



Revista Brasileira de Geografia Física

Homepage: <https://periodicos.ufpe.br/revistas/rbgfe>



Distribuição espacial da comunidade de samambaias e licófitas na FLONA Caxiuanã, Pará, Brasil

Camila de Cássia Travassos Fonseca¹, Priscila Sanjuan de Medeiros Sarmiento², Mário Augusto Gonçalves Jardim³ & Leandro Valle Ferreira⁴

¹ Bióloga. Mestre em Ciências Biológicas. travassoscamila@hotmail.com. ² Bióloga. Doutora em Ciências Ambientais. priscila.sanjuan.medeiros@gmail.com. ³ Pesquisador/Museu paraense Emilio Goeldi/Coordenação de Botânica. jardim@museu-goeldi.br. ⁴ Pesquisador/Museu paraense Emilio Goeldi/Coordenação de Botânica. lvferreira@museu-goeldi.br.

Artigo recebido em 16/02/2025 e aceito em 23/09/2025

RESUMO

Samambaias e licófitas correspondem ao grupo das plantas vasculares sem sementes conhecidas popularmente como pteridófitas. São consideradas bioindicadoras ambientais pela sensibilidade às modificações das condições de nicho e principalmente quanto ao tipo de solo. A alternância nas condições de nicho e a distância geográfica afetam o padrão de distribuição entre as comunidades. A pesquisa teve como objetivo avaliar o padrão de distribuição em comunidades de samambaias e licófitas considerando a distância geográfica na floresta de terra firme na Amazônia Oriental. O levantamento florístico foi realizado em seis parcelas de um hectare com a identificação e contagem de todas as formas de vida de samambaias e licófitas. Foram amostrados 3.028 indivíduos em 10 famílias, 17 gêneros e 31 espécies. Hymenophyllaceae representou 54,8% das espécies registradas. Houve diferença significativa na riqueza de espécies e na abundância de indivíduos nos seis hectares. *Trichomanes pinnatum* Hedw. (1.121), *Lomariopsis prieuriana* Fée (382), *Selaginella conduplicata* Spring (282), *Adiantum paraense* Hieron. (249), *Triplophyllum funestum* (Kunze) Holttum (215), *Polytaenium guayanense* (Hieron.) Alston (143) e *Hecistopteris pumila* (135) foram abundantes, representando 83,5% dos indivíduos amostrados. Houve correlação significativa na dissimilaridade florística entre os seis hectares, demonstrando que as variações na estrutura e composição de espécies podem estar relacionadas com a distância geográfica ou com as condições ambientais. Isso indica a existência de complementaridade de espécies entre os hectares, sendo necessária a conservação como amostra significativa da riqueza e diversidade da comunidade de samambaias e licófitas.

Palavras-chave: pteridófitas, distância geográfica, teoria de nicho, unidade de conservação.

Spatial distribution of the fern and lycophyte community in the FLONA Caxiuanã, Pará, Brazil

ABSTRACT

Ferns and lycophytes correspond to the group of seedless vascular plants, popularly known as pteridophytes. They are considered environmental bioindicators due to their sensitivity to changes in niche conditions and mainly regarding the type of soil. The alternation in niche conditions and geographic distance affect the distribution pattern between communities. The research aimed to evaluate the distribution pattern in fern and lycophyte communities considering the geographic distance in the dryland forest in the Eastern Amazon. The floristic survey was carried out on six one-hectare plots with the identification and counting of all life forms of ferns and lycophytes. 3,028 individuals were sampled in 10 families, 17 genera, and 31 species. Hymenophyllaceae represented 54.8% of recorded species. There was a significant difference in species richness and abundance of individuals in the six hectares. *Trichomanes pinnatum* Hedw. (1,121), *Lomariopsis prieuriana* Fée (382), *Selaginella conduplicata* Spring (282), *Adiantum paraense* Hieron. (249), *Triplophyllum funestum* (Kunze) Holttum (215), *Polytaenium guayanense* (Hieron.) Alston (143) and *Hecistopteris pumila* (135) were abundant, representing 83.5% of the individuals sampled. There was a significant correlation between the floristic dissimilarity between the six hectares, demonstrating that variations in the structure and composition of species may be related to geographic distance or environmental conditions. This indicates the existence of species complementarity between hectares, making it necessary to conserve a significant sample of the richness and diversity of the fern and lycophyte community.

Keywords: pteridophytes, geographic distance, niche theory, conservation unit.

Introdução

Os estudos sobre a distribuição da vegetação são determinantes para identificar

padrões de colonização das espécies em um determinado ambiente natural (Nascimento et al., 2019). A distribuição de espécies vegetais é

influenciada por fatores que variam desde escalas biogeográficas até às microambientais. Identificar padrões de distribuição é uma das bases da ecologia de comunidades e uma das ferramentas de auxílio na elaboração de projetos de conservação e de grande interesse para o manejo florestal, uma vez que está relacionada ao crescimento dos indivíduos, à distribuição diamétrica, à densidade de árvores e, conseqüentemente, à produção volumétrica (Abreu et al., 2014). A Teoria neutra de Hubbell assume que o padrão de distribuição de espécies pertencentes a um mesmo grupo biológico tem propriedades demográficas idênticas, portanto, as mesmas chances de se estabelecer no ambiente ao acaso, de acordo com a capacidade de dispersão de cada espécie (Hubbell, 2001). Enquanto a Teoria de diferenciação de nicho explica que padrões de estrutura e composição de espécies são reflexos das variações abióticas do meio físico, portanto, os fatores ambientais parecem ter mais efeito do que a dispersão, principalmente se tratando da distribuição de samambaias e licófitas (Tuomisto et al., 2003).

