-18.
- Almeida, R. 2010. Amazônia, Pará e o mundo das águas do Baixo Tocantins. **Estudos Avançados**, v. 24, n. 68, p. 291-298.
- Alvarenga, L. D. P.; Lisboa, R. C. L. 2009. Contribuição para o conhecimento da taxonomia, ecologia e fitogeografia de Briófitas da Amazônia Oriental. **Acta Amazonica**, v. 39, n. 3, p. 495-504.
- Alvarenga, L. D. P.; Pôrto, K. C. 2007. Patch size and isolation effects on epiphytic and epiphyllous bryophytes in the fragmented Brazilian Atlantic forest. **Biological Conservation**, v. 134, p. 415-427.
- Alvarenga, L. D. P.; Pôrto, K. C.; Oliveira, J. R. P. M. 2010. Habitat loss effects on spatial distribution of non-vascular epiphytes in a Brazilian Atlantic forest. **Biodiversity and Conservation**, v. 19, p. 619-635.
- Araújo, F. M. S.; Costa, L. E. N.; Souza, J. P. S.; Batista, W. V. S. M.; Silva, M. P. P. 2021. Altitudinal gradient drives regional and local diversity and composition patterns of phiphyllous bryophytes in ecological refuges. **Plant Biology**, v. 23, p. 1195-1205.
- Bastos, C. J. P.; Gradstein, S. R. 2020b. The genus *Cheilolejeunea* (Marchantiophyta: Lejeuneaceae) in tropical America. **Nova Hedwigia**, v. 111, n. 3-4, p. 287-335.
- Bastos, C. J. P.; Gradstein, S. R. 2020a. The genus *Lejeunea* Lib. (Lejeuneaceae, Marchantiophyta) in Brazil. **Phytotaxa**, v. 453, n. 2, p. 55-107.

- Bordin, J.; Yano, O. 2013. Fissidentaceae (Bryophyta) do Brasil. **Boletim do Instituto de Botânica**, v. 22, p. 1-72.
- Brito, E. S.; Ilkiu-Borges, A. L. 2012. Primeiro registro de *Cololejeunea panamensis* (Lejeuneaceae) para a América do Sul. **Rodriguésia**, v. 63, n. 3, p. 751-753.
- Brito, E. S.; Ilkiu-Borges, A. L. 2013. Bryoflora of the municipalities of Soure and Cachoeira do Arari, on Marajó Island, in the state of Pará, Brazil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 27, n. 1, p. 124-141.
- Brito, E. S.; Ilkiu-Borges, A. L. 2014. Briófitas de uma área de Terra Firme no município de Mirinzal e novas ocorrências para o estado do Maranhão, Brasil. **Iheringia**, v. 69, n. 1, p. 133-142.
- Buck, W. R. 2003. Guide to the Plants of Central French Guiana – Part 3. Mosses. **Memoirs of The New York Botanical Garden**, v. 76, p. 26-123.
- Carvalho-Silva, M.; Stech, M.; Soares-Silva, L. H.; Buck, W. R.; Wickett, N. J.; Liu, Y.; Câmara, P. E. A. S. 2017. A molecular phylogeny of the Sematophyllaceae s.l. (Hypnales) based on plastid, mitochondrial and nuclear markers, and its taxonomic implications. **Taxon**, v. 66, n. 4, p. 811-831.
- Chazdon, R. L. 2008. Chance and Determinism in Tropical Forest Succession. *In*: Schnitzer, S. A.; Carson, W. P. (ed.). Tropical Forest Community Ecology. **Wiley-Blackwell**, p. 384-408.
- Chazdon, R. L. 2014. Second growth: the promise of tropical forest regeneration in an age of deforestation. **University of Chicago Press**.
- Chazdon, R. L.; Guariguata, M. R. 2016. Natural regeneration as a tool for large-scale forest restoration in the tropics: prospects and challenges. **Biotropica**, v. 48, n. 6, p. 716-730.
