

Universidade Federal de Pernambuco

Centro de Biociências

Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal

MARIA FABÍOLA GOMES DA SILVA DE BARROS

**REGENERAÇÃO NATURAL DA CAATINGA APÓS AGRICULTURA:
MUDANÇAS NAS DIVERSIDADES TAXONÔMICA, FUNCIONAL E
FILOGENÉTICA NAS ASSEMBLEIAS DE PLANTAS**

Recife

2018

MARIA FABÍOLA GOMES DA SILVA DE BARROS

**REGENERAÇÃO NATURAL DA CAATINGA APÓS AGRICULTURA:
MUDANÇAS NAS DIVERSIDADES TAXONÔMICA, FUNCIONAL E
FILOGENÉTICA NAS ASSEMBLEIAS DE PLANTAS**

Tese de Doutorado apresentanda ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Área de Concentração: Ecologia Vegetal, da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para a obtenção do título de Doutora em Biologia Vegetal.

Orientador: Marcelo Tabarelli

Co-orientador: Marcus Cianciaruso

Recife

2018

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP) de acordo com ISBD

Barros, Maria Fabíola Gomes da Silva de

Regeneração natural da caatinga após agricultura: mudanças nas diversidades taxonômica, funcional e filogenética nas assembleias de plantas/ Maria Fabíola Gomes da Silva de Barros- 2018.

139 folhas: il, fig., tab.

Orientador: Marcelo Tabarelli

Coorientador: Marcus Cianciaruso

Tese (doutorado) – Universidade Federal de Pernambuco. Centro de Biociências. Biologia Vegetal. Recife, 2018.

Inclui referências

1. Comunidades vegetais 2. Solo - uso 3. Análise cladística I. Tabarelli, Marcelo (orient.) II. Cianciaruso, Marcus (coorient.) III. título

581.782

CDD (22.ed.)

UFPE/CB-2018-193

Elaborado por Elaine C. Barroso CRB4/1728

MARIA FABÍOLA GOMES DA SILVA DE BARROS

**REGENERAÇÃO NATURAL DA CAATINGA APÓS AGRICULTURA:
MUDANÇAS NAS DIVERSIDADES TAXONÔMICA, FUNCIONAL E
FILOGENÉTICA NAS ASSEMBLEIAS DE PLANTAS**

Tese de Doutorado apresentanda ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Área de Concentração: Ecologia Vegetal, da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para a obtenção do título de Doutora em Biologia Vegetal.

Apeovada em: 28/02/2018

COMISSÃO EXAMINADORA

Dr. Marcelo Tabarelli (**Orientador** – Universidade Federal de Pernambuco)

Dr. Rainer Wirth (**Titular Externo** - University of Kaiserslautern)

Dr. André Santos (**Titular Externo** - Universidade Federal de Pernambuco/CAV)

Dra. Ariadna Lopes (**Titular Interno** - Universidade Federal de Pernambuco)

Dra. Inara Leal (**Titular Interno** - Universidade Federal de Pernambuco)

Dr. Thiago Gonçalves (**Suplente Externo** - Universidade Federal Rural de Pernambuco)

Dr. Bráulio Santos (**Suplente Interno** - Universidade Federal de Pernambuco)

AGRADECIMENTOS

Que sensação boa parar para escrever os agradecimentos e reconhecer tantos motivos e pessoas para dizer “Muito Obrigada”. A sensação boa vem acompanhada de um filminho passando na minha cabeça, que começou lá em 2007, quando eu estava entrando na universidade e está se encerrando agora, um pouco mais de 10 anos depois.

Quero muito agradecer a minha família. Agradecer por todo o suporte, conselhos e compreensão pela minha ausência física. Agradeço em especial a minha mãe Adeilda, minha irmã Sabrina e minha vó Bia que sempre (falo sempre!) me disseram: - *Sim Fabíola, nós te apoiamos. O que você decidir, a gente estará aqui.* Vocês não têm ideia da importância de ter ouvido isso todas às vezes, de como o apoio me impulsionou e me impulsiona. A minha segunda família, Vítor, Glauce, Clara, Henrique, Sil e Felipe, que me dão carinho, deliciosos momentos de boa música, conselhos e abrigo.

Aos amigos de longa data, que a UFPE-CAV me trouxe: Jarci, Cléo, Paloma, Rafael César, Ilka, Bebel, Rafael Corrêa, Felipe, Eliseu, Arthur e Karlinha. Muito obrigada por tudo ao longo destes 10 anos. Eu amo muito vocês e amo nossa história juntos. A gratidão a UFPE-CAV também envolve meus professores, responsáveis pela minha formação e estimuladores das minhas escolhas, e meus orientadores, Augusto Santiago e Gilmar Farias. Augusto e Gilmar são responsáveis pelas minhas primeiras paixões científicas, pteridófitas e educação/ensino.

Aos amigos/amores que o PPGBV me deu: Lu, G, Joel, James, Tiago, Wagner, Wanessa, Marcela, Caio, Leila, Pedro Sena, Pedro Elias, Elâine, Xavi e Marccus. Obrigada por toda a ajuda, todos os momentos de troca, acolhimento e crescimento.

Aos amigos do Laboratório de Ecologia Vegetal Aplicada: Davi, Diego, Carol, Tati, Janete, Jake, Alice, Madson, Bianca, Dani, Paty e Arthur.

Grata a todos aqueles que me propiciaram uma inesquecível experiência em Kaiserslautern. O ganho pessoal e profissional é incalculável. Andrea Brunner (e sua família linda), Patrick, Lucia, Michelle, Akylai, Maria, Lena, Anika, Denis, Andrea Angulo, Michael, Rainer, Natalie e Burkhard. Que saudade! Vielen Dank.

Muito obrigada por toda a ajuda que eu recebi na mensuração dos atributos funcionais foliares. Eu não daria conta das mais de 5000 folhas sozinha (sem falar nas

madeiras!). Entre 20 ou 50 folhas que um de vocês ajudava a pesar, fotografar ou medir, era (é) uma avalanche de gratidão dentro de mim. Ana Cristiana, Carol Cantarelli, Carol Locatelli, Tati, Cauê, Vítor, Arthur Domingos, Paloma e Tamirys, muito obrigada. Até hoje guardo as folhas cordiformes (♥) em uma pasta separada no meu computador.

Grata por toda ajuda que eu recebi em campo, durante a montagem das parcelas e inventário florístico. Alexandre, Livia, Cauê, Gabi, Arthur, Tati, Júlia e Genivaldo, muito, muito obrigada. Também aos moradores do Parque Nacional do Catimbau, exemplos de fé, força, coragem, acolhimento e generosidade.

Gostaria também de agradecer ao meu orientador Marcelo Tabarelli. Saiba que a inspiração, motivação e brilho no olhar que você tanto descreve e tenta desenvolver nos seus alunos, só é possível sentir e viver porque conseguimos enxergar tudo isso em você. Acredito muito que para encantar as pessoas é preciso estar encantado. E, como você é encantado pelo que você faz, não fica difícil encantar aqueles que estão ao teu redor. Muito obrigada por todas as oportunidades que você me fez enxergar, por todas as horas de discussão e filosofia, sobre ciência, cultura e vida, pelo acolhimento, paciência e comprometimento. Amadureci muito durante os seis anos em que fui sua aluna e tenho certeza que irei amadurecer ainda mais sendo sua parceira. Você é sem dúvidas, uma fonte de motivação e exemplo a ser seguido.

Ao meu co-orientador Marcus Cianciaruso, que tive a sorte de conhecer pessoalmente indo cursar uma disciplina na UFG, por aceitar meu convite para desvendar o mundo funcional e filogenético na Caatinga, pela disponibilidade e confiança.

À Universidade Federal de Pernambuco (UFPE) e o Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal (PPGBV). Aos funcionários do PPGBV: Hildebrando, Soraya, Felipe e Elaine. Grata por todos os problemas que vocês resolveram para mim.

Obrigada à Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia de Pernambuco (FACEPE) e Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelas bolsas de estudo que eu recebi.

Aos membros da minha Banca de Qualificação, Thiago Gonçalves, Ariadna Lopes e Mauro Guida, e Banca de Defesa, Rainer Wirth, André Santos, Ariadna Lopes e Inara Leal, pela disponibilidade, interesse, leitura crítica e importantes sugestões (já

dadas e que ainda darão) para a melhor construção da minha tese. Escolhi vocês porque são profissionais que eu tenho grande admiração, como professores e pesquisadores.

Cheguei ao fim de mais uma etapa... mais cientista, mais bióloga, mais botânica, mais ecóloga, mais madura, mais responsável, mais ambiciosa, mais feliz e com a sensação de missão cumprida.

Mais uma vez, muito, muito obrigada.

Deus disse: Vou ajeitar a você um dom:

Vou pertencer você para uma árvore.

E pertenceu-me.

Escuto o perfume dos rios.

Sei que a voz das águas tem sotaque azul.

Sei botar cílio nos silêncios.

Para encontrar o azul eu uso pássaros.

Só não desejo cair em sensatez.

Não quero a boa razão das coisas.

Quero o feitiço das palavras.

Deus disse (Manoel de Barros – 1916)

RESUMO

A conversão acelerada das florestas tropicais em paisagens antrópicas reacendeu o interesse pelo tema da regeneração ou sucessão secundária, tanto do ponto vista teórico quanto do ponto de vista das questões relativas à conservação da diversidade biológica, prestação de serviços ambientais e qualidade de vida das populações humanas. Neste estudo nós examinamos a regeneração da floresta da Caatinga após agricultura de corte-e-queima. Especificamente, analisamos as mudanças nas assembleias de plantas lenhosas dos pontos de vista taxonômico, funcional e filogenético. Atributos das assembleias foram examinados em relação ao tempo de abandono das roças, biomassa vegetal acima do solo, fertilidade do solo e perturbação antrópica crônica, pois a hipótese central do estudo previa mudanças direcionais nas assembleias em função da ação de filtros ambientais e competição. O estudo foi baseado em uma cronosequência de regeneração (4-70 anos), incluindo trechos de floresta madura, estabelecida no Parque Nacional do Catimbau (Pernambuco-Brasil). As assembleias de plantas apresentaram uma grande variação nos atributos, sendo que para a maioria deles não houve diferença entre a floresta em regeneração e a floresta madura. Além disso, as variações taxonômicas, funcionais e filogenéticas não se correlacionaram com o tempo de abandono, biomassa da vegetação acima do solo, fertilidade do solo ou perturbação antrópica crônica. Muitos atributos, particularmente os relativo à diversidade, apresentaram valores dentro do esperado pelo acaso. Finalmente, observou-se a co-existência de espécies com estratégias funcionais distintas no que se refere a utilização de recursos como água e nutrientes. Nossos achados refutam a hipótese de que a regeneração na Caatinga segue um modelo com mudanças direcionais nas assembleias em resposta a ação de filtros ambientais ou competição. Ao contrário, as assembleias de plantas na regeneração da Caatinga parecem ser compostas por espécies que conseguiram “vencer” as etapas da dispersão de sementes ou estabelecimento via rebrota e apresentam capacidade de ajuste as variações ambientais e perturbações antrópicas impostas à floresta em regeneração. Isto implica em modelos de sucessão baseados em processos aleatórios, ao contrário do que é comumente aceito para as florestas tropicais. As implicações de nossos achados do ponto de vista aplicado merecem considerações, devido à intensa dinâmica de uso do solo na Caatinga.

Palavras-chave: Atributos funcionais. Florestas secas. Sinal filogenético. Sucessão secundária. Uso do solo.

ABSTRACT

The accelerated conversion of tropical forests into anthropogenic landscapes rekindled the interest in the theme of regeneration or secondary succession, both from the theoretical point of view, the issues related to the conservation of biological diversity, provision of environmental services and quality of life of human populations. Here we examined the regeneration of the Caatinga forest after slash-and-burn agriculture. Specifically, we analyse changes in the woody assemblages from the taxonomic, functional and phylogenetic points of view. Assemblage attributes were examined in relation to the age fallow period of the plantations, aboveground biomass, soil fertility and chronic anthropogenic disturbance, since the central hypothesis of the study predicted directional changes in the assemblages due to the action of environmental filters and competition. The study was based on a chronosequence of regeneration (4-70 years), including plots of mature forest, established in the Catimbau National Park (Pernambuco-Brazil). The assemblages of plants presented a huge variation in the attributes, and for most of them, there were no differences between the regenerating forest and the mature forest. In addition, the taxonomic, functional and phylogenetic variations did not correlate with the age fallow period, aboveground biomass, soil fertility or chronic anthropogenic disturbance. Many attributes, particularly those related to diversity, presented values within the expected by chance. Finally, we observed the co-existence of species with different functional strategies regarding the use of resources such as water and nutrients. Our findings refute the hypothesis that regeneration in the Caatinga follows a model with directional changes in the assemblages in response to the action of environmental filters or competition. In contrast, plant assemblages in the Caatinga regeneration appear to be composed of species that have succeeded in "overcoming" the stages of seed dispersal or establishment via regrowth and are capable of adjusting the environmental variations and anthropogenic disturbances imposed on the regenerating forest. This implies succession models based by chances, contrary to what is commonly accepted for tropical forests. The implications of our findings from the applied point of view merit consideration, due to the intense dynamics of land use in the Caatinga.