As samambaias e licófitas, representam dois grupos distintos de plantas vasculares sem sementes, com aproximadamente 11.916 espécies, das quais 1410 ocorrem no Brasil (Moraes et al., 2024). Anteriormente agrupadas na divisão parafilética "Pteridophyta", constituem o grupo das plantas vasculares sem sementes e chegam a compor até 10% da flora local (Page, 2002; Tuomisto e Poulsen, 1996). Apresentam ampla variedade de adaptações ocorrendo em diversos tipos de ambientes, principalmente nos trópicos onde é registrada maior riqueza, devido a alta umidade e pluviosidade que formam diversos microhabitats garantindo a coexistência na diversidade de espécies (Ponce et al., 2002; Travassos et al., 2014).

Ênfase científica tem sido dada a distribuição de pteridófitas na região tropical (Lehtonen et al., 2015; Paciência e Prado, 2005; Tuomisto et al., 2014; Tuomisto et al., 2003; Tuomisto e Poulsen, 1996; Tuomisto e Ruokolainen, 1993; Zuquim et al., 2014; 2007). Em escala global, a distribuição destes vegetais é determinada pelos limites de dispersão (Tuomisto et al., 2002). Porém, está mais relacionada às condições ambientais em escala local (Tuomisto e Poulsen, 1996). Muitas evidências reforçam a estreita relação entre pteridófitas e a estrutura da floresta e gradientes de altitude (Paciência e Prado, 2005), topografia e fatores físico e químicos do solo (Tuomisto et al., 2014; Zuquim et al., 2014; Lehtonen et al., 2015), luminosidade e umidade (Page, 2002; Zuquim et al., 2007).

As pteridófitas como indicadoras ambientais fornecem informações sobre a integridade, fragmentação e poluição dos ambientes, pois suas populações estão relacionadas com variáveis abióticas como características do solo, umidade do ar e radiação solar, e por ações antrópicas; porém, pouco exploradas como indicadoras de estágios sucessionais de vegetações (Della & Folkenberg, 2019). O estudo das samambaias e licófitas poderá servir como subsídio para a implementação de ações futuras de preservação, manutenção, restauração ambiental (Travassos et al., 2014). As pteridófitas apresentam grande potencial como indicadores ecológicos (EIs), mas pouco explorado e há crescente reconhecimento do potencial de uso das pteridófitas, mas faltam discussões sobre a escolha de critérios para selecionar pteridófitas indicadoras e sobre suas utilizações (Della & Folkenberg, 2019).

O processo de especiação de samambaias e licófitas na Amazônia está fortemente relacionado com a especialização edáfica (Lehtonen et al., 2015; Tuomisto et al., 1998). Existe maior relação entre estas plantas e o solo do que com as variáveis climáticas (Zuquim et al., 2014;) havendo forte conservadorismo de nicho com espécies restritas a solos pobres, solos ricos e aquelas capazes de ocupar amplo gradiente edáfico (Lehtonen et al., 2015). A restrição de ocorrência de muitas pteridófitas em determinado tipo de solo as torna eficientes indicadoras edáficas, bem como, o conhecimento de seus padrões de distribuição auxilia na compreensão sobre a estruturação das comunidades vegetais tropicais de maneira geral (Tuomisto e Poulsen, 1996). A hipótese a ser testada é que a maioria das espécies são terrestres e a distância não afeta as populações.

O objetivo desse estudo foi avaliar o padrão de distribuição em relação à distância geográfica em comunidades de samambaias e licófitas em seis hectares na floresta ombrófila densa de terra baixa na Amazônia oriental.

Material e métodos

O estudo foi realizado nos meses de outubro e novembro de 2014 em seis parcelas de 1 hectare (60.000 km²) na Floresta de terra firme sem intervenção humana localizada na Estação Científica Ferreira Penna (ECFPn) na Floresta Nacional de Caxiuanã (FLONA de Caxiuanã), localizada ao norte do Estado do Pará, entre os municípios de Portel e Melgaço (01°42'30"S; 51°31'45"W), ocupando aproximadamente 324.060 hectares. A região é predominantemente formada por terra firme (99%), floresta ombrófila densa aluvial (0,2%), localmente denominadas de

várzeas e igapós e campinaranas (0,7%) (Santos Neto et al., 2023).

O clima é do tipo Am tropical quente e úmido com duas estações bem definidas: chuvosa (dezembro a junho) e seca (agosto a novembro) com altas temperaturas (26 °C em média) e elevadas taxas de umidade relativa do ar durante todo o ano (Fernandes et al., 2020). O relevo é relativamente uniforme, formado por baixos planaltos cobertos pela terra firme e as terras baixas que formam a planície fluvial. Os solos são naturalmente ácidos e pobres em nutrientes, variando entre arenoso e argiloso, bem a moderadamente drenados, classificados predominantemente como Latossolos, Plintossolo e a Terra preta arqueológica em menor proporção (Fernandes et al., 2020).