- Chazdon, R. L.; Lindenmayer, D.; Guariguata, M. R.; Crouzeilles, R.; Benayas, J. M. R.; Chavero, E. L. 2020. Corrigendum: Fostering natural forest regeneration on former agricultural land through economic and policy interventions. **Environmental Research Letters**, v. 15, p. 1-16.
- Chazdon, R. L.; Uriarte, M. 2016. Natural regeneration in the context of large-scale forest and landscape restoration in the tropics. **Biotropica**, v. 48, n. 6, p. 709–715.
- Conway, J. R.; Lex, A.; Gehlenborg, N. 2017. UpSetR: an R package for the visualization of intersecting sets and their properties. **Bioinformatics**, v. 33, n. 18, p. 2938-2940.
- Copetti, L. D.; Tavares, F. B.; Calvi, M. 2017. O Programa de Aquisição de Alimentos (PAA) no Território da Cidadania do Baixo Tocantins, Pará. **Revista em Gestão, Inovação e Sustentabilidade**, v. 3, n. 1, p. 119-139.

- Cornelissen, J. H. C.; Ter Steege, H. 1989. Distribution and ecology of epiphytic bryophytes and lichens in dry evergreen forest of Guyana. **Journal of Tropical Ecology**, v. 5, p. 131-150.
- Costa, D. P. 1999. Epiphytic Bryophyte Diversity in Primary and Secondary Lowland Rainforests in Southeastern Brazil. **The Bryologist**, v. 102, n. 2, p. 320-326.
- Costa, G. S. 2006. Desenvolvimento rural sustentável com no paradigma da agroecologia: um estudo sobre a região das ilhas de Cametá, Pará. **NAEA/UFPA**.
- Cox, C. B.; Moore, P. D.; Ladle, R. J. 2019. Biogeografia: uma abordagem ecológica e evolucionária. **LTC**, p. 98-100.
- Crandall-Stotler, B.; Stotler, R. E.; Long, D. G. 2009. Morphology and classification of the Marchantiophyta. *In*: Goffinet, B.; Shaw, A. J. (ed.). **Bryophyte biology**. Cambridge University Press, p. 1-54.
- Crouzeilles, R.; Ferreira, M. S; Chazdon, R. L.; Lindenmayer, D.; Sansevero, J. B. B.; Monteiro, L.; Iribarrem, A.; Latawiec, A.; Strassburg, B. B. N. 2017. Ecological restoration success is higher for natural regeneration than for active restoration in tropical forests. **Science Advances**, v. 3, p. 1-7.
- Dauphin, G.; Pócs, T.; Villarreal, J.C.; Salazar Allen, N. 2006. Nuevos registros de hepáticas y anthocerotófitas para Panamá. **Tropical Bryology**, v. 27, p. 73-85.
- Déleg, J.; Gradstein, S. R.; Aragón, G.; Giordani, P.; Benítez, A. 2021. Cryptogamic epiphytes as indicators of successional changes in megadiverse lowland rain forests of western Amazonia. **Elsevier**, v. 129, p. 1-13.
- Fagundes, D. N.; Tavares-Martins, A. C.; Ilkiu-Borges, A. L.; Moraes, E. N. R.; Santos, R. C. P. 2016. Riqueza e aspectos ecológicos das comunidades de briófitas (Bryophyta e Marchantiophyta) de um fragmento de Floresta de Terra Firme no Parque Ecológico de Gunma, Pará, Brasil. **Iheringia**, v. 71, n. 1, p. 72-84.
- Fapespa – Fundação Amazônia de Amparo a Estudos e Pesquisas. Abaetetuba – **Estatística Municipal**, 2015. 53p.
- Florschütz-de Waard J. 1986. Musci (Part II). *In*: A. L. Stoffers; J. C. Lindeman (ed.). **Flora of Suriname**, v. 6, n. 1, p. 273–361.
- Frahm, J. P. 2003. Manual of tropical bryology. **Tropical Bryology**, v. 23, p. 1-195.