Key words: Dry forests. Functional traits. Land use. Phylogenetic signal. Secondary succession.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO.....	11
2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA.....	13
2.1 ESTRUTURAÇÃO DE COMUNIDADES VEGETAIS.....	13
2.2 REORGANIZAÇÃO DE COMUNIDADES VEGETAIS.....	15
2.3 MEDIDAS DE DIVERSIDADE BIOLÓGICA.....	18
2.3.1 Medidas tradicionais de diversidade – Taxonômica.....	18
2.3.2 Medidas de Biodiversidade.....	21
2.3.2.1Diversidade Funcional: História e Aplicabilidade.....	21
2.3.4 Diversidade Funcional.....	24
2.3.4.1 Diversidade Filogenética: História e Aplicabilidade.....	27
2.3.6 Diversidade Filogenética.....	28
2.4 FLORESTAS TROPICAIS SECAS - CAATINGA - REGENERAÇÃO NATURAL.....	30
2.5 CONSIDERAÇÕES SOBRE A REVISÃO DE LITERATURA E ESTUDOS EM ÁREAS DE FLORESTAS SECAS, CAATINGA E EM PROCESSO DE REGENERAÇÃO NATURAL.....	34
4 ASSINATURA FUNCIONAL DAS ASSEMBLEIAS DE PLANTAS LENHOSAS DURANTE A REGENERAÇÃO DE UMA FLORESTA SECA NO NORDESTE DO BRASIL: A CONVIVÊNCIA DOS DIFERENTES.....	36
5 SUCESSÃO E PERTURBAÇÕES ANTRÓPICAS CRÔNICAS COMO PROMOTORAS DE ELEVADA SIMILARIDADE NOS PADRÕES TAXONÔMICOS E FILOGENÉTICOS DAS ASSEMBLEIAS DE PLANTAS LENHOSAS NA CAATINGA.....	83
6 CONCLUSÃO.....	126
REFERÊNCIAS.....	127
ANEXO A - NORMAS PARA SUBMISSÃO DOS ARTIGOS NOS PERIÓDICOS DESEJADOS.....	139

1 INTRODUÇÃO

As populações humanas estão transformando as florestas tropicais em paisagens antrópicas, onde florestas maduras estão dando lugar a diferentes formas de uso do solo, como a agricultura e a pecuária. De forma geral, uma parte destas áreas desmatadas tende a ser abandonada, permitindo a regeneração da floresta. Vale ressaltar aqui que a extensão de florestas tropicais secundárias já representa grande parte da cobertura florestal global, com expectativa de aumento dessa importância à medida que as populações humanas alcançam as últimas grandes áreas de floresta tropical madura (e.g. floresta Amazônica e floresta do Congo) e muitas populações rurais migram para áreas urbanas em busca de melhores condições de vida (i.e. transição florestal). Muitas das paisagens antrópicas constituem, na verdade, mosaicos compostos por florestas secundárias e sítios devotados às atividades agropecuárias.

Se for verdade que cabe às paisagens antrópicas a função de conservar a biodiversidade, prover serviços ecossistêmicos e permitir que populações humanas obtenham qualidade de vida dentro de modelos sustentáveis, entender como ocorre a recuperação da vegetação após perturbações antrópicas representa um importante desafio no contexto da sustentabilidade, além de constituir um tópico clássico da ecologia tropical desde os estudos pioneiros dos franceses na África. Esse desafio é particularmente importante nas florestas secas, como a Caatinga, porque (1) grande parte do conhecimento sobre regeneração ou sucessão secundária foi obtido em florestas tropicais úmidas, (2) populações humanas dependentes de produtos florestais mantêm intensas atividades extrativistas nas florestas em regeneração (i.e. perturbação antrópica crônica e aguda), (3) mudanças nos regimes de precipitação podem, em conjunto com as perturbações locais, alterar o processo de regeneração da floresta, com consequências pouco conhecidas e (4) as florestas secas são importantes do ponto de vista social, econômico e como repositório global de biodiversidade. De fato, as florestas secas têm ganhado relevância, tanto como laboratório teórico como um componente chave do mundo tropical no contexto da sustentabilidade, como demonstra o número crescente de revisões e sínteses sendo publicadas.

Buscando entender melhor o que acontece com as florestas tropicais secas após agricultura de corte-e-queima, particularmente no que se refere às comunidades de plantas lenhosas, esta tese avaliou como ocorre a regeneração da vegetação da floresta seca em uma paisagem antrópica. Especificamente, foram avaliados os componentes taxonômicos, funcionais e filogenéticos das assembleias de plantas lenhosas e, suas relações com as

potenciais forças organizadoras do processo de regeneração natural, como os fatores edáficos e a perturbação antrópica crônica. As abordagens funcional e filogenética têm recebido cada vez mais destaque na ecologia de comunidades por elucidar processos atuantes na formação das assembleias; informações que historicamente têm sido investigadas apenas com abordagens taxonômicas. Embora sejam abordagens passivas de críticas, a abordagem funcional e filogenética têm possibilitado inferências mais robustas, com números maiores de evidências e melhorias quanto ao poder preditivo das hipóteses e modelos utilizados nos estudos sobre coexistência de espécies e organização das comunidades.

Esta tese é dividida em duas partes. A primeira parte é a Fundamentação Teórica, a qual oferece sínteses sobre tópicos que estão, de alguma forma, conectados com o tema central da regeneração ou sucessão secundária, como as teorias associadas à organização e/ou estruturação de comunidades biológicas. A segunda parte é dividida em dois capítulos. No primeiro capítulo nós abordamos mudanças na composição e diversidade funcional ao longo da regeneração, bem como a ocorrência e intensidade de diferentes processos de nicho, em função do tempo de regeneração natural e de variáveis edáficas. No segundo capítulo, nós buscamos entender como a perturbação antrópica crônica, além do tempo de regeneração, influencia na organização taxonômica e filogenética das assembleias de plantas lenhosas ao longo da regeneração. Os padrões de regeneração documentados (i.e. mudanças ao longo do tempo) e as potenciais forças organizadoras são discutidos à luz dos principais “modelos” de sucessão apresentados para as florestas tropicais, com ênfase nas florestas secas. A ênfase em modelos de sucessão (i.e. determinísticos vs. aleatórios) aqui aplicada tem uma importância teórica, mas também prática, pois os modelos têm consequências distintas para padrões de resiliência e consequentemente para o papel que florestas secundárias podem ter como reservatórios de biodiversidade e provedoras de serviços fundamentais para a sustentabilidade em tempos de mudanças globais. Esta tese, de fato, questiona a crença de que a sucessão seral é o mecanismo de regeneração dominante.

2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

2.1 ESTRUTURAÇÃO DE COMUNIDADES VEGETAIS

A motivação por trás dos estudos desenvolvidos no campo da ecologia permanece em buscar conhecer os processos responsáveis pelos padrões detectados na natureza; de organismos a ecossistema. O interesse em torno do tema “Regras de Montagem de Comunidades” não é atual e ao mesmo tempo está bem distante de se esgotar. Isso porque as comunidades são dinâmicas e continuamente se reorganizam em diferentes escalas de tempo e espaço (Cavender-Bares et al. 2009), como é o caso da regeneração ou sucessão secundária (Arroyo-Rodriguez et al. 2017). Toda a discussão sobre o tema começou quando Jared Diamond (1975) assumiu que as comunidades de aves na Nova Guiné eram formadas por espécies vencedoras ou boas competidoras; i.e. competição estruturando as comunidades ou assembleias. Isso porque Diamond havia notado que na presença de uma determinada espécie, outra não ocorria e não existiam barreiras físicas impedindo o deslocamento das espécies ou restrições climáticas. No entanto, Diamond (1975) recebeu inúmeras críticas, principalmente por não ter levado em conta a abordagem dos modelos nulos nas suas análises, os quais poderiam demonstrar que o padrão de restrição observado pudesse ser mero produto do acaso (Connor & Simberloff 1979). A partir de então, vários estudos passaram a testar, com diversos organismos e em diferentes sistemas, as “Regras de Montagem de Comunidades” ou processo de assembleiamento com a inclusão do acaso ou de processos aleatórios como forças organizadoras (Weiher & Keddy 1995, Götzenberger et al. 2012, Hillerislambers et al. 2012).

Diante disso, o que inicialmente foi aceito, de que a estrutura das comunidades na escala local era o resultado de interações bióticas, foi revisado. Passou a ser aceito que as interações bióticas representam apenas uma dimensão ou força dentre os possíveis processos atuantes na montagem das comunidades biológicas e na definição de sua estrutura taxonômica, funcional e filogenética (Keddy 1992). Interessantemente, o primeiro modelo nulo usado foi no contexto de parentesco e co-ocorrência, onde o pesquisador quantificou a razão entre o número de gêneros e o número de espécies por comunidade. A menor razão indicava um menor grau de parentesco e maior diversidade filogenética e a maior razão indicava maior grau de parentesco e menor diversidade filogenética; embora na época não se usasse a expressão diversidade filogenética (Jarvinen 1982).

Os processos que atuam na montagem ou na organização das comunidades biológicas podem variar, espacialmente ou temporalmente (Cavender-Bares et al. 2009). Em escalas espaciais reduzidas (i.e. escala local), os fatores relacionados às interações entre as espécies

são apontados como os fatores mais importantes (e.g. competição, parasitismo ou perturbações). Em escalas maiores (i.e. escala de paisagem), os processos relacionados aos filtros ambientais (fatores abióticos) são ditos como mais influentes. E, em escalas ainda maiores (i.e. escala regional/continental), os fatores relacionados aos processos biogeográficos (e.g. extinção, especiação, migrações) são mais importantes, pois definem o “banco” regional de espécies a partir dos quais as assembleias locais serão formadas (Cavander-Bares et al. 2009). Desta forma, determinar a importância relativa de cada um desses processos vai depender da precisa delimitação da escala espacial e temporal de estudo (Weiher et al. 2011), assim como do conhecimento sobre o seu organismo em foco. Como em outros tópicos da ecologia, a dimensão espaço/temporal dos processos envolve debates. De um lado a afirmação de que os processos ecológicos são dinâmicos e ocorrem de forma contínua (Ricklefs 2008) e do outro, a afirmação da existência das escalas delimitando a atuação dos processos ecológicos (Brooker et al. 2009).

Dois processos/forças vêm sendo, frequentemente, apontados como responsáveis pela estruturação das assembleias biológicas: filtro ambiental (que leva a uma convergência de atributos funcionais) e similaridade limitante associada à competição; esta causa a divergência de atributos funcionais no nível de comunidade (Keddy 1992). A filtragem ambiental assume que as espécies que compõem uma comunidade são similares quanto à resposta às condições ambientais e aos requerimentos ambientais. Um exemplo para ilustrar essa abordagem é: vamos pensar em um conjunto regional de espécies de aranhas vivendo em uma floresta, a qual apresenta diferentes níveis de cobertura vegetal que variam de acordo com as atividades agrícolas. Nesse conjunto de espécies, temos aranhas com diferentes características: grandes e pequenas e com cor clara e escura. Após análise de ocorrência dessas características, notamos que as aranhas pequenas e de cor clara só eram encontradas nas áreas com menor cobertura vegetal. E, as aranhas grandes e de cor escura só eram encontradas nas áreas com maior cobertura vegetal. Logo, podemos dizer que a cobertura vegetal seleciona as espécies de aranhas com as características que toleram as condições do ambiente. As aranhas menores e mais claras são aquelas que apresentam maior mobilidade e são menos atrativas visualmente, ou seja, são favorecidas no ambiente com menor cobertura vegetal.

Do outro lado, a similaridade limitante assume que para as espécies coexistirem elas devem apresentar características distintas entre si, pois características similares gerariam sobreposição de nicho e, assim, a possibilidade de exclusão competitiva (Violle & Jiang 2009). Por exemplo: vamos imaginar que duas espécies de gafanhoto com tamanhos corpóreos e requerimentos ecológicos semelhantes começam a viver no mesmo habitat.

Quando os recursos alimentares começarem a se tornar limitantes, as duas espécies de gafanhoto irão começar a competir pelo recurso alimentar. Como consequência, uma das espécies de gafanhoto será extinta localmente. Outro possível resultado seria a diferenciação de nichos, que corresponde à seleção dos indivíduos com diferentes tamanhos corpóreos, gerados pela plasticidade fenotípica da espécie (para mais informações ler Armstrong & McGehee 1980).