Cada parcela foi dividida em subparcelas de 20 x 20 metros e as espécies identificadas e contado o número de indivíduos. As espécies terrestres foram coletadas de maneira usual para herbáceas, enquanto as epífitas e hemiepífitas em substrato arbóreo com diâmetro à altura do peito (DAP) ≥ 5 cm até 2 m de altura (Zuquim et al., 2007). A classificação para as formas de vida foi de acordo com Zuquim et al. (2014) e a descrição botânica conforme Smith et al. (2008) para samambaias e licófitas. A identificação do material botânico foi realizada com base na literatura especializada e quando necessário, com auxílio de especialista. O material testemunho foi depositado no Herbário “João Murça Pires” (MG) do Museu Paraense Emílio Goeldi.

As diferenças entre as variáveis dependentes (riqueza e densidade) e as parcelas denominadas de P1, P2, P3, P4, P5 e P6 (variáveis independentes), foram avaliadas por análises de variância (ANOVA) usando testes de aleatorização com 1000 permutações (Zar, 2010). Quando foram detectadas diferenças significativas entre as parcelas foi feito um teste a posteriori de comparação múltipla de Tukey (HSD) (Zar, 2010). A similaridade de espécies entre as parcelas foi

determinada pelo índice de Sorensen. A matriz de distância entre as seis unidades amostrais foi gerada através do programa Arcview 3.3, com uso do programa Distance Matrix of Point Features.

Resultados

Foram registrados 3.028 indivíduos em 10 famílias, 17 gêneros e 31 espécies com média de 504,5 indivíduos/hectare. Hymenophyllaceae foi predominante com 12 espécies, representando 38,7% da riqueza, seguida de Polypodiaceae com seis espécies. O gênero *Trichomanes* L. foi representado por oito espécies, seguido de *Didymoglossum* Desv. com quatro espécies. A forma de vida epífita foi a mais comum (17 spp.), seguida de terrestres (10 spp.) e hemiepífitas (4 spp.) (Tabela 1). Das 31 espécies, quatro foram comuns em todos os hectares (*Lomariopsis prieuriana* Fée, *Polytaenium guayanense* (Hieron.) Alston, *Trichomanes ankersii* C. Parker ex Hook. & Grev. e *T. pinnatum* Hedw.). Outras 10 foram exclusivas, a maioria em condição de baixa abundância. A abundância foi maior em P3 com 1.275 indivíduos e menor em P4 com 136 indivíduos e com sete espécies representando 64,5% dos indivíduos amostrados: *Trichomanes pinnatum* Hedw. (1.121), *Lomariopsis prieuriana* Fée (382), *Selaginella conduplicata* Spring (282), *Adiantum paraense* Hieron (249), *Triplophyllum funestum* (Kunze) Holttum (215), *Polytaenium guayanense* (Hieron.) Alston (143) e *Hecistopteris pumila* (135). A parcela P2 abrigou o maior número de espécies (18 spp) e P1 o menor (12 spp) (Tabela 2). Houve diferença significativa entre a riqueza de espécies e as parcelas ($p=0,0001$) (Figura 1). Foram demonstradas variações na abundância de indivíduos entre as parcelas ($p=0,0001$), sendo P3 significativamente maior que as demais (Figura 2). Houve uma correlação negativa significativa entre a dissimilaridade de espécies e a distância geográfica entre os seis hectares ($r=-0,539$; $p=0,011$) (Figura 3). Indicando que a distância geográfica entre as áreas de estudo pode estar relacionada as diferenças florísticas.

Tabela 1. Espécies, famílias e classificação quanto a forma de vida nas comunidades de samambaias e licófitas dos seis hectares do Projeto TEAM de Caxiuanã, Melgaço, Pará, Brasil. FV-Forma de vida, TE – Terrestre, HE – Hemiepífita e EP – Epífita.

Família	Nome científico	FV
Pteridaceae	<i>Adiantum paraense</i> Hieron.	TE
Pteridaceae	<i>Adiantum tomentosum</i> Klotzsch	TE
Aspleniaceae	<i>Asplenium angustum</i> Sw.	EP
Aspleniaceae	<i>Asplenium serratum</i> L.	EP
Polypodiaceae	<i>Campyloneurum phyllitidis</i> (L.) C. Presl	EP
Polypodiaceae	<i>Cochlidium linearifolium</i> (Desv.) Maxon ex C.Ch.	EP
Hymenophyllaceae	<i>Didymoglossum angustifrons</i> Fée	EP
Hymenophyllaceae	<i>Didymoglossum kapplerianum</i> (Sturm) Ebihara & Dubuisson	EP