- Garcia, E. T.; Ilkiu-Borges, A. L.; Tavares-Martins, A. C. C. 2014. Brioflora de duas florestas de terra firme na Área de Proteção Ambiental do Lago de Tucuruí, PA, Brasil. **Hoehnea**, v. 41, n. 4, p. 499-514.

- Glime, J. M. 2017. Field Taxonomy and Collection Methods. *In*: Glime, J. M. Bryophyte Ecology. **Michigan Technological University and the International Association of Bryologists**.
- Goffinet, B.; Buck, W. R.; Shaw, A. J. 2009. Morphology, anatomy and classification of the Bryophyta. *In*: Goffinet, B.; Shaw, A. J. (ed.). Bryophyte biology. **Cambridge University Press**, p. 55-138.
- Gradstein, S. R. 1992. Threatened bryophytes of the neotropical rain forest: a status report. **Tropical Bryology**, v. 6, p. 83-93.
- Gradstein, S. R. 1995. Bryophyte diversity of the tropical rainforest. **Archs Science Genève**, v. 48, n. 1, p. 91-96.
- Gradstein, S. R. 1997. The taxonomic diversity of epiphyllous bryophytes. **Abstracta Botanica**, v. 21, p. 15-19.
- Gradstein, S. R. 2021. The Liverworts and Hornworts of Colombia and Ecuador. **Memoirs of The New York Botanical Garden**, v. 121, p. 1-699.
- Gradstein, S. R.; Costa, D. P. 2003. The Hepaticae and Anthocerotae of Brazil. **Memoirs of The New York Botanical Garden**, v. 87, p. 1-318.
- Gradstein, S. R.; Ilkiu-Borges, A. L. 2009. Guide to the Plants of Central French Guiana. Part 4. Liverworts and Hornworts. **Memoirs of The New York Botanical Garden**, v. 76, n. 4, p. 1-140.
- Gradstein, S. R.; Churchill, S. P.; Salazar-Allen, N. 2001. Guide to the Bryophytes of Tropical America. **Memoirs of The New York Botanical Garden**, v. 86, p. 1-577.
- Griscom, H. P.; Ashton, M. S. 2011. Restoration of dry tropical forests in Central America: a review of pattern and process. **For. Ecol. Manage**, v. 261, p. 1564-1579.
- Ilkiu-Borges, A. L.; Lisboa, R. C. L. 2004. *Cololejeuneae* (Lejeuneaceae, Hepaticae) na Estação Científica Ferreira Penna, Melgaço, PA, Brasil. **Acta. Bot. Bras.**, v. 18, n. 4, p. 887-902.
- Ilkiu-Borges, A. L.; Oliveira-da-Silva, F. R. 2018. Flora das cangas da Serra dos Carajás, Pará, Brasil: Lejeuneaceae. **Rodriguésia**, v. 69, n. 3, p. 989-1012.
- Ilkiu-Borges, A. L.; Macedo, L. P. C.; Pereira, M. A. V.; Lisboa, R. C. L. 2013. Briófitas em Caxiuanã: resultados do levantamento em duas parcelas da grade PPBIO. *In*: Lisboa, P. L. B. (org.). Caxiuanã: paraíso ainda preservado. **Museu Paraense Emílio Goeldi**, p. 287-296.
- Ilkiu-Borges, A. L.; Santos, R. C. P.; Macedo, L. P. C.; Pereira, M. A. V. 2009. As Briófitas. *In*: Jardim, M. A. (org.). Diversidade biológica das Áreas de Proteção Ambiental: Ilhas do Combu e Algodual-Maiandeuá – Pará, Brasil. **MPEG/MCT/CNPq**, p. 227-244.

- Ilkiu-Borges, A. L.; Takashima-Oliveira, T. T. G.; Brito, E. S. 2020. Bryophytes from Caviana and Mexiana Islands, Archipelago of Marajó, Brazil. **Cryptogamie, Bryologie**, v. 41, n. 20, p. 255-264.