Padrões aleatórios também podem ser observados como forças atuantes sobre a montagem de comunidades. Destaca-se a Teoria Neutra Unificada da Biodiversidade e Biogeografia, formulada por Hubbell (2001). Segundo essa teoria, as espécies são ecologicamente similares quanto à capacidade de dispersão, extinção e especiação. Logo, todas as espécies presentes no conjunto regional têm, em teoria, a mesma probabilidade de colonizar qualquer comunidade, independente da sobreposição de nicho. Além disso, padrões aleatórios também podem ser observados quando há atuação conjunta e balanceada dos processos de filtragem ambiental e competição (Kembel & Hubbell 2006).

Além dessas forças estruturadoras de comunidades biológicas, Soliveres et al. (2012) sugeriram um modelo em que a interação positiva entre as espécies é incluída como uma das regras de montagem. Essa interação positiva é chamada Facilitação e corresponde ao processo em que uma espécie se estabelece em um determinado local, alterando as condições ambientais do mesmo, de forma a permitir que outra espécie se estabeleça (Ricklefs 2008). Na verdade tem sido proposto que em ambientes de elevado estresse, a facilitação é a força mais importante para a organização de comunidades (Valiente-Banuet & Verdú 2007, McIntire & Fajardo 2014). Um exemplo para esse processo ambiental de facilitação seria o de uma *espécie de planta pioneira/heliófila* criar um ambiente microclimaticamente favorável para uma *espécie de planta tardia/tolerante à sombra*, a qual exige condições ambientais mais amenas para seu estabelecimento e persistência.

2.2 REORGANIZAÇÃO DE COMUNIDADES VEGETAIS

As atividades humanas, como a pecuária e a agricultura, continuam a converter paisagens dominadas por florestas maduras em paisagens antrópicas ou fragmentadas (Tabarelli et al. 2010). Tal conversão rompe a continuidade estrutural das florestas e deixa fragmentos florestais imersos em uma matriz de vegetação aberta (Tabarelli et al. 2010). Como uma consequência da fragmentação, a perda de habitat resulta em perda de diversidade biológica, redução das cadeias alimentares, simplificação das comunidades biológicas, perda

de especializações e instabilidade/redução na provisão dos serviços ecossistêmicos (Lôbo et al. 2011, Melito et al. 2017). Quando áreas agrícolas são abandonadas, por redução nos níveis de produtividade, por exemplo, inicia-se o processo de regeneração natural, sucessão secundária ou reorganização da comunidade biológica ao longo do tempo (Chazdon 2012). Todavia, o processo de regeneração pode ser alterado se a floresta em regeneração for submetida a perturbações antrópicas frequentes, como a exploração de produtos florestais. É o que podemos chamar de perturbação antrópica crônica; i.e. a remoção frequente de pequenas frações da biomassa da vegetação (Singh 1998). Caso a perturbação antrópica crônica ocorra de forma frequente e intensa, pode acarretar em sucessão travada ou *arrested succession* (Putz & Canham 1992, Sarmiento 1997), entre tantas outras possibilidades.

Nas florestas tropicais, uma consequência comum das perturbações antrópicas, sejam elas crônicas ou agudas, é a extinção local de espécies (Singh 1998). Todavia, a perda de espécies em si não é capaz de informar todas as transformações causadas na estrutura da comunidade e no funcionamento do ecossistema em resposta as perturbações. Por exemplo, vamos imaginar que uma floresta foi queimada para a implantação de um cultivo agrícola. Após anos de uso da terra e exaustão dos nutrientes do solo, a mesma foi abandonada e a área passa ser colonizada por espécies vegetais (i.e. sucessão secundária). Mas o que sabemos sobre essas espécies que estão surgindo com base em suas entidades taxonômicas? Por que elas têm condições de ocupar essa área degradada? Qual é o grau de parentesco entre essas espécies colonizadoras? Qual é a função que elas estão desempenhando ou quais efeitos têm no ecossistema? Esses questionamentos valem tanto para as espécies que estão na comunidade em reorganização quanto para aquelas que estavam na comunidade anterior à perturbação. Em resumo, pode ser pouco informativo apenas identificar taxonomicamente as espécies vegetais, quantificar ou conhecer apenas a riqueza taxonômica das comunidades biológicas. É interessante avaliar vários níveis de composição e diversidade, com abordagens complementares aos tradicionais descritores taxonômicos, como por exemplo, a diversidade funcional e a filogenética (Pavoine 2010); pontos que veremos mais adiante.

Os processos que norteiam a estruturação das comunidades vegetais ao longo do processo de regeneração ou sucessão secundária continuam sendo amplamente investigados e debatidos (Derroire et al. 2016, Arroyo-Rodriguez et al. 2017). Existem modelos determinísticos, onde uma trajetória sucessional bem estabelecida é esperada, como a substituição de espécies r-estrategistas por espécies k-estrategistas. Essa substituição direcional não afeta apenas a composição taxonômica, mas, todos os demais atributos das assembleias ao longo do processo de regeneração, incluindo riqueza, diversidade e

composição, as quais se esperam mudanças direcionais (Chazdon 2012). E, modelos estocásticos/aleatórios, onde muitas trajetórias sucessionais são possíveis, a depender da força predominante, como por exemplo a chegada de propágulos. Apesar de muitos estudos tratarem ambos como mutuamente excludentes, alguns estudos abordam os dois modelos como atuando em conjunto na sucessão secundária (Tilman 2004).

Nesse sentido, muitas teorias foram propostas sobre a sucessão ecológica, especialmente no caso da sucessão secundária (Pulsford et al. 2016). Inicialmente Egler (1954), acompanhando o desenvolvimento da vegetação em campos de cultivo abandonados, postulou dois modelos: “Florística de Revezamento” e “Composição Florística Inicial”. No primeiro modelo há substituição direcional de espécies, sendo o ambiente dominado inicialmente por *espécies de plantas pioneiras* e posteriormente por *espécies de plantas tardias*; essas proposições vão ao encontro das descritas inicialmente por Clements (1916) e dão suporte a mudanças direcionais tanto no nível de comunidade como do ecossistema, como classicamente apresentado por Odum (1988). No segundo modelo, todas as espécies que ocorrem durante a sucessão secundária se estabelecem no processo inicial de sucessão, principalmente aquelas já presentes no banco de sementes do solo à época do abandono da área. No primeiro modelo, os filtros ambientais e a competição são as forças predominantes, enquanto no segundo modelo, a limitação de dispersão é a força predominante, pois as espécies têm requerimentos ecológicos similares.

Posteriormente, Connel & Slayter (1977) propuseram que o estresse físico e a competição entre as plantas por recursos são os principais mecanismos que determinam o padrão da sucessão. Nesse contexto, os autores apresentaram três modelos de sucessão. O modelo de “Facilitação” é caracterizado pela ocupação dos espaços abertos por espécies aptas à colonização imediata, envolvendo a composição florística inicial e a substituição de espécies que atuam como modificadoras do ambiente físico. A sucessão é facilitada pelas espécies colonizadoras que transformam o ambiente físico (principalmente solo e microclima) de forma favorável ao recrutamento e ao desenvolvimento de espécies colonizadoras subsequentes. No modelo de “Tolerância”, as espécies colonizadoras iniciais causam transformações no ambiente, mas, com pouco ou nenhum efeito sobre o recrutamento e crescimento das espécies colonizadoras posteriores. Nesse modelo, a sequência de espécies na sucessão é determinada apenas pela história de vida de cada uma, sendo as primeiras espécies colonizadoras de ciclo de vida curto e a de estágios posteriores de crescimento lento. O terceiro modelo chamado de “Inibição” ocorre quando as primeiras espécies colonizadoras são invasoras exóticas, não apresentando a mesma história de vida das espécies nativas,

retardando o processo de sucessão por inibirem a colonização de espécies subsequentes. Diante de tantos processos possíveis, qual modelo nós podemos esperar para uma floresta tropical seca como a Caatinga? Uma substituição gradual de espécies com diferentes estratégias ecológicas, gerando mudanças direcionais nas comunidades vegetais ao longo do tempo? Ou uma mistura de determinismo com estocasticidade ao longo da sucessão ecológica?

É conveniente mencionar aqui que alguns fatores que podem acelerar ou retardar o processo de regeneração florestal ou sucessão. Histórico de uso da área, disponibilidade de água e nutrientes no solo, regime de precipitação, presença de dispersores e polinizadores, banco e chuva de sementes, são alguns exemplos desses fatores ou variáveis que atuam na recuperação da comunidade biológica e informam sobre a direção e taxas de mudanças no sistema; i.e. resiliência (Colón & Lugo 2006). Ou seja, esses processos/fatores podem afetar tanto na trajetória sucessional (i.e. padrão das mudanças) quando na resiliência (i.e. velocidade das mudanças) do ecossistema. Resiliência pode ser definido como a capacidade ou a taxa de recuperação do ecossistema, considerando qualquer um dos seus componentes (Newton & Cantarello 2015).

Postula-se que as florestas secas, após perturbação, são mais eficientes quanto à capacidade de retornar a uma condição inicial (i.e. maior resiliência), quando comparadas às florestas úmidas (Quesada et al. 2009). Isso porque associam maior resiliência a menor complexidade estrutural e taxonômica apresentada pela comunidade, além da elevada capacidade de rebrota de espécies de árvores e arbustos (Vieira & Scariot 2006, Quesada et al. 2009). Entretanto, em termos de crescimento e características de desenvolvimento, as espécies têm crescimento mais lento do que as espécies encontradas nas florestas úmidas, a reprodução da maioria das espécies é sazonal e dependem majoritariamente de animais para a polinização. Logo, existem muitas dúvidas sobre a resiliência das florestas secas e não existem evidências concretas sobre tempo (em termos de idade) e quais os “processos chave” que permitem o retorno à condição de floresta madura (Quesada et al. 2009). Ou seja, a discussão sobre resiliência de florestas tropicais úmidas e secas em paisagens antrópicas é um tema na fronteira do conhecimento e dialoga diretamente com os modelos de sucessão ou padrões de mudanças ao longo do processo de regeneração.

2.3 MEDIDAS DE DIVERSIDADE BIOLÓGICA

2.3.1 Medidas tradicionais de diversidade – Taxonômica

Diversidade taxonômica é um dos atributos mais simples e examinados em estudos ecológicos no nível de comunidade. Dentre as medidas de diversidade taxonômica, riqueza de espécies é a mais antiga, simples e difundida. Ela corresponde ao número de espécies em uma determinada área (Krebs 1999). Diferente de riqueza de espécies, diversidade de espécies corresponde, na maioria das abordagens, ao número de espécies mais a relação de abundância entre elas (Odum 1988). Mas, frequentemente, riqueza e diversidade são tratadas como sinônimos. Tais medidas não levam em conta a natureza ecológica ou funcional da espécie ou qual é a sua contribuição para a organização da comunidade. Logo, uma árvore centenária, com elevada capacidade de estocar carbono, por exemplo, tem a mesma importância (numérica nesse caso) que uma espécie anual, que investe pouco em densidade de madeira.

A maneira como os indivíduos da comunidade se distribuem dentro das espécies corresponde a equabilidade (Odum 1988). Para entendermos melhor sobre o componente equabilidade, vamos imaginar dois fragmentos florestais, ambos com 200 árvores distribuídas em 20 espécies. No primeiro fragmento florestal, vamos supor que cada espécie esteja representada por 20 indivíduos. No segundo fragmento florestal, uma das espécies teria 191 indivíduos e as 19 espécies restantes teriam cada uma um indivíduo. Embora ambos os fragmentos florestais tenham a mesma riqueza de espécies (20), no segundo fragmento florestal temos a impressão de menor diversidade, ou seja, sempre veremos uma mesma espécie e apenas raramente veremos outras espécies. Em resumo, o primeiro fragmento florestal apresenta maior equabilidade que o segundo fragmento florestal.

A diversidade pode ser dividida em três dimensões: alfa, beta e gama, sendo a diferença associada à escala espacial de observação. Diversidade alfa corresponde ao número de espécies em um determinado local ou área (escala local); é a forma mais comum e direta de se medir diversidade de espécies (Peet 1974). Definindo diversidade alfa assim, parece bem simples apenas quantificar o número de espécies. Mas, isso é praticamente impossível em comunidades preservadas, por exemplo. Além disso, as comunidades são entidades abertas, ou seja, mesmo após muitos anos de acompanhamento/estudos em uma determinada área, é possível encontrar novas ocorrências porque muitas espécies entram e saem da comunidade (Melo 2004). Diversidade beta equivale à substituição de espécies entre um local e outro dentro de um recorte espacial definido e, desta forma, representa uma taxa média de substituição de espécies (escala regional). A diversidade gama corresponde ao número de espécies considerando todos os habitats que compõe uma região (escala de paisagem) (Magurran 1988).