Hymenophyllaceae	<i>Didymoglossum pinnatinervium</i> (Jenman) Pic.Serm.	EP
Hymenophyllaceae	<i>Didymoglossum punctatum</i> (Poir.) Desv.	EP
Dryopteridaceae	<i>Elaphoglossum herminieri</i> (Bory & Fée) T.Moore	EP
Pteridaceae	<i>Hecistopteris pumila</i> (Spreng.) J. Sm.	EP
Lindsaeaceae	<i>Lindsaea lancea</i> (L.) Bedd.	TE
Lomariopsidaceae	<i>Lomariopsis prieuriana</i> Fée	HE
Metaxyaceae	<i>Metaxia rostrata</i> (Kunth) C. Presl	TE
Polypodiaceae	<i>Microgramma reptans</i> (Cav.) A.R.Sm.	EP
Polypodiaceae	<i>Microgramma tecta</i> (Kaulf.) Alston	EP
Lomariopsidaceae	<i>Nephrolepis biserrata</i> (Sw.) Schott	TE
Lomariopsidaceae	<i>Nephrolepis rivularis</i> (Vahl) Mett. ex Krug	TE
Polypodiaceae	<i>Pleopeltis percussa</i> (Cav.) Hook. & Grev.	EP
Polypodiaceae	<i>Polytaenium guayanense</i> (Hieron.) Alston	EP
Selaginellaceae	<i>Selaginella conduplicata</i> Spring	TE
Hymenophyllaceae	<i>Trichomanes anadromum</i> Rosenst.	EP
Hymenophyllaceae	<i>Trichomanes ankersii</i> C.Parker ex Hook. & Grev.	HE
Hymenophyllaceae	<i>Trichomanes pedicellatum</i> Desv.	HE
Hymenophyllaceae	<i>Trichomanes pilosum</i> Raddi	EP
Hymenophyllaceae	<i>Trichomanes</i> sp.	EP
Hymenophyllaceae	<i>Trichomanes trollii</i> Bergdolt	TE
Hymenophyllaceae	<i>Trichomanes tuerckheimii</i> Christ.	HE
Hymenophyllaceae	<i>Trichomanes pinnatum</i> Hedw.	TE
Tectariaceae	<i>Triplophyllum funestum</i> (Kunze) Holttum	TE

Tabela 2. Densidade de indivíduos por parcela, número total de indivíduos (N) e frequência (Freq.) nas comunidades de samambaias e licófitas nos seis hectares do Projeto TEAM-Caxiuanã, Melgaço, Pará, Brasil.

Espécies	P1	P2	P3	P4	P5	P6	N	Freq.
<i>Adiantum paraense</i>		40	151	13	45		249	4
<i>Adiantum tomentosum</i>				3			3	1
<i>Asplenium angustum</i>				3			3	1
<i>Asplenium serratum</i>	5	1	1			8	15	4
<i>Campyloneurum phyllitidis</i>	1	1			1	1	4	4
<i>Cochlidium linearifolium</i>						1	1	1
<i>Didymoglossum angustifrons</i>						20	20	1
<i>Didymoglossum kapplerianum</i>	20			9		1	30	3
<i>Didymoglossum pinnatinervium</i>					17		17	1
<i>Didymoglossum punctatum</i>				4	1	75	80	3
<i>Elaphoglossum herminieri</i>	8		4		1	2	15	4
<i>Hecistopteris pumila</i>	8	1	11	2		113	135	5
<i>Lindsaea lancea</i>	3	24	1	4	21		53	5
<i>Lomariopsis prieuriana</i>	30	35	254	7	39	17	382	6
<i>Metaxia rostrata</i>		1	1		8		10	3
<i>Microgramma reptans</i>		1				3	4	2
<i>Microgramma tecta</i>					1		1	1
<i>Nephrolepis biserrata</i>		4	2			9	15	3
<i>Nephrolepis rivularis</i>	10				8		18	2
<i>Pleopeltis percussa</i>			1				1	1
<i>Polytaenium guayanense</i>	33	16	13	17	27	37	143	6
<i>Selaginella conduplicata</i>					208	74	282	2
<i>Trichomanes anadromum</i>		1					1	1
<i>Trichomanes ankersii</i>	9	10	4	2	13	2	40	6
<i>Trichomanes pedicellatum</i>	74	1	5				80	3
<i>Trichomanes pilosum</i>		3					3	1
<i>Trichomanes</i> sp.		1	1			3	5	3
<i>Trichomanes trollii</i>			65				65	1
<i>Trichomanes tuerckheimii</i>		11		3		3	17	3
<i>Trichomanes pinnatum</i>	10	260	671	60	111	9	1121	6

<i>Triplophyllum funestum</i>	56	90	9	60	215	4
	211	467	1275	136	561	378

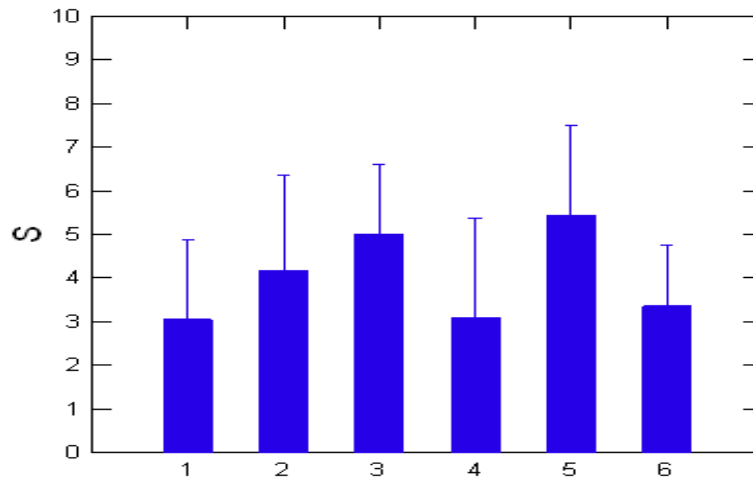


Figura 1. Média e erro padrão da riqueza de espécies entre as parcelas, FLONA de Caxiuanã, Melgaço, Pará, Brasil. S= riqueza.