- Kantvilas, G.; Jarman, S. J.; Minchin, P. R. 2015. Early impacts of disturbance on lichens, mosses and liverworts in Tasmania's wet eucalypt production forests. **Australian Forestry**, v. 78, n. 2, p. 92-107.
- Koch, N. M.; Martins, S. M. D. A.; Lucheta, F.; Müller, S. C. 2013. Functional diversity and traits assembly patterns of lichens as indicators of successional stages in a tropical rainforest. **Ecol. Indic.**, v. 34, p. 22–30.
- Koga, M. L.; Peralta, D. F. 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 Botanica Brasilica**, v. 35, p. 389-417.
- Lex, A.; Gehlenborg, N.; Strobel, H.; Vuillemon, R.; Pfister, H. 2014. UpSet: Visualization of Intersecting Sets. **IEEE Transactions on Visualization and Computer Graphics**, v. 20, n. 12, p. 1983-1992.
- Lisboa, R. C. L.; Ilkiu-Borges, A. L. 1995. Diversidade das Briófitas de Belém (PA) e seu Potencial como Indicadoras de Poluição Urbana. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi**, v. 11, n. 2, p. 199-225.
- Meli, P.; Holl, K. D.; Benayas, J. M. R.; Jones, H. P.; Jones, P. C.; Montoya, D.; Mateos, D. M. 2017. A global review of past land use, climate, and active vs. passive restoration effects on forest recovery. **Plos One**, v. 12, n. 2, p. 1-17.
- Melo, A. S.; Hepp, L. U. 2008. Ferramentas estatísticas para análise de dados provenientes de biomonitoramento. **Oecologia Brasiliensis**, v. 12, n. 3, p. 463-486.
- Moura, O. S.; Ilkiu-Borges, A. L.; Brito, E. S. 2013. Brioflora (Bryophyta e Marchantiophyta) da Ilha do Combu, Belém, PA, Brasil. **Hoehnea**, v. 40, n. 1, p. 143-165.
- Oliveira-da-Silva, F. R.; Gradstein, S. R.; Ilkiu-Borges, A. L. 2021. The genus *Radula* Dumort. (Radulaceae, Marchantiophyta) in Brazil. **Nova Hedwigia**, v. 112, n. 1-2, p. 69-163.
- Oksanen, J.; Blanchet, F. G.; Friendly, M.; Kindt, R.; Legendre, P.; Mcglinn, D.; Minchin, P. R.; O'hara, R. B.; Simpson, G. L.; Solymos, P.; Stevens, M. H. H.; Szoecs, E.; Wagner, H. 2019. Vegan: community ecology package. **R package version 2.5-6**. Disponível em <<https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/index.html>>.
- Pantoja, A. C. C.; Ilkiu-Borges, A. L.; Tavares-Martins, A. C. C.; Garcia, E. T. 2015. Bryophytes in fragments of Terra Firme forest on the great curve of the Xingu River, Pará state, Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 75, n. 3, p. 238-249.

- Piraux, M.; Simões, A.; Sombra, D. 2017. A diversidade socioespacial no território do Baixo Tocantins. *In*: Simões, A., Benassuly, M. (ed.). Na várzea e na terra firme: transformações socioambientais e reinvenções camponesas. **NUMA/UFPA**, p. 77–114.
- Pócs, T. 1996. Epiphyllous Liverwort diversity at Worldwide level and its threat and conservations. **Anales de Instituto de Biología de Universidad Nacional Autónoma de México**. Serie Botanica, v. 67, n. 1, p. 109-127.
- Quaresma, M.; Sombra, D.; Leite, A.; Castro, C. 2015. Periodização econômica de Abaetetuba (PA) a partir de sua configuração espacial. **Revista Percursos**, v. 16, n. 32, p. 143-168.
- Richards, P. W. T. 1984. The ecology of tropical forest bryophytes, *In*: Schuster, R. M. (ed.). New manual of Bryology. **The Hattori Botanical Laboratory**, p. 1223-1270.
- Robbins, R. G. 1952. Bryophytes ecology of a dune area in New Zealand. **Acta Geobotanica**, v. 4, p. 1-31.