Na literatura existem dezenas de índices de diversidade (Magurran 2004). Qual deles usar? Diversos estudos feitos nas últimas três décadas tentaram responder essa pergunta avaliando vários índices com base em variados conjuntos de dados (Wolda 1983, Danilov & Ekelund 1999, Hubálek 2000). A dificuldade em responder essa questão está na infinidade de índices que podem ser criados combinando-se, com pesos diferentes, seus principais componentes. Logo, podemos refazer a pergunta feita anteriormente de outra forma: Qual o melhor peso relativo da riqueza de espécies ou da equabilidade na formação do índice? Alguns autores acham melhor dar mais importância a um dos componentes em detrimento do outro. Com qual(is) critério(s) podemos tomar tal decisão? Até onde sabemos, não existe uma resposta inequívoca a essa pergunta, embora exista uma proposta recente baseada em perfis de diversidade (Mendes et al. 2008).

Embora aparentemente totalmente diferentes, os valores de riqueza de espécies, índice de Shannon (H') e índice de Simpson (índices de diversidade bastante utilizados nos estudos ecológicos) diferem basicamente no peso que é atribuído para as espécies raras. No caso de riqueza de espécies, o peso é máximo: espécies raras possuem o mesmo peso de espécies comuns. No caso do índice de Shannon, o peso é intermediário. No caso do índice de Simpson, o peso para as espécies raras é pequeno. Podemos generalizar esta ideia usando perfis de diversidade, o que citei acima como uma proposta recente, em que se calcula não apenas um, mas vários índices de diversidade, diferindo no peso dado a cada um dos componentes. Uma generalização mais conhecida na literatura ecológica é a Série de Hill (Hill 1973), dada por: $N_a = (p_1^a + p_2^a + p_3^a \dots + p_4^a)^{1/(1-a)}$ onde N_a é o valor do índice de diversidade para o parâmetro a ($a \geq 0$, $a \neq 1$). Quando $a = 0$, N_0 = riqueza de espécies (S). Para confirmar basta substituir a por 0 na fórmula. De maneira semelhante, quando a tende a 1 (e.g. 0,999), $N_1 = \exp(H')$. Quando $a = 2$, N_2 = inverso do Índice de Dominância de Simpson ($1/D$). Seguindo com essa ideia, podemos calcular índices de diversidade para $a = 3, 4, 5$ etc. Entender a contribuição relativa de cada grupo de espécies (i.e. abundantes vs. raras), além de representarem per se atributos da comunidade permitem inferências sobre processos organizadores das comunidades.

Considerando a longa história de uso, é provável que os índices tradicionais de diversidade nunca deixem de ser usados. Entretanto, assim como em qualquer outra etapa da investigação científica, o investigador deve estar atento às vantagens e desvantagens de um determinado método e, então, decidir sobre seu emprego ou não. Utilizar um determinado método pelo simples fato de ele ter sido muito utilizado no passado não é um argumento razoável. Por exemplo, apesar de tradicionais, os atributos taxonômicos assumem um

valor/perfil funcional igual para todas as espécies na comunidade, independentemente de suas características, requerimentos ecológicos e funções (Podgaiski et al. 2011), o que limita o entendimento sobre as forças organizadoras da comunidade.

2.3.2 Medidas de Biodiversidade

2.3.2.1 Diversidade Funcional: História e Aplicabilidade

O sistema de classificar, agrupar ou separar os organismos não é um procedimento recente. Teophrastus já categorizava as plantas baseando-se na altura e na densidade do caule. Darwin associava maior produtividade aos ambientes mais diversos taxonomicamente. Alexander von Humboldt em 1807 classificava as plantas de acordo com as condições ambientais e seu habitat. Raunkiaer (1904) descreveu as estratégias de crescimento das plantas com flores, baseado na posição das gemas em relação ao solo, e como resposta a estação climática mais desfavorável para as plantas (estação fria ou seca). Com o passar do tempo, avanços ferramentais foram emergindo e mais esquemas de classificação foram surgindo; saindo do exclusivamente morfológico (Raunkiaer 1904) e indo em direção ao funcional (Díaz & Cabido 1997) e filogenético (Webb et al. 2002). Acompanhando esse avanço surgiu o protocolo de mensuração das características funcionais, padronizando desde a coleta das amostras até a mensuração em si (Cornelissen et al. 2003).

A abordagem envolvendo a diversidade funcional surgiu como uma forma de conhecer ou quantificar a importância da espécie na comunidade e, consequentemente, sua influência no funcionamento do ecossistema. Ou seja, surgiu da necessidade de responder duas perguntas centrais: 1) Como as espécies respondem as condições ambientais? e 2) Como as espécies influenciam na organização das comunidades e no funcionamento do ecossistema? (Hooper et al. 2005); informações valiosas do ponto de vista teórico, mas, sobre tudo dos aspectos que geram bem-estar humano (Martín-López et al 2007). Adicionalmente, a diversidade funcional começou a ser usada em outros contextos, como: (1) analisar a habilidade competitiva das espécies (Tilman 1997); (2) conhecer as estratégias para evitar e tolerar determinadas condições ambientais (Westoby 1998); (3) conhecer as consequências da perda dos atributos funcionais para a diversidade funcional (Pachey & Gaston 2002) e (4) regras de montagem das comunidades (Kraft et al. 2008).

Alguns dos índices mais usados nos primeiros estudos abordando a diversidade funcional foram os de diversidade dos atributos funcionais (FAD1 e FAD2; Casanoves et al. 2011). Nos últimos anos, novos índices surgiram, como o *Functional Richness* (FRic),

Functional Evenness (FEve), *Functional Divergence* (FDiv) e *Functional Dispersion* (FDis). A síntese da diversidade funcional pode ser alcançada com a obtenção de algumas medidas complementares entre si, como a riqueza funcional (FRic), equabilidade funcional (FEve) e a divergência funcional (FDis) (Mason et al. 2005); com cada uma representando uma informação/dimensão da comunidade. Tais índices são baseados no conceito de espaço funcional, que corresponde ao nicho funcional da espécie, ou seja, seus requerimentos ambientais. A riqueza funcional corresponde ao quanto do espaço funcional é ocupado pela comunidade. A equabilidade funcional corresponde ao quão regular é o espaço funcional ocupado pela comunidade e a divergência funcional corresponde ao quão distante estão às assembleias do centro funcional (Mouchet et al. 2008). Esses índices estão diretamente ligados a Teoria de Nicho (Hutchinson 1957) e podem nos dar aproximações reais dos processos organizadores que ocorrem em uma determinada comunidade ou ecossistema (Díaz et al. 2007). Com o aumento do interesse pelo tema diversidade funcional, surgiu uma avalanche de índices (para mais informações, consultar Mouchet et al. 2010).

É um consenso entre autores que uma elevada diversidade funcional significa que os recursos disponíveis no ambiente estão sendo utilizados da forma mais eficiente ou complementar. Outro fator importante que deve ser considerado nesse tipo de abordagem é a redundância funcional. A mesma corresponde à equivalência funcional das espécies, refletindo características sobre a resiliência do sistema (De Bello et al. 2007). No caso das plantas, existem atributos funcionais que são mais utilizados nos estudos direcionados para composição e/ou diversidade funcional. Aqui eu citarei aqueles que são mais utilizados em estudos em florestas tropicais secas, formação vegetal foco desta tese. Didaticamente, podem ser separados em: (1) atributos foliares, (2) atributos relacionados ao caule e a raiz, (3) atributos reprodutivos e (4) atributos vegetativos, como segue:

1) Os atributos foliares mais utilizados são: área foliar, área específica foliar (i.e. razão entre área da folha e massa seca), conteúdo de massa seca da folha (i.e. razão entre a massa seca da folha e massa saturada) e conteúdo de nitrogênio na folha. Todos esses atributos expressam informações sobre a demanda conflitante entre uma rápida produção de biomassa e a eficiente conservação de recursos como água e nutrientes (Grime et al. 1997). Também podemos citar espessura foliar e suculência foliar, ambos relacionados ao acúmulo de água na folha e o primeiro também a incidência luminosa.

2) Os atributos relacionados ao caule e a raiz são atributos que refletem a eficiência no uso da água ou o efeito do estresse hídrico. Atributos funcionais de caule incluem: a densidade do caule ou gravidade específica do caule, os quais refletem (1) a disponibilidade

de água no solo (Preston et al. 2006) e (2) a produtividade da vegetação acima do solo (Baker et al. 2009). A maior densidade da madeira está associada a vasos de xilema finos e curtos e parede celular espessa, o que resulta em menor capacidade de estocar água (Borchert 1994). Por outro lado, essa característica confere mais resistência ao processo de cavitação (Chave et al. 2009) e é mais encontrada em espécies de plantas em ambientes áridos, onde esse processo associado ao estresse hídrico é uma importante causa de mortalidade entre as plantas lenhosas. A alta densidade da madeira reduz ainda o risco de dano físico contra patógenos e insetos (Swenson & Enquist 2007). Por outro lado, baixa densidade da madeira pode ajudar as plantas no estoque de água para períodos de escassez (Borchert 1994). Também podemos citar como atributos relacionados ao caule e a raiz, a espessura da casca e a capacidade de rebrota dos indivíduos vegetais. Ambos ajudam os indivíduos vegetais a resistir ao fogo ou elevadas temperaturas; principalmente em ambientes que sofrem com a interferência humana. Capacidade de rebrota é de fato um atributo chave na regeneração das florestas secas submetidas a extração de recursos florestais ou agricultura de corte-e-queima (Sampaio et al. 2010).

3) Um elevado número de atributos funcionais reprodutivos pode ser examinado nas florestas tropicais como: número de sementes produzidas, tipo de dispersão, tamanho e massa da semente, tipo de recurso floral, cor da flor, síndrome de polinização e de dispersão de sementes. Considerando que grandes sementes acumulam mais recursos e apresentam vantagens diante de estresse hídrico ou sombreamento elas são predominantes nas florestas tropicais secas (Khurana et al. 2006).

4) Sobre os atributos funcionais vegetativos, esses incluem formas de crescimento dos indivíduos (podem informar sobre a resposta dos indivíduos ao pastoreio por diferentes herbívoros), formas de vida (se o indivíduo possui tecidos perenes, isso ajuda a sobreviver em situações de distúrbios ou perturbação imprevisíveis), altura das plantas (está associada com a habilidade competitiva e fecundidade) (Cornelissen et al. 2003), clonalidade (não depender dos animais para reproduzir), espinescência (defesa mecânica) e flamabilidade (resistência ao fogo) (Saha & Howe 2003, Raheison & Grouzis 2005).

Outros atributos funcionais também podem ser importantes para as florestas tropicais secas, como: profundidade da raiz; proporção parte subterrânea e parte aérea dos indivíduos; conteúdo de nutrientes na folha ou no caule/galhos; potencial osmótico e atividade fotossintética. Porém, para esses atributos funcionais, existem menos informações disponíveis. Isso porque eles são mais difíceis de serem mensurados, principalmente quando o estudo é no nível de comunidade. Eles são o que nós podemos chamar de *hard traits*, ou seja,

atributos caros e/ou difíceis e/ou trabalhosos de serem mensurados/quantificados (sensu Hodgson et al. 1999). A escolha dos atributos para mensurar sempre irá depender da pergunta que você quer responder (i.e. pergunta de estudo ou questão biológica).

Uma síntese do que tem sido documentado nas florestas secas, em comparação com outras formações vegetais, inclui: maior área específica foliar, maior concentração de nitrogênio nas folhas, maior condutividade estomática, maior taxa fotossintética, folhas mais espessas, folhas com maior conteúdo de água e folhas compostas, esta última como uma estratégia para evitar a dissecação, já que o indivíduo pode perder folíolos ou foliólulos ao invés de toda a folha em situações de estresse (Vendramini et al. 2002, Pooter & Markesteijn 2008). Menor massa da folha por área, menor longevidade e menor condutividade hidráulica, além de investimento elevado na construção da folha (Wright et al. 2004). Todas essas características, em teoria, evoluíram em resposta às condições ambientais predominantes, como por exemplo: i) se uma espécie tem uma curta longevidade foliar, ela vai investir em uma elevada condutividade estomática para aperfeiçoar o uso da água ou ii) o investimento em parte subterrânea (raiz) quando comparado a parte aérea da planta, como uma resposta a restrição hídrica.

Caso nós pudéssemos resumir os padrões de diversidade funcional nas florestas tropicais secas em duas explicações, elas seriam contrastantes e seriam assim: (1) A sazonalidade atuando como um filtro ambiental pela imposição de estresse hídrico, exigindo das espécies adaptações à seca (i.e. evitar, tolerar ou resistir), resultando em uma menor diversidade de atributos funcionais. Alternativamente, (2) a sazonalidade permite uma maior variabilidade na utilização dos recursos no espaço e no tempo, resultando em uma maior diversidade funcional (Balvanera et al. 2011). Um maior número de estudos suporta o segundo padrão (Hulshof et al. 2010). Surpreendentemente, existem poucos estudos para as florestas tropicais secas em sua dimensão funcional, quando comparado às florestas úmidas ou temperadas (Chaturvedi et al. 2011, Lebrija-Tejos et al. 2011, Lohbeck et al. 2013).