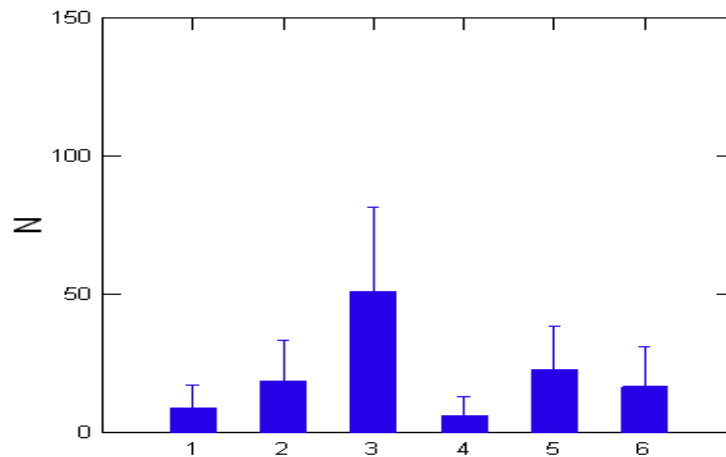


Figura 2. Média e erro padrão de densidade de indivíduos entre as parcelas, FLONA de Caxiuanã, Melgaço, Pará, Brasil. N= número de indivíduos.

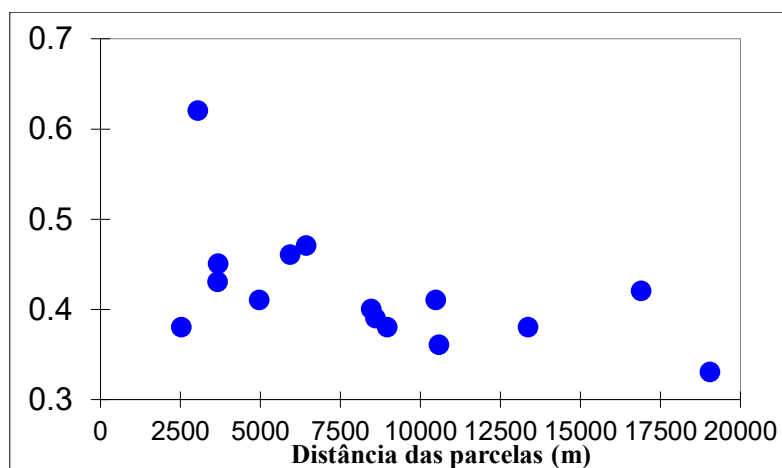


Figura 3. Índice de similaridade de Jaccard em relação à distância entre as parcelas, FLONA de Caxiuanã, Melgaço, Pará, Brasil.

Discussão

As variações de riqueza e abundância entre as parcelas indicam graduais mudanças ambientais, provavelmente relacionadas a substituição de microhabitats e diferentes condições edáficas locais, primordiais para o estabelecimento de pteridófitas. Muitos estudos têm mostrado aumento de riqueza e variações na abundância relacionadas a estrutura florestal e a fertilidade do solo (Lehtonen et al., 2015; Paciência e Prado, 2005; Tuomisto et al., 1998; 2002; Tuomisto e Poulsen, 1996; Zuquim et al., 2014;). O predomínio de sete espécies com 83,5% do número total de indivíduos e a baixa abundância das espécies restritas podem estar relacionadas a vantagens competitivas em relação a heterogeneidade ambiental e disponibilidade de recursos entre as unidades amostrais. Espécies especialistas são menos competitivas em locais com alta disponibilidade de nutrientes e tendem ao decréscimo no número de indivíduos. Por outro lado, espécies extremamente competitivas são favorecidas com aumento na abundância (Chaves e Ferreira, 2014; Tuomisto et al., 2014). Além disso, pteridófitas abundantes tendem a possuir reprodução vegetativa, como é o caso de *S. conduplicata* e *T. pinnatum* (Tuomisto et al., 2014).

Hymenophyllaceae Mart. abrange cerca de 600 espécies distribuídas nas florestas tropicais úmidas com poucos representantes nas regiões temperadas e relacionada predominantemente aos ambientes florestais, entorno de cachoeiras e sobre rochas úmidas ao longo de riachos (Gonzatti & Windisch, 2018). Hymenophyllaceae realmente diferem de todas as outras samambaias, além de seu soro particular (desenvolvido mais tarde), uma camada frequentemente translúcida de espessura unicelular lâmina sem cutícula, explicando que tal samambaias são fortemente restritas e representativas para os habitats mais húmidos (e também ameaçados) (Ahamada et al., 2017). Possui ampla distribuição nas regiões tropicais e temperada úmida e restrita às áreas ou habitats úmidos e sombreados cujas plantas mostram diversidade em termos de morfologia e dos habitats que ocupam; o conhecimento sobre as espécies dessa família é fundamental, pois são consideradas bioindicadoras de tipos de ambientes e de possíveis perdas dos micro-habitats onde vivem, podendo causar a redução da sua diversidade (Cunha et al., 2014).