- Santos, N. D.; Costa, D. P.; Kinoshita, L. S.; Shepherd, G. J. 2011. Aspectos brioflorísticos e fitogeográficos de duas formações costeiras de Floresta Atlântica da Serra do Mar, Ubatuba/SP, Brasil. **Biota Neotropica**, v. 11, n. 2, p. 425-438.
- Shi, X. Q.; Zhu, R. L. 2015. A revision of *Archilejeunea* s.str. (Lejeuneaceae, Marchantiophyta). **Nova Hedwigia**, v. 100, n. 3-4, p. 589-601.
- Sukkharak, P.; Gradstein, S. R. 2017. Phylogenetic study of *Mastigolejeunea* (Marchantiophyta: Lejeuneaceae) and an amended circumscription of the genus *Thysananthus*. **Phytotaxa**, v. 326, p. 91–107.
- Tavares, A. C. C. 2009. Florística e Ecologia das Comunidades de Briófitas em Florestas de Terra Firme no Estado do Pará, Amazônia, Brasil. Orientados: Denise Pinheiro da Costa. 2009. 184 f. Tese (Doutorado em Botânica) - **Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro**, Rio de Janeiro.
- Tavares-Martins, A. C. C.; Lisboa, R. C. L.; Costa, D. P. 2014. Bryophyte flora in upland forests at different successional stages and in the various strata of host trees in northeastern Pará, Brazil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 28, n. 1, p. 46-58.
- Takashima-Oliveira, T. T. G.; Medeiros, P. S.; Tavares-Martins, A. C. C. 2020. Bryophyte communities across the ecological succession process in the Caxiuanã National Forest, Pará, Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 92, n. 1, p. 1-13.
- Thiers B. 1988. Morphological adaptations of the Jungermanniales (Hepaticae) to the tropical rainforest habitat. **Journal of the Hattori Botanical Laboratory**, v. 64, p. 5–14.
- Vanderpoorten, A.; B. Goffinet. 2009. Introduction to bryophytes. **Cambridge University Press**.

Zartman, C. E. 2003. Richness of Marchantiophyta and Bryophyta in a protected area of the Brazilian Amazon. **Ecology**, v. 84, n. 4, p. 948-954.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Este estudo contribuiu para o conhecimento da riqueza e composição de briófitas em florestas de Terra Firme, Várzea e Praia de Água Doce e resultados importantes sobre o estado de conservação de briófitas em áreas de terra firme em restauração passiva e ativa na Amazônia Oriental. Em Abaetetuba a riqueza de espécies foi de 133 spp. com a predominância das hepáticas em todas as vegetações. As regiões hidrográficas do estado do Pará demonstraram similaridade entre si, sendo que a região Portel-Marajó foi a qual apresentou o conjunto de espécies mais distinto das demais áreas, o que pode estar relacionada às características das áreas inventariadas que incluem, principalmente, ambientes preservados. A menor riqueza do Xingú (75 spp.), está associada aos poucos trabalhos e a vegetação de floresta distinta àquela encontrada em quase toda a planície amazônica. Este estudo demonstrou, também, lacunas de trabalhos florísticos em algumas áreas do estado do Pará como nas regiões hidrográficas da Calha Norte, do Tapajós e do Baixo Amazonas.

Neste trabalho foi verificado que áreas primárias possuem riqueza inferior às áreas em restauração. O número de espécies não demonstrou ser um bom parâmetro para diferenciar as áreas estudadas, pois maior riqueza não reflete necessariamente a qualidade do ambiente, mas o conjunto de espécies que compõem a comunidade. Os resultados deste estudo demonstraram que o processo de restauração influencia a trajetória de uma floresta. Portanto, as florestas secundárias com histórico de uso do solo e em restauração ativa irão precisar de mais tempo para que a flora de briófitas se assemelhe a de uma floresta primária em nível de composição clímax, enquanto florestas em restauração passiva sem desgaste do solo irão se recompor em tempo menor.