2.3.4 Diversidade Funcional

Características funcionais são informações individuais (e.g. morfológicas, fenológicas, fisiológicas ou genéticas) que podem ser quantificadas ou categorizadas com o objetivo de conhecer as diferenças ecológicas entre as espécies ou indivíduos ou, são características que respondem ao processo ecossistêmico dominante (Gitay & Noble 1997). Logo, são capazes de descrever as respostas funcionais das plantas às condições ambientais, ao uso dos recursos,

requerimentos ambientais e interações com as outras espécies (Pakeman 2004). Sabendo que o nicho ecológico é a combinação das condições e recursos ambientais que permitem que os indivíduos existam, cresçam e reproduzam, as características funcionais são as características dos indivíduos que refletem suas respostas ao ambiente, fazendo uma ligação com sua atividade e função no ecossistema (Hutchinson 1957). Qualquer característica pode ser eleita como funcional. O pesquisador tem total liberdade para acessar (quantificar ou qualificar) qualquer informação, mas a característica deve conter uma informação ecológica associada ao processo ecológico investigado (McGill et al. 2006). Antes de eleger uma característica/atributo funcional, o investigador sempre deve se perguntar: Por que eu estou medindo isto? Qual o significado biológico/ecológico desta medida? Quais características funcionais eu devo considerar para responder minha questão? Elas podem ser comparadas? Agrupadas?

Em estudos ecológicos é comum encontrar espécies agrupadas em grupos funcionais ou tipos funcionais. Eles representam espécies com atributos similares e, conseqüentemente, se espera que apresentem respostas similares às condições ambientais e tenham efeitos semelhantes sobre o ecossistema (Díaz & Cabido 1997; Hooper et al. 2005). Em concordância com o conceito de grupo funcional, nós podemos encontrar guildas em estudos com animais e vegetais. As guildas representam grupos de organismos que exploram o mesmo tipo de recurso de forma similar (Root 1967). A título de ilustração, a Tabela 1 apresenta alguns atributos e seus significados funcionais.

Tabela 1. Atributos de plantas e animais e seus significados funcionais.

Atributo	Significado funcional
Espessura da folha	Longevidade; Estoque de água e Defesa física
Tamanho da raiz	Obtenção de água
Cor da flor	Visitante floral ou Polinizador
Densidade da madeira	Informações hidráulicas
Espessura da casca	Resistência a incêndios
Tamanho da mandíbula	Maior mandíbula, maior alimento que pode ser carregado
Tamanho da asa	Informações sobre o tipo de voo

Uma das grandes vantagens da abordagem funcional é que se pode transitar entre os diferentes níveis de organização biológica, de população a ecossistema. Isso quer dizer que se

pode fazer inferência sobre (1) o sucesso reprodutivo de um indivíduo, (2) sobre a plasticidade fenotípica dentro de uma espécie (esta abordagem vem sendo reconhecida e testada cada vez mais; para mais informações ler Cianciaruso et al. 2009, Carlucci et al. 2012), (3) sobre um padrão de organização de comunidade, (4) sobre um processo ecossistêmico (e.g. decomposição, polinização, dispersão de sementes) e (5) um serviço ecossistêmico prestado, como benefícios providos aos humanos pelos ecossistemas (Daily 1997). Independente da aplicação, a premissa de que os indivíduos são entidades dinâmicas que interagem com o ambiente é comum (Calow, 1987). Logo, utilizando a abordagem funcional, podemos obter informações sobre os processos que estabelecem os padrões em diferentes níveis de organização ecológica e em diferentes escalas, incluindo como indivíduos respondem aos distúrbios e perturbações antrópicas (i.e. atributo-resposta) (Suding et al. 2008). Além disso, é possível examinar, como uma comunidade alterada afeta determinados processos ecossistêmicos (i.e. atributo-efeito). Para saber mais sobre atributos resposta e efeito consultar Suding et al. (2008).

Diversidade funcional mede a variação de atributos no nível da comunidade. Em outras palavras, ela reflete como as espécies e seus indivíduos ocupam o espaço de nicho disponível (Mason et al. 2005). As medidas de diversidade funcional são muitas e são utilizadas majoritariamente em estudos que envolvem gradientes ambientais, principalmente quando o objetivo é conhecer como a variação ambiental interfere na organização funcional ou na diversidade funcional da comunidade (Fonseca et al. 2000). Por exemplo, os gradientes podem ser diferentes, como: altitude, tipos de solo, ecótonos ou processos sucessionais. A diversidade funcional nesses cenários é detectada pelos ajustes funcionais dos indivíduos e das espécies as novas condições ambientais. Áreas recentemente abandonadas e em processo de regeneração natural, por exemplo, podem apresentar plantas com madeira menos densa, menor área foliar e ciclo de vida curto, em resposta a menor disponibilidade água e recursos (Lebrija-Trejos et al. 2010). Quando se analisa a diversidade funcional de uma comunidade é possível perceber se o processo atuante é filtro ambiental, interações negativas entre as espécies ou processos estocásticos, pois esses processos tendem a controlar a ocorrência de atributos e suas variações no tempo e no espaço. Nos casos de perturbação antrópica, o habitat alterado pode impor filtros ambientais, selecionando apenas as espécies com adaptações para evitar, tolerar e resistir às condições ambientais criadas (Mayfield 2010). A hipótese da filtragem ambiental, por exemplo, prediz que as condições abióticas selecionam as espécies/indivíduos com valores similares de atributos dentro das comunidades (Keddy 1992).

A dicotomia entre filtro ambiental e similaridade limitante atuando na montagem das comunidades e na sucessão ecológica, vem sendo questionada nos últimos anos (Kraft et al. 2015). Kraft et al. (2015) informaram que os questionamentos surgiram pelo uso inapropriado do termo filtro ambiental, o que remete a uma condição abiótica que restringe ou limita o estabelecimento e a persistência de determinadas espécies (espécies inaptas) em um determinado local. Em outras palavras, as espécies conseguem chegar a um determinado local, mas não conseguem tolerar as condições abióticas. Surgiram também pela falha na delimitação e identificação do que é influência abiótica e biótica na estruturação das comunidades. Isso porque fatores bióticos também podem gerar agrupamento funcional ou filogenético (resultado comumente esperado na ação dos fatores abióticos). Logo, a conclusão da filtragem ambiental como processo responsável da organização da comunidade, baseado no agrupamento funcional ou filogenético, pode ser um tanto equivocada. O agrupamento também pode ser encontrado quando outros processos ecológicos atuam, gerando o mesmo padrão. Como uma consequência, alguns estudos já trazem um novo termo, filtragem de habitat, como um termo mais generalizado para se referir tanto aos fatores bióticos quanto abióticos atuando na montagem das comunidades (Maire et al. 2002).

2.3.4.1 Diversidade Filogenética: História e Aplicabilidade

As primeiras abordagens filogenéticas surgem em 1946. Elton (1946) postulou que um número reduzido de espécies congêneras ocorrendo no mesmo local era sinal de exclusão competitiva, quando comparado ao banco regional de espécies. Mas só em 1992 surgiu o primeiro estudo propondo uma medida de diversidade filogenética (Faith 1992). A mesma é baseada na idade de especiação e é conhecida como PD (do inglês *Phylogenetic Diversity*). O índice é obtido pela soma do comprimento dos braços gerados na árvore filogenética das espécies que compõem a comunidade (Faith 1992). Longos comprimentos indicam maior tempo evolutivo e clados mais distintos do ponto de vista ecológico.

O exame conjunto e complementar de atributos taxonômicos, funcionais e filogenéticos constitui a abordagem mais promissora para entender de forma integral a organização de comunidades. Os atributos, individualmente, retratam “porções” sistematizadas da diversidade biológica. Juntos, podem esclarecer melhor os processos atuantes nos padrões encontrados na natureza, pois se espera uma congruência entre essas três dimensões dado determinado processo estruturador. Citarei aqui dois exemplos: Muscarella et al. (2015) mostraram que a diversidade funcional da comunidade lenhosa (i.e. árvores e plântulas) em uma floresta secundária em Porto Rico apresentou convergência funcional ao

longo do tempo, quanto a altura máxima dos indivíduos e a massa da semente, respectivamente. Por outro lado, houve uma dispersão filogenética para as árvores e plântulas, apenas quando analisado com as Palmeiras (Arecaceae). Isso sugere que ambos os fatores, competição e filtro, estão atuando, mas têm papéis diferenciados dentro dos taxa que compõem a assembleia. Logo, esse estudo serve como bom um exemplo para retratar a importância de múltiplas abordagens para conhecer como se dá a montagem da assembleia, levando em conta tanto os fatores ecológicos (abordagem funcional) quanto os fatores históricos (abordagem filogenética). Já Purschke et al. (2003) analisaram mudanças nas três dimensões da biodiversidade (i.e. taxonômica, funcional e filogenética) em áreas em processo de regeneração natural (mosaico de pastagens, campos de cultivo e florestas) na Suécia e concluíram que a abordagem filogenética isoladamente não contribuiu para identificar os mecanismos atuantes na montagem das comunidades biológicas.

De fato, alguns estudos não conseguiram encontrar na abordagem filogenética uma boa ferramenta, desafiando assim a utilidade dessa abordagem (Venail et al. 2015). As explicações mais parcimoniosas para esses estudos são relacionadas às questões biológicas ou metodológicas, incluindo filogenias inapropriadas, distribuições distorcidas de distâncias filogenéticas, falta de consideração de modelos de evolução de traços ou ausência de espaço de nicho suficiente em locais experimentais e de observação (Cadotte et al. 2017). Além disso, a presença concomitante de atributos funcionais com e sem sinal filogenético também pode contribuir para uma limitada contribuição da filogenia na elucidação de processos ecológicos no nível de comunidade.

2.3.6 Diversidade Filogenética

Analisar uma comunidade biológica pelo ponto de vista filogenético também pode nos permitir acessar os processos que estão influenciando na montagem ou organização, no tempo e no espaço, das comunidades (Webb 2000). Nas últimas duas décadas, os ecólogos têm examinado o uso das relações filogenéticas como resposta das diferenças ecológicas entre as espécies (Webb 2000). Nesse contexto, o grau de parentesco entre as espécies pode simbolizar a semelhança ecológica entre elas, uma vez que é assumido que as espécies mais próximas filogeneticamente são mais similares entre si (Webb 2000, Mouquet et al. 2012, Cadotte et al. 2013).

Logo, a estrutura filogenética da comunidade pode informar a história das características ecológicas das espécies, ou seja, como elas evoluíram. Por exemplo, se espécies distantes filogeneticamente são similares ecologicamente (características

convergentes), é esperado uma dispersão filogenética porque as espécies que irão compor as comunidades serão menos aparentadas. Mas, se as espécies que compõem a comunidade são próximas filogeneticamente e também são similares ecologicamente (características conservadas; presença de sinal de filogenético), nós esperamos encontrar um agrupamento filogenético. Os padrões descritos acima (dispersão e agrupamento filogenético) serão encontrados se as comunidades forem o resultado da atuação de filtros ambientais; que geram comunidades próximas funcionalmente. Contrário ao esperado pela atuação dos filtros ambientais, se o processo ecológico dominante for a similaridade limitante ou exclusão competitiva, são esperados diferentes padrões filogenéticos. Por exemplo, se as espécies são similares funcionalmente (e também mais próximas filogeneticamente), elas irão competir e resultar na exclusão daquelas espécies menos aptas a estarem naquele ambiente. Logo, a comunidade resultante terá um padrão disperso filogeneticamente. Mas, se as espécies convergiram funcionalmente, algumas delas poderão competir devido à sobreposição de nicho, logo, é esperado que os padrões filogenéticos encontrados não fossem diferentes daqueles gerados ao acaso (Webb et al. 2002). Contrário aos processos ecológicos determinísticos, a estocasticidade ou neutralidade resulta em padrões aleatórios na organização filogenética das comunidades. A Tabela 2 traz uma síntese sobre os possíveis padrões filogenéticos encontrados.

Tabela 2. Padrões filogenéticos preditos por diferentes processos ecológicos quando as características funcionais são filogeneticamente conservadas ou convergentes (adaptado de Webb et al. 2002; Kraft et al. 2007).