As espécies abundantes, *T. pinnatum* e *L. prieuriana* ocorreram em todas as parcelas e juntamente com *Adiantum paraense* Hieron. foram responsáveis pela elevada abundância registrada em P3 com 1.076 indivíduos. A resposta de uma espécie a determinado fator ambiental é bastante

específica e determina sua abundância de um local para outro (Tuomisto et al., 1998). Neste estudo, *Adiantum tomentosum* foi restrita com baixa abundância em P4. Porém, foi registrada como a mais abundante e frequente em solos pobres e argilosos na Amazônia ocidental (Tuomisto et al., 1998). Isso indica que uma mesma espécie pode apresentar distribuição rara ou comum dependendo de condições ambientais limitantes.

Considerando que as espécies de maior abundância são terrestres ou hemiepífitas, pode ser que mudanças nas condições edáficas locais estejam mais relacionadas a comunidade analisada. A espécie abundante e frequente *Trichomanes pinnatum* foi citada em vários levantamentos florísticos com o mesmo padrão de distribuição neste estudo (Tuomisto e Ruokolainen, 1993; Tuomisto e Poulsen, 1996; Tuomisto et al., 2000; Zuquim et al., 2014). A valência ecológica desta espécie explica seu grande sucesso de colonização, associada a capacidade de realizar reprodução sexuada e prováveis vantagens de competição em relação a outras terrestres. Já *Lomariopsis prieuriana* e *Triplophyllum funestum* também abundantes e comuns entre os seis hectares são associadas a solos argilosos e bastante úmidos na Amazônia central (Zuquim et al., 2007).

As espécies com número de indivíduos ≥ 100 apresentam ocorrência diversificada em diferentes fitofisionomias: *Trichomanes pinnatum* - espécie com distribuição neotropical nas Antilhas, Belize, Bolívia, Brasil, Colômbia, Costa Rica, Equador, Guatemala, Guiana, Guiana Francesa, Honduras, México, Nicarágua, Panamá, Peru, Suriname e Venezuela. No Pará ocorre na Serra dos Carajás preferencialmente em matas baixas e campos gramíneos, ou no interior da Floresta Ombrófila Densa, associada a cursos d'água e cachoeiras, entre 500-750 m de altitude (Pallos et al., 2017). *Lomariopsis prieuriana* - difere-se das demais espécies do gênero presentes na região de estudo pelas escamas do caule castanho-avermelhadas a alaranjadas, maiores que 4 mm de comprimento, frondes geralmente com 3–5 pares de pinas. Distribuição e ambientes de ocorrência: América do Sul. Brasil: AC, AM, MS, PA, RO. Serra de Carajás: Serra Norte e Serra Sul. Próximo a cursos d'água, entre 470 e 520 m (Lima et al., 2019). *Selaginella conduplicata* - Distribui-se na Guiana, Suriname, Guiana Francesa, Colômbia, Peru e no Brasil nos estados do Amazonas e Pará como terrícola às margens da trilha e em floresta de terra firme e campinarana alta (Góes-Neto et al., 2015). *Adiantum paraense* - espécie com distribuição sul-americana, ocorrendo apenas na Amazônia. Os espécimes crescem tanto em floresta de igapó, como em floresta de terra

firme (Miranda et al., 2015). *Triplophyllum funestum* - ocorre como terrícola, em floresta de terra firme (Menezes & Labiak, 2020). *Polytaenium guayanense* - ocorre como epífita, em florestas de terra firme (Menezes & Labiak, 2020). *Hecistopteris pumila* – ocorre entre os domínios da Floresta Atlântica e da Amazônia (Barros et al., 2013).

Os resultados apontaram alta diversidade beta com diferenças na composição florística relacionada ao aumento da distância entre as parcelas, indicando que o padrão de distribuição das pteridófitas está relacionado aos limites de dispersão. Quando isolado os efeitos das variações ambientais a composição de pteridófitas e melastomataceas esteve, pelo menos em parte, relacionada a distância geográfica na Amazônia oriental, mas principalmente associadas às variáveis edáficas (Tuomisto et al., 2003). A dissimilaridade florística pode estar tanto associada aos limites de dispersão, quanto às mudanças ambientais que variam em função da distância (Jones et al., 2006). Neste estudo, 32,3% das espécies foram restritas a uma parcela (duas por parcela, exceto P1) demonstrando que os padrões florísticos encontrados para pteridófitas é semelhante ao de arbóreas nas áreas de terra firme em Caxiuanã indicando clara substituição de espécies relacionado a heterogeneidade ambiental entre as parcelas.

As diferenças na riqueza, abundância e composição de espécies na comunidade estão correlacionadas à distância geográfica, e seguramente com os fatores ambientais, pois as variações na estrutura e composição indicam notória substituição de espécies em relação a heterogeneidade ambiental e consequente mudanças de microhabitat, bem como variações na abundância pode está correlacionado aos limites de dispersão entre as seis áreas de terra firme do estudo. As diferenças na estrutura e composição florística demonstram que há uma complementaridade de espécies entre as áreas. Isso significa que cada um desses hectares representa uma comunidade de samambaias e licófitas únicas. Neste sentido, a garantia de conservação destas comunidades é a preservação de parte desses hectares como amostra significativa da riqueza e diversidade nas áreas de floresta ombrófila densa de terra baixa na região de Caxiuanã.