Processo Ecológico	Características	Características
	Funcionais Convergentes	Funcionais Conservadas
Filtragem Ambiental	Padrão Disperso	Padrão Agregado
Exclusão Competitiva	Padrão Aleatório ou Agregado	Padrão Disperso
Neutralidade	Padrão Aleatório	Padrão Aleatório

Para efetivamente conhecer os processos responsáveis pela montagem da comunidade faz-se necessário acessar o sinal filogenético e a estrutura filogenética. O sinal filogenético é o resultado da relação entre as características funcionais e filogenéticas, indicando se as espécies relacionadas filogeneticamente são mais similares do que as espécies relacionadas ao

acaso; permitindo conhecer a história evolutiva do clado (Blomberg & Garland 2002). A estrutura filogenética pode ser acessada por inúmeras métricas, como a diversidade filogenética, a distância média de pares de espécies, a distância média com a espécie vizinha mais próxima, riqueza filogenética (Cinaciaruso et al. 2009), entre outras (para conhecer mais, ler Tucker et al. 2016).

Em resumo, os ecólogos têm se interessado pela abordagem filogenética por dois grandes motivos: 1) detectar variabilidade filogenética para fins e aplicações conservacionistas e 2) ter conhecimento sobre a estrutura e funcionalidade das comunidades biológicas inferidas pela filogenia (Faith 1992). Muitos estudos taxonômicos abordam questões filogenéticas para conhecer ou validar espécies, gêneros ou famílias que antes apenas levavam em conta uma abordagem lineana (i.e. baseado apenas na morfologia). Nesse sentido, avanços significativos têm sido feitos em ecologia de plantas e biogeografia, de modo que podemos estimar a idade dos clados filogenéticos que compõem as comunidades (Webb et al. 2008). Todavia, para validar os resultados encontrados tanto na abordagem filogenética quanto na abordagem funcional faz-se necessário comparar os padrões observados com aqueles gerados ao acaso através de modelos nulos (Gotelli 1996).

2.4 FLORESTAS TROPICAIS SECAS – CAATINGA – REGENERAÇÃO NATURAL

De acordo com Holdridge (1967), originalmente as florestas tropicais correspondiam a 52% da cobertura florestal no globo terrestre, sendo quase a metade deste valor correspondente às florestas tropicais secas (hoje este valor é bem menor). As florestas tropicais secas são caracterizadas por apresentar um estrato arbóreo predominantemente caducifólio, em decorrência da precipitação reduzida (em alguns casos, ausência de chuva por mais de seis meses), alta irradiação solar e elevada taxa de evaporação (Pennington et al. 2009). Como a disponibilidade de água no solo regula os padrões de crescimento, produtividade, sobrevivência e reprodução, as espécies de plantas que são encontradas nessas áreas apresentam características para evitar, tolerar e resistir às condições ambientais restritivas (Olivares & Medina 1992). Por exemplo, as plantas desenvolveram algumas estratégias relacionadas à deficiência hídrica, como: estocar água na folha e no caule (suculência), acúleos e espinhos, variar a densidade da madeira, produzir mais cera epicuticular, perder as folhas para reduzir sua atividade metabólica durante os períodos menos favoráveis (caducifolia), fechamento precoce dos estômatos, predominância de arbustos e árvores de pequeno porte, cobertura descontínua de copa, raízes profundas e de reserva

(Hacke et al. 2001, Giulietti et al. 2004). Mas também existem exceções, como por exemplo, a espécie *Faidherbia 3lurner* (Fabaceae) da África, a qual perde suas folhas na estação úmida (Roupsard et al. 1999). Além da disponibilidade de água (no tempo e no espaço), a fertilidade do solo e o histórico de uso da terra são apontados como os principais fatores que controlam a distribuição e a diversidade de espécies nas florestas tropicais secas em escala local (Balvanera et al. 2011). Obviamente, processos biogeográficos respondem por padrões de riqueza e diversidade de espécies em escalas espaciais amplas (ver Silva et al. 2017).

A Caatinga é um mosaico de vegetações. Algo em torno de 12 fitofisionomias, de florestais à savânicas, as quais cobrem cerca de 10% do território brasileiro e 70% do território nordestino (MMA/IBAMA 2011). A Caatinga está distribuída em dez estados e 1.116 municípios (Giulietti et al. 2004), representando a maior área contínua de Floresta Tropical Sazonalmente Seca (FTSS) da América do Sul, com 850.000 km² (MMA/IBAMA 2011, Miles et al. 2006). Entretanto, a Caatinga tem sido negligenciada em termos de estudos científicos e políticas públicas. Essa situação foi parcialmente modificada em 2000, quando houve alertas sobre a degradação dessa biota e sobre sua rica biodiversidade (*Workshop* promovido pelo Ministério do Meio Ambiente) (Leal et al. 2003). Degradação ambiental associada principalmente ao corte excessivo das árvores para uso da madeira/lenha, rebanhos bovinos e caprinocultura. Em 2003, o Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE) havia calculado que 27,5% da Caatinga tinha sido transformada em áreas antropizadas. Antigamente acreditava-se que a Caatinga era composta por um subgrupo empobrecido de espécies da floresta Atlântica e Amazônica. Essa percepção produziu a ideia falsa de que a Caatinga seria biologicamente homogênea, pobre em espécies e em endemismos. Entretanto, sínteses realizadas para vários grupos taxonômicos indicam que a Caatinga é rica em endemismos e bastante heterogênea na escala regional (Leal et al. 2003, Silva et al. 2017).

De acordo com Tabarelli et al. (2017), um dos grandes problemas do semiárido brasileiro é a degradação ambiental, associada à exploração excessiva dos recursos do ecossistema florestal, incluindo os estoques dos nutrientes. Essa exploração intensa teve início no século XVI, quando a Caatinga começou a ser perturbada pela agricultura de corte-e-queima e a pecuária extensiva (gado e caprinos) principalmente nas áreas mais húmidas e férteis (Coimbra-Filho & Câmara 1996). Desde então a vegetação nativa madura tem dado lugar a paisagens antrópicas; i.e. mosaicos constituídos de floresta madura, floresta em diferentes estágios de regeneração e lotes de agricultura e pecuária. Nesses mosaicos os rebanhos se alimentam principalmente da vegetação nativa e a floresta remanescente é fonte de produtos importantes como a lenha e madeira (perturbação antrópica crônica), mas também

de nutrientes para a agricultura. Essa intensa exploração dos recursos naturais tem resultando na substituição da floresta por áreas de vegetação arbustiva (i.e. savanização estrutural) e desertificação (BRASIL 1995) em grande escala. Desta forma, a Caatinga é o terceiro ou o segundo ecossistema mais degradado do Brasil, ficando atrás da floresta Atlântica e Cerrado (Castelletti et al. 2004).

As perturbações antrópicas (crônicas e agudas) vêm sendo reconhecidas como uma força importante na organização das comunidades biológicas e a causa do predomínio de florestas secundárias nas paisagens antrópicas (Lebrija-Tejos et al. 2011). Existem evidências de que as perturbações antrópicas atuam tanto no contexto evolutivo, favorecendo fenótipos adaptados as novas condições, quanto no contexto ecológico, afetando a natureza das populações, comunidades e ecossistemas, em escala local, de paisagem e regional (Hobbs & Huenneke 1992). Particularmente no caso das florestas tropicais sazonalmente secas, a população humana rural continuará a converter áreas naturais em complexos mosaicos constituídos por campos agrícolas, pastagens, pequenos fragmentos florestais e manchas de floresta em processo de regeneração natural com diferentes idades de abandono pelo homem, considerando a dependência de populações rurais pobres com os recursos do ecossistema florestal (Quesada et al. 2009).

Após a ocorrência de perturbações naturais ou antrópicas (e.g. furacões, inundações e queimadas), a regeneração natural tem início (Chazdon 2012). A regeneração natural e a sucessão secundária não têm o mesmo valor de conservação da floresta madura, mas, garante habitat para muitas espécies (Chazdon et al. 2009). A trajetória sucessional depende de alguns fatores, tais como: banco de sementes do solo, dispersão de sementes (associado à disponibilidade de fauna dispersora) e o histórico de uso da terra; a intensidade, frequência e duração do regime de perturbação afetam o processo de sucessão por alterar a disponibilidade de nutrientes no solo, capacidade do solo de retenção água e a disponibilidade propágulos (Chazdon et al. 2007, Chazdon 2012). Alguns desses fatores se destacam como mais importantes nas florestas secas, como a capacidade de rebrota das espécies, onde os rebrotos e as plântulas que sobreviveram ao distúrbio irão acelerar o processo de regeneração natural (Kammesheidt 1999, Figueirôa et al. 2006); i.e. o número de ciclos de corte-e-queima e a intensidade de uso do solo também podem diminuir o banco de sementes e ameaçar a capacidade de rebrota (Uhl 1981). Tucker et al. (1998) relataram que após 150 anos de uso agrícola, terras no estado do Pará-Brasil tiveram uma recuperação lenta por causa da baixa disponibilidade de sementes e má qualidade do solo. Uhl (1987) estudando uma região na Venezuela, concluiu que as áreas usadas por mais tempo (6 anos) tinham incrementado menos

(2-4 vezes) riqueza de espécies, área basal, altura do dossel e biomassa que as áreas usadas por menos tempo (3 anos).

O processo sucessional predominante segue uma trajetória onde os estágios apresentam um enriquecimento gradual de espécies e um aumento em complexidade estrutural, taxonômica, funcional e filogenética (Chazdon 2008, Lebrija-Tejos et al. 2011). Estudos em florestas tropicais apontam que os fatores abióticos agem com maior intensidade nas fases iniciais de organização das comunidades. Diferente das fases finais, onde os fatores bióticos parecem ser mais importantes (Lebrija-Tejos et al. 2011). Por exemplo, nas fases iniciais é esperado encontrar um solo mais exposto à luz solar, com menos água disponível (Bazzaz 1979), indivíduos com crescimento rápido, ciclo de vida curto e elevada capacidade competitiva; o que podemos chamar de estratégia aquisitiva adotada pelos indivíduos vegetais (Reich et al. 2014). Continuando o processo, se estabelecem plantas pioneiras com ciclo de vida mais longo, as quais são gradualmente substituídas por plantas tolerantes à sombra, que têm ciclos de vida longos, crescimento mais lento e dominam o dossel em estágios sucessionais avançados e florestas maduras (Guariguata & Ostertag 2001, Chazdon, 2008); o que podemos chamar de estratégia conservativa adotada pelos indivíduos vegetais (Reich et al. 2014). Padrão similar ao descrito acima, estratégia aquisitiva sendo substituída por conservativa, foi encontrado por Pinho et al. (2017) na floresta Atlântica nordestina, em resposta a redução na disponibilidade de nutrientes do solo ao longo do tempo sucessional. Por outro lado, em florestas secas, a composição funcional ao longo da sucessão pode ser outra, como apresentado pela Lohbeck et al. (2013), onde no início da sucessão, foram encontradas estratégias conservativas sendo substituídas por aquisitivas ao longo do tempo sucessional, dado ao aumento da disponibilidade de água.

A maioria dos estudos que busca conhecer as mudanças na organização das comunidades ao longo do tempo usa a abordagem da cronossequência, assumindo que todas as áreas de estudo, distribuídas no espaço ao invés do tempo, com diferentes idades de abandono, apresentam as mesmas condições ambientais, isto é, histórico de uso e condições edáficas (Chazdon et al. 2007). Foram estes estudos que caracterizam a regeneração das florestas secas e úmidas como um modelo de sucessão seral; i.e sucessão direcional controlada por processos determinísticos.

A Caatinga sofre a ação simultânea de diversas perturbações antrópicas, como fogo, pastejo, corte seletivo de madeira, além da marcada sazonalidade climática. Isso torna a Caatinga um excelente laboratório para estudos sobre regeneração das florestas secas, incluindo o padrão de composição taxonômica, funcional e filogenética das comunidades em

regeneração. O padrão de regeneração pode ter implicações potenciais sobre funcionamento do ecossistema, provisão de serviços e capacidade de subsistência das populações rurais. Neste quesito, estudar tendências sucessionais emerge como um grande desafio porque (1) faltam estudos que descrevam as comunidades em regeneração natural após muitos anos de abandono, (2) faltam abordagens além da composição taxonômica (i.e. riqueza e diversidade de espécies), (3) ausência de florestas primárias que sirvam como controle para as áreas de floresta em regeneração e estando sob mesma paisagem para fins comparativos e (4) a persistência da perturbação crônica potencialmente mascara o processo natural de regeneração (Chazdon et al. 2009).

A regeneração florestal desempenha um papel essencial para a conservação da biodiversidade, provisão de serviços e sustentabilidade dos sistemas sócio ecológicos baseados na exploração de recursos do ecossistema florestal (veja Sunderland et al. 2015). Logo, se fazem necessários estudos que abordem o tema, principalmente na Caatinga e demais florestas secas que servem de habitat para imensas populações rurais pobres (Blackie et al. 2014). O semiárido brasileiro apresenta um quadro preocupante para o futuro porque não existem modelos preditivos para a organização da diversidade biológica da Caatinga em resposta as mudanças climáticas (Marengo et al. 2009, Santos et al. 2014), além do fato de que 62% das áreas sujeitas a desertificação no Brasil estão inseridas na região da Caatinga (Gariglio et al. 2010). Apesar do declínio das taxas de desmatamento e uso da terra nas regiões tropicais (resultado similar encontrado nas entrevistas que fiz no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco-Brasil), a área acumulada de perdas florestais ainda excede muito a área total de regeneração em toda a região tropical (Chazdon 2008).

2.5 CONSIDERAÇÕES SOBRE A REVISÃO DE LITERATURA E ESTUDOS EM ÁREAS DE FLORESTAS SECAS, CAATINGA E EM PROCESSO DE REGENERAÇÃO NATURAL

Os tópicos que antecedem este último na Fundamentação Teórica apresentam estudos que datam entre 1807 e 2017. Esses estudos foram motivados por questões que buscam entender como a biodiversidade é mantida e como as espécies co-ocorrem em diferentes escalas espaciais e temporais e em diferentes formações vegetais. Mesmo com um número tão expressivo de estudos e datas que confirmam que o interesse pelo tema não é atual, ainda existem várias lacunas teóricas a serem preenchidas. Lacunas relacionadas principalmente à, (1) inviabilidade de extrapolar resultados de escalas espaciais reduzidas para escalas mais

amplas, (2) número reduzido de estudos que adotem métricas além da riqueza taxonômica e (3) escassez de análises considerando elevado número de variáveis explanatórias.

Estudos no ecossistema Caatinga sempre tiveram pouco interesse no cenário científico nacional; i.e. padrão para as florestas secas em escala global (Quesada et al. 2009). O recorte que mais apresenta estudos é aquele com abordagem taxonômica e estrutural. Apenas recentemente esse quadro mudou um pouco, com o aparecimento de estudos abordando as consequências das mudanças climáticas (Santos et al. 2014), mudanças na estrutura, composição taxonômica e funcional das assembleias de plantas lenhosas após agricultura de corte-e-queima e criação de gado (Sobrinho et al. 2016), a composição filogenética das comunidades de herbáceas e lenhosas em resposta a perturbação antrópica (Ribeiro et al. 2016), a resposta das comunidades lenhosas as variações de precipitação e perturbação (Rito et al. 2017) e a fertilidade do solo e perturbação antrópica crônica (Sfair et al. 2017). Mas, muito ainda precisa ser investigado, como por exemplo, o processo de sucessão secundária, cenário cada vez mais comum no mundo tropical (FAO 2011). Diante disso, tentar preencher mais uma lacuna teórica sobre montagem de comunidades vegetais nas florestas tropicais secas, em especial no ecossistema Caatinga, sob os pontos de vista taxonômico, funcional e filogenético após agricultura de corte-e-queima, passa a ser essencial e desafiador. Nesse caso, como se organizam as comunidades de plantas lenhosas em um ambiente severo como a Caatinga e em um Parque Nacional criado em 2002, onde ainda não houve regularização fundiária, de maneira que há pequenos agricultores, comunidades mítico-religiosas, grandes proprietários, pequenos centros urbanos, pequenos empreendimentos turísticos e posseiros (Tabarelli, 2012). Essa variedade de tipos de ocupação resulta em um mosaico de perturbações ao ecossistema Caatinga, tornando o Parque Nacional do Catimbau um ótimo local para estudos de efeitos antrópicos sobre processos ecológicos chave como a regeneração.

Manuscrito a ser enviado ao periódico *Journal of Vegetation Science*

**4 ASSINATURA FUNCIONAL DAS ASSEMBLEIAS DE PLANTAS LENHOSAS DURANTE A
REGENERAÇÃO DE UMA FLORESTA SECA NO NORDESTE DO BRASIL: A CONVIVÊNCIA DOS
DIFERENTES**

Assinatura funcional das assembleias de plantas lenhosas durante a regeneração de uma floresta seca no nordeste do Brasil: a convivência dos diferentes

Maria Fabíola Barros¹, Marcus V. Cianciaruso² e Marcelo Tabarelli¹

¹Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco, Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Cidade Universitária, Av. Professor Moraes Rego, s/n, CEP: 50670-901, Recife, PE, Brasil

²Departamento de Ecologia e Evolução, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Goiás, CP 131, CEP: 74001-970, Goiânia, GO, Brasil

Resumo

Questões: Entender como as florestas secas se regeneram é um tema na fronteira do conhecimento. Este estudo aborda a organização funcional das assembleias de plantas lenhosas durante o processo de regeneração natural da floresta seca da Caatinga após agricultura de corte-e-queima. Nós testamos as hipóteses de que (1) a composição e diversidade funcional mudarão ao longo do tempo sucessional, sendo determinadas principalmente pelo aumento na disponibilidade de água e recursos no solo, conferindo uma mudança de estratégia conservativa para aquisitiva de recursos, (2) ocorre uma mudança no processo ecológico dominante, de filtragem de espécies para similaridade limitante e (3) a mudança no perfil funcional das assembleias é direcional e determinística, sendo correlacionada com o tempo de abandono, biomassa da vegetação acima do solo e fertilidade do solo.

Localização: O estudo foi realizado no Parque Nacional do Catimbau (8°30'57"S; 37°20'59"W), por meio da seleção de 15 áreas com diferentes idades de abandono (4-70 anos) após agricultura de corte-e-queima e cinco áreas sem histórico de uso agrícola recente (i.e. áreas controle de floresta madura).

Métodos: Todos os indivíduos lenhosos, árvores e arbustos, com DAS ≥ 3 cm e altura ≥ 1 m foram amostrados nas 20 parcelas de 0,1 ha. Sete atributos funcionais foram examinados no nível de comunidade: área foliar, área específica foliar (SLA), espessura foliar, suculência foliar, conteúdo de massa seca da folha (LDCM), densidade da madeira (WD) e altura máxima (H_{Max}). Como variáveis preditoras das mudanças funcionais nós adotamos tempo de abandono, biomassa da vegetação acima do solo e fertilidade do solo.

Resultados: As assembleias vegetais examinadas na cronossequência apresentaram uma ampla variação nos atributos funcionais mensurados, com valores superiores ou inferiores aos observados na floresta madura. Todavia, as variações funcionais não se correlacionaram com o tempo de abandono da roça, biomassa da vegetação acima do solo e fertilidade do solo. Ao contrário, se observou a co-existência de espécies com atributos funcionais distintos ao longo de toda a cronossequência, seja ela organizada de acordo com o tempo de regeneração ou com a biomassa acima do solo (i.e. proxy de regeneração).

Conclusões: A regeneração natural na Caatinga não segue o modelo tradicional descrito para as florestas tropicais, o qual se baseia em mudanças direcionais nos atributos das assembleias de plantas, em função da substituição de fases serais compostas por grupos funcionais distintos. Ao contrário, a regeneração na Caatinga parece seguir modelos baseados em recrutamento e persistência aleatórios, como são os de Composição Florística Inicial ou Efeitos Prioritários. A hipótese mais plausível é uma combinação de limitação de dispersão com recrutamento a partir de rebrota, reforçando o papel das perturbações antrópicas no contexto de regeneração.

Palavras-chave: Agricultura de corte-e-queima, Caatinga, Composição funcional, Diversidade funcional, Floresta tropical seca, Perturbação antrópica crônica, Regeneração

Introdução

As florestas tropicais estão sofrendo um processo crescente de perturbação antrópica, sendo um padrão característico o desmatamento, o uso do solo com agricultura/pecuária, com posterior abandono da terra (Lebrija-Tejos et al. 2011), o que cria oportunidades de regeneração da floresta (Aide et al. 2004; Chazdon 2012; Melo et al. 2013). Atualmente, metade das florestas tropicais no mundo corresponde a florestas secundárias ou em regeneração (FAO 2010). Embora a regeneração ou sucessão secundária seja um tema antigo na ecologia tropical, pouco se sabe sobre as mudanças funcionais das comunidades de plantas ao longo do processo de regeneração, mesmo considerando que mudanças funcionais permitem inferências interessantes sobre as forças que atuam na organização das assembleias (Boukili & Chazdon 2017). Alguns fatores podem influenciar tanto no padrão das mudanças (direcionais ou não), como na velocidade de recuperação/regeneração das florestas (i.e.

resiliência) como: o histórico de uso do solo, a riqueza e constituição funcional da flora regional (Chazdon et al. 2007), a produtividade do ecossistema, a estrutura da paisagem e os fatores climáticos (Sams et al. 2017). Embora os principais fatores já tenham sido identificados, permanecem incertos os padrões de mudança, como e qual é o papel relativo desses fatores na organização das comunidades de plantas ao longo do processo de regeneração (Brown & Lugo 1990).

É bem consolidado que fatores determinísticos e estocásticos são importantes agentes nos padrões encontrados na organização das assembleias de plantas em diferentes escalas espaciais/temporais, incluindo a regeneração (Norden et al. 2015). Os dois fatores determinísticos ou processos de nicho amplamente reconhecidos como forças opostas são a filtragem ambiental e a similaridade limitante (Kraft et al. 2008). O resultado de uma filtragem ambiental são espécies com características morfológicas, genéticas ou fisiológicas similares relacionadas ao habitat que ocupam. Essa similaridade ocorre porque as espécies estão expostas a condições ambientais restritivas similares, levando assim a uma convergência de características (Cingolani et al. 2007). Entretanto, as espécies podem competir por causa dessa similaridade na forma de aquisição ou uso de recursos e serem conduzidas a uma divergência de características, já que terão que apresentar diferenças para poderem compartilhar o mesmo espaço e utilizar diferentes estratégias de captação e utilização dos recursos (MacArthur & Levins 1967). Os dois fenômenos descritos acima são os processos ecológicos chave para a estruturação das comunidades vegetais, principalmente nas escalas local e de paisagem (para saber mais sobre os diferentes processos nas diferentes escalas de tempo e espaço ler Cavender-Bares et al. 2009). Por outro lado, processos estocásticos (e.g. limitação de dispersão) pressupõe que padrões de co-ocorrência de espécies em comunidades podem ser aleatórios no que se refere ao perfil funcional ou filogenético das espécies (Hubbell 2001). Com base na comparação de padrões de diversidade funcional com modelos nulos, tem-se inferido sobre a importância relativa de processos de nicho e estocásticos (Kraft et al. 2008), embora essa abordagem só começou a ser utilizada no estudo de regeneração das florestas tropicais recentemente (ver Chazdon 2008).

A sucessão secundária representa o processo de restabelecimento da comunidade/ecossistema perturbado até as condições pré-perturbação ou até o clímax climático, representado pela vegetação madura, ou no caso das florestas tropicais, as florestas velhas; i.e. *the old-growth forests* (Pickett et al. 1987). Em outras palavras, florestas ao serem perturbadas tendem a retornar a essa condição pré-perturbação através da sucessão secundária ou regeneração, cessada a fonte de perturbação e garantida às condições para a regeneração,

como a oferta de propágulos (ver Silva et al. 2017). Diferenças entre formações vegetais, composição de espécies, variações climáticas, dentre outros fatores, impedem uma teoria unificada ou uma padronização para o processo de regeneração natural ou modelos sucessionais; i.e. padrões de mudanças e processos condicionantes (Miles 1987; Glenn-Lewin et al. 1992). Contribuindo com os estudos sobre sucessão secundária, uma abordagem funcional, por meio de atributos funcionais, tem contribuído para identificar os processos ecológicos atuantes durante a sucessão; i.e. forças organizadoras chave. Os atributos funcionais são características biológicas dos indivíduos que influenciam nas suas performances e sucesso reprodutivo e respondem as influências dos fatores físicos e biológicos dominantes (Gitay et al. 1997; Lavorel et al. 1997). Desta forma, tem se defendido a ideia de que o processo de sucessão secundária representa gradientes temporais de recursos ou condições, para os quais as características das plantas estão de acordo (Brandani et al. 1988; Pinho et al. 2017).

Nas florestas tropicais, a teoria ecológica mais aceita, na verdade, prevê que à medida que a sucessão/regeneração avança temporalmente, a importância da filtragem ambiental e similaridade limitante está sujeita a mudanças. É esperado que a filtragem ambiental seja o processo dominante nas fases iniciais da regeneração (Cavender-Bares et al 2009; Lebrija-Trejos et al. 2011). Diferente da similaridade limitante, a qual se espera tornar-se cada vez mais importante à medida que a regeneração procede (Connell & Slatyer 1977; Leibold et al. 2004; Dinnage 2009). Alternativamente, existem modelos baseados em fatores aleatórios, como a limitação de dispersão, o que resulta em mudanças lineares na estrutura da vegetação (e.g. biomassa), mas, não nos atributos das assembleias de plantas, sejam eles taxonômicos, funcionais ou filogenéticos (ver Fukami 2015).