Conclusão

As diferenças na riqueza, abundância e composição de espécies na comunidade analisada estão correlacionadas à distância geográfica, mas não podemos negligenciar a importância dos fatores ambientais. Pois as variações na estrutura e composição indicam clara substituição de espécies

correlacionada a heterogeneidade ambiental e consequente mudanças de microhabitat, bem como variações na abundância pode está correlacionado aos limites de dispersão entre as seis áreas de terra firme do estudo. As diferenças na estrutura e composição florística demonstram que há uma complementaridade de espécies entre as áreas. Isso significa que cada um desses hectares representa uma comunidade de samambaias e licófitas únicas. Neste sentido, a garantia de conservação destas comunidades é a preservação de parte desses hectares como amostra significativa da riqueza e diversidade nas áreas de floresta ombrófila densa de terra baixa na região de Caxiuanã.

Agradecimentos

Ao Conselho Científico e Tecnológico (CNPq) no âmbito do Programa de Pesquisa de Longa Duração (PELD) e pela concessão de Bolsa de Produtividade em Pesquisa para o terceiro autor (Processo 306672/2021-9) e quarto autor (Processo 312024/2021-5). A Fundação Amazônia de Amparo a Estudos e Pesquisas – FAPESPA pelo apoio financeiro Convênio para Pesquisa, Desenvolvimento e Inovação - PD&I - nº 009/2023 e a Empresa Benevides Madeiras LTDA pelo apoio técnico e logístico.

Referências

- Abreu, J.C.; Guedes, M.C.; Guedes, A.C.L.; & Batista, E.M. (2014). Estrutura e distribuição espacial de andirobeiras (*Carapa* spp.) em floresta de várzea do estuário amazônico. *Ciência Florestal* 24, 1009-1019. DOI: 10.5902/1980509816614.
- Barros, I.C.L.; Luna, C.P.L.; Souza, K.R.M.S.; Marques, M.F.; Santiago, A.C.P.; Farias, R.P. (2013). Florística e distribuição geográfica das samambaias e licófitas do engenho animoso (Amaraji, Pernambuco, Brasil). *Revista de Geografia* 30, 241-253.
- Chaves, P.P., & Ferreira, L.V. (2014). Variação da riqueza e composição de espécies da vegetação arbustiva dos campos rupestres da Serra Norte de Carajás, Pará. *Pesquisas Botânica* 65, 201-2015.
- Cunha, M.F.M.; Sampaio, A.F.; Frigeri, R.B.C.; & Manzatto, A.G. (2014). Hymenophyllaceae (Monilophyta) da Estação Ecológica Cuniã, município de Porto Velho, Rondônia. *Acta Biológica Catarinense* 1, 46-59.
- Della, A.P., & Folkenberg, D.B. (2019). Pteridófitas usadas na legislação como indicadoras de estágios sucessionais no Estado de Santa Catarina, Brasil. *Hoehnea* 46, e572018.DOI: 10.1590/2236-8906-57/2018.
- Fernandes, A.M.M., Ruivo, M.L.P., & Costa, A.C.L. (2020). Floristic composition and

- diversity in terra firme forest under water stress in the Amazon. *Cernea* 26, 403–413. DOI: 10.1590/01047760202026042730
- Gonzatti, F.; & Windisch, P.G. (2018). Flora do Espírito Santo: Hymenophyllum (Hymenophyllaceae). *Rodriguésia* 69, 611-629. DOI: 10.1590/2175-7860201869225.
- Góes-Neto, L.A.A.; Maciel, S.; Pietrobom, M.R.; & Valdespino, I.A. Licófitas (Lycopodiophyta) do Corredor de Biodiversidade do Norte do Pará, Brasil. (2015). *Rodriguésia* 66, 229-244. DOI: 10.1590/2175-7860201566114.
- Hubbell S.P. (2001). The unified neutral theory of biodiversity and biogeography, Princeton: Princeton University Press, 396 p.
- Jones, M.M., Tuomisto, H., Clark, D.B., & Olivas, P. (2006). Effects of mesoscale environmental heterogeneity and dispersal limitation on floristic variation in rain forest ferns. *Journal of Tropical Ecology* 94, 181-195.
- Lehtonen, S., Jones, M.M., Zuquim, G., Prado, J., & Tuomisto, H. (2015). Phylogenetic relatedness within Neotropical fern communities increases with soil fertility. *Global Ecology and Biogeography* 24, 1-11.
- Lima, L.V.; Souza, F.S.; Viveros, R.S.; Arruda, A.J.; Salino, A. (2019). Contribuições para a flora de samambaias da Serra dos Carajás, Pará, Brasil. *Rodriguésia* 70: e00932018. DOI: rg/10.1590/2175-7860201970066.
- Menezes, E.A.; & Labiak, P.H. (2020). Sinopse de Licófitas e Samambaias do Parque Nacional da Amazônia, Pará, Brasil. *Rodriguésia* 71: e02032018. DOI: rg/10.1590/2175-7860202071090.
- Miranda, C.; Ilkiu-Borges, A.L.; & Maciel, S. (2015). Avenças (*Adiantum* L. - Pteridaceae) do município de Acará, Pará, Brasil. *Biota Amazônia* 5, 26-30. DOI: 10.18561/2179-5746/biotaamazonia.v5n2p26-30.
- Moraes, L.A.; Fernandes, R.S.; Silva, D.L.S.; Almeida Junior, E.B.; & Santos Filho, F.S. (2024). Samambaias e Licófitas do Maranhão: atualização das pesquisas científicas, diversidade, estado de conservação e perspectivas futuras. *Revista Brasileira de Geografia Física* 17, 3467-3489. DOI: 10.26848/rbgf.v17.5.p3467-3489.
- Nascimento, G.O.; Pereira, J.A.A.; Barros, D.A.; Silva, R.A.; Ferreira, J.B.; Moraes, R.P.; & Borges, L.A.C. (2019). Distribuição espacial de espécies vegetais no topsoil: implicações na recuperação de áreas mineradas. *Nativa* 7, 540-546. DOI: 10.31413/nativa.v7i5.6937.
- Paciência, M.L.B., & Prado, J. (2005). Distribuição espacial da assembleia de pteridófitas em uma paisagem fragmentada de Mata Atlântica no sul da Bahia, Brasil. *Hoehnea* 32, 103-117.
- Page, C.N. (2002). Ecological strategies in fern evolution: a neopteridological overview. *Review of Palaeobotany and Palynology* 119, 1-33.
- Pallos, J.; Góes-Neto, L.A.A.; & Salino, A. (2017). Flora das cangas da Serra dos Carajás, Pará, Brasil: Hymenophyllaceae. *Rodriguésia* 68, 847-852. DOI: 10.1590/2175-7860201768312.
- Ponce, M., Mehlreter, K., & De La Sota, E.R. (2002). Análisis biogeográfico de la diversidad pteridofítica en Argentina y Chile continental. *Revista chilena de Historia Natural* 75, 703-717.
- Said, A.H.; Hennequin, S.; Rouhan, G.; & Dubuisson, J.Y. (2017). Disentangling the diversity and taxonomy of Hymenophyllaceae (Hymenophyllales, Polypodiidae) in the Comoros. *European Journal of Taxonomy* 313, 1-53. DOI: 10.5852/ejt.2017.313.
- Santos Neto, C.A.L., Ferreira, L.V.F., Costa Neto, S.V., & Jardim, M.A.G. (2023). Florística e estrutura da comunidade arbórea na floresta de terra firme da FLONA de Caxiuanã, Pará, Brasil. *Revista Brasileira de Geografia Física* 16, 001-035. DOI: 10.26848/rbgf.v16.1.p001-035.
- Smith, A.R., Prayer, K.M., Shuettelpelz, E., Korall, P., Schneider, H. & Wolf, P.G. (2008). Fern Classification. In: Ranker TA and Haufler CH. *The Biology and Evolution of Ferns and Lycophytes*. Cambridge: Cambridge University Press, p. 417-467.
- Travassos, C.C., Jardim, M.A.G., & Maciel, S. (2014). Florística e ecologia de samambaias e licófitas como indicadores de conservação ambiental. *Biota Amazônia* 4, 40-44.
- Tuomisto, H., Zuquim, G., & Cárdenas, G. (2014). Species richness and diversity along edaphic and climatic gradients in Amazonia. *Ecography* 37, 1034-1046.
- Tuomisto, H., Ruokolainen, K., & Yli-Halla, M. (2003). Dispersal, environmental, and floristic variation of Western Amazonian forests. *Science* 299, 241-244.
- Tuomisto, H., Ruokolainen, K., Poulsen, A.D., Moran, R.C., Quintana, C., Canãs, G., & Celi, J. (2002). Distribution and diversity of pteridophytes and Melastomataceae along edaphic gradients in Yasuní national park, Ecuadorian amazonia. *Biotropica* 34, 516-533.
- Tuomisto, H., Poulsen, A.D., & Moran, R.C. (1998). Edaphic distribution of some species of the fern genus *Adiantum* in western Amazonia. *Biotropica* 30, 392-399.

- Tuomisto, H., & Poulsen, A.D. (1996). Influence of edaphic specialization on pteridophyte distribution in neotropical rain forest. *Journal of Biogeography* 23, 283-293.
- Tuomisto, H., & Ruokolainen, K. (1993). Distribution of Pteridophyta and Melastomataceae along an edaphic gradient in an Amazonian rain forest. *Journal of Vegetation Science* 4, 25-34.
- Zar, J.H. (2010). *Biostatistical Analysis*, 5 nd ed., New Jarsey: Prentice-Hall, Englewoods Cliffs, p. 484-500.
- Zuquim, G., Costa, F.R.C., & Prado, J. (2007). Fatores que determinam a distribuição de espécies de pteridófitas da Amazônia Central. *Revista Brasileira de Biociências* 5,360-362.
- Zuquim, G., Tuomisto, H., Jones, M.M., Prado, J., Figueiredo, F.O.G., Moulatlet, G.M., Costa, F.R.C., Quesada, C.A., & Emilio, T. (2014). Predicting environmental gradients with fern species composition in Brazilian Amazonia. *Journal of Vegetation Science* 8,1-13.