Estudos sobre montagem/organização de comunidades biológicas durante a sucessão têm focado principalmente nas mudanças taxonômicas, estruturais, em grupos funcionais ou em atributos funcionais únicos (Noble & Slatyer 1980; Prach et al. 1997; Garnier et al. 2004; Kahmen & Poschlod 2004). Todavia, abordagens baseadas em número de espécies não levam em conta as diferenças ecológicas entre as espécies. Abordagens que consideram grupos funcionais não consideram o fato de que as espécies dentro dos grupos funcionais podem ser funcionalmente diferentes (Reich et al. 2004; Marquard et al. 2009). Finalmente, abordagens com atributos funcionais isolados não permitem correlações multivariadas entre os atributos e assim identificar estratégias biológicas e forças organizadoras. Essas limitações podem gerar conclusões incorretas sobre os processos que atuam na organização das comunidades (Cornwell et al. 2006; Villéger et al. 2008). Ao longo da sucessão, a disponibilidade de

nutrientes minerais tende a ser reduzida, devido ao acúmulo na biomassa vegetal (Odum 1969; Garnier et al. 2004). Em solos menos férteis, a ação dos filtros ambientais deve ser mais intensa (Katabuchi et al. 2012; Barros et al. 2017), exigindo uma convergência funcional das estratégias biológicas adotadas pelas espécies. A junção dessas afirmativas sugere que a similaridade limitante deve ser o processo ecológico mais intenso nos estágios sucessionais mais tardios. Todas essas expectativas resultam em modelos sucessionais baseados em mudanças direcionais e previsíveis ao longo do processo de regeneração; i.e. modelo ou padrão de sucessão aceito como predominante nas florestas tropicais desde as sínteses clássicas de Richard (1952), passando por Brown & Lugo (1982), Guariguata & Ostertag (2001) até Arroyo-Rodriguez et al. (2017).

A Caatinga é umas das florestas secas mais extensas e diversas do continente americano (Pennington et al. 2009; Silva et al. 2017). Todavia, a agricultura de corte-e-queima, a pecuária extensiva e a exploração de produtos florestais têm transformado a floresta madura em um mosaico vegetacional, ameaçando a biodiversidade, os serviços ecossistêmicos e a subsistência das populações rurais (Castelletti et al. 2004; Tabarelli et al. 2017). Transformação da floresta em vegetação arbustiva e desertificação são duas das consequências das perturbações antrópicas, além da ocorrência de florestas com diferentes idades de regeneração. Nesse contexto, a vegetação de Caatinga oferece uma interessante oportunidade para investigar o processo de regeneração, tanto seus padrões e modelos como as forças subjacentes; i.e. quais são os processos que atuam na organização das comunidades. Embora diversos estudos descrevam mudanças sucessionais, em termos taxonômicos e estruturais, os mecanismos que determinam a substituição de espécies e mudanças na estrutura das assembleias de plantas ao longo da sucessão raramente são acessados (Chazdon 2008). O mesmo é válido para o papel do solo como força organizadora associada ao estabelecimento de filtros (veja Pinho et al. 2017). Talvez porque a água seja o recurso limitante para as florestas tropicais secas, pouca atenção é destinada para relação existente entre a disponibilidade de recursos no solo e os atributos funcionais das plantas (Murphy & Lugo 1986; Jaramillo et al. 2011).

Este estudo objetivou entender como a floresta seca da Caatinga se regenera, particularmente, como ocorre a organização funcional das assembleias de plantas lenhosas durante o processo de regeneração após agricultura de corte-e-queima, processo associado ao tempo de abandono e ao acúmulo de biomassa acima do solo. Nós hipotetizamos que: (1) a disponibilidade de recursos no solo irá mudar ao longo do tempo de abandono, passando de uma menor disponibilidade para uma maior, (2) as espécies com estratégias biológicas mais

conservativas irão dominar nas fases iniciais da regeneração, enquanto as espécies com estratégias aquisitivas irão ser mais encontradas nas fases finais, baseado no aumento da disponibilidade de água e recursos no solo e, (3) os mecanismos que modulam a organização das comunidades lenhosas mudarão ao longo da sucessão secundária, passando de filtragem ambiental, comunidades com menor divergência funcional, para competição, comunidades com maior divergência funcional. Desta forma, espera-se uma sucessão direcional e determinística, com mudanças associadas ao tempo de abandono, acúmulo de biomassa vegetal, este como proxy de regeneração independente do tempo de abandono das áreas, e atributos do solo.

Material e Métodos

Área de estudo

O estudo foi realizado no Parque Nacional do Catimbau (PARNA Catimbau), localizado no agreste do estado de Pernambuco ($8^{\circ}30'57''S$; $37^{\circ}20'59''W$, Fig. 1). Quanto à geologia, 15% do PARNA são cobertos pelo embasamento pré-cambriano, 35% são sedimentos da Bacia do Jatobá e 50% são coberturas terciárias com solos arenosos e profundos (SNE 2002). Na paisagem de estudo, a temperatura média anual é de 25 °C e a precipitação anual varia entre 650 e 1100 mm (Rito et al. 2017). A vegetação predominante é a floresta seca onde predominam árvores e arbustos de Fabaceae, Euphorbiaceae, Boraginaceae e Burseraceae (Rito et al. 2017).

O PARNA Catimbau foi criado em 2002 e ainda não houve regularização fundiária, de maneira que há pequenos agricultores, comunidades mítico-religiosas, grandes proprietários, pequenos centros urbanos, pequenos empreendimentos turísticos e posseiros (Tabarelli 2012). Desta forma a paisagem predominante do PARNA Catimbau se constitui de mosaicos formados por áreas de cultivo, florestas secundárias com diferentes idades de regeneração e florestas maduras. Toda a vegetação florestal permanece submetida a perturbações antrópicas crônicas como a coleta de lenha, retirada seletiva de madeira e pastoreio por rebanhos domésticos de caprinos e bovinos (Rito et al. 2017).

Desenho amostral

Selecionamos 15 áreas em processo de regeneração natural (Material Suplementar 1). Os critérios para a seleção das mesmas foram: (1) apresentar semelhante histórico de uso agrícola (agricultura de corte-e-queima) e (2) apresentarem diferentes idades ou tempo de abandono pelo homem (4-70 anos); formando uma cronossequência espacial para a análise de mudanças sucessionais na paisagem. Cinco áreas sem histórico de uso agrícola foram utilizadas como controle (Fig. 1) conforme descrito em Rito et al. (2017). As áreas distavam no mínimo 2 km entre elas.

O tempo de abandono de cada área em regeneração foi determinado por meio de entrevistas semiestruturadas com os moradores locais (Material Suplementar 2). Em cada área, a vegetação lenhosa foi amostrada em parcelas de 20 x 50 m. Todos os indivíduos com diâmetro à altura do solo (DAS) ≥ 3 cm e altura ≥ 1 m foram amostrados e identificados até o menor nível taxonômico possível com a ajuda de parataxonomistas e especialistas para alguns táxons. Foram também coletadas amostras compostas (nove subamostras) de solo (0-20 cm), uma em cada parcela. As amostras foram encaminhadas a laboratórios especializados (IPA – Empresa Pernambucana de Pesquisa Agropecuária e Agrolab – Análises Ambientais Ltda.), onde foram analisados parâmetros químicos e físicos do solo, seguindo os protocolos adotados no Brasil para análise de solos agrícolas (EMBRAPA 1997). As informações sobre as assembleias de plantas lenhosas e solos constituem uma base de dados do projeto PELD-PRONEX Catimbau (www.peldcatimbau.org.br), sendo de uso comum dentre os participantes do referido projeto. Especificamente para este estudo, a base se constituiu de 157 espécies e 4885 indivíduos lenhosos, considerando as 20 parcelas.

Atributos funcionais das plantas

Sete atributos funcionais fáceis de mensurar foram selecionados: área foliar, área específica foliar (área foliar pela massa seca, referido como SLA), espessura foliar, suculência foliar (conteúdo de água por unidade de área foliar), conteúdo de massa seca da folha (massa seca pela massa túrgida, referido como LDCM), densidade da madeira (massa seca pelo volume, referido como WD) e altura máxima (referido como $H_{Máx}$). Nós adotamos esses atributos porque (1) eles vêm sendo reconhecidos como bons indicadores das respostas das espécies as condições ambientais, particularmente a disponibilidade de água e nutrientes (Pérez-Harguindeguy et al. 2013) e (2) a estratégia biológica adotada pela planta pode ser identificada no *continuum* conservativo-aquisitivo, mensurando os atributos funcionais (Wright et al. 2004; Barros et al. 2017; Pinho et al. 2017). Essa é uma dicotômica simples,

mas que não impede que futuramente os mesmos dados sejam examinados por abordagens mais complexas como as estratégias CSR (Grime 2001).

A área foliar está relacionada com o custo de produção foliar (Niinemets et al. 2007), resistência a estresses nutricionais e perturbações (Cornelissen et al. 2003). Área específica foliar informa sobre a longevidade foliar, taxa fotossintética e taxa de crescimento (Wright et al. 2004). Espessura foliar e suculência trazem informações sobre a capacidade de resistir ao estresse hídrico (Ogburn & Edwards 2012), proteção física (Wright et al. 2004) e longevidade (Cornelissen et al. 2003). Além disso, as folhas mais espessas são esperadas onde há maior incidência luminosa (Vendramini et al. 2002). O conteúdo de massa seca da folha é um preditor da disponibilidade de nutrientes no solo, perturbação, taxa de decomposição foliar, resistência mecânica (e.g. herbívoros, vento, granizo) e flamabilidade (Westoby & Wright 2006; Wilson et al. 1999). Como mais um atributo funcional relacionado à eficiência na condutividade hidráulica e a resistência à cavitação em solos muito secos, nós mensuramos a densidade da madeira (Westoby & Wright 2006). A altura máxima está associada com o vigor competitivo e a disponibilidade de recursos (Cornelissen et al. 2003).

É esperado encontrar no *continuum* conservativo para o aquisitivo, valores elevados de espessura foliar, suculência foliar, conteúdo de massa seca da folha e densidade da madeira (Reich et al. 1991; Chave et al. 2009; Kitajima & Poorter 2010; Barros et al 2017). Passando para grandes lâminas foliares (Bazzaz & Pickett 1980), alta área específica foliar (Niinemets 1998), baixa densidade da madeira e indivíduos altos em espécies com estratégia biológica mais aquisitiva (Barros et al. 2017; Pinho et al. 2017).

Coleta e mensuração dos atributos funcionais

Em cada parcela nós amostramos 1-6 indivíduos por espécie, coletando cinco folhas em cada um dos indivíduos, uma amostra de madeira (ramo) e quantificando a altura; totalizando 5-30 folhas e 1-6 amostras de madeira por espécie; completando 157 espécies e 785 indivíduos mensurados. Foram coletadas apenas folhas totalmente expandidas e pertencentes aos ramos mais expostos ao sol, sem sinais visíveis de ataque por herbívoros ou outros danos físicos; de acordo com as recomendações sugeridas pelos protocolos de amostragem de atributos funcionais (Cornelissen et al. 2003; Pérez-Harguindeguy et al. 2013). A amostra de madeira foi coletada do mesmo ramo onde eram selecionadas as folhas. Em campo, foi colocado um pedaço de algodão úmido na porção terminal de cada ramo coletado para evitar a perda de água. Os mesmos foram condicionados em caixas de isopor com gelo ou em sacos plásticos

umedecidos até a chegada em laboratório (Cornelissen et al. 2003). As folhas foram hidratadas entre papéis toalha e mantidas em ambiente refrigerado ($\sim 4^\circ\text{C}$) por 24h (Ryser et al. 2008). Com as folhas totalmente túrgidas, as espécies puderam então ser comparadas, visto que, caso contrário, diferenças em atributos funcionais (e.g. área foliar e massa fresca) poderiam ser atribuídas meramente a diferenças ambientais no momento da coleta (Garnier et al. 2001).

No momento da mensuração dos atributos funcionais, o pecíolo de cada uma das folhas foi retirado; não sendo considerado como parte integrante da lâmina foliar. Além disso, nossa unidade amostral foi a folha anatômica, independente de corresponder a uma folha simples ou composta. Essa medida foi adotada porque era difícil manusear os foliólulos de algumas espécies como, por exemplo, *Piptadenia stipulacea* e *Anadenanthera colubrina*.

A área foliar foi medida a partir de fotografias tiradas com a folha saturada no software Image J (Abràmoff et al. 2004). As folhas foram secas (70°C) e pesadas (precisão da balança de 0,0001 g) para a determinação da área específica foliar. A espessura da folha foi medida com o auxílio de um paquímetro digital (precisão de 0,01 mm) e evitando a nervura central. Em alguns casos, onde as nervuras secundárias também eram espessas, nós também evitamos, para não superestimar a espessura da folha. Possuindo os valores da massa saturada, massa seca e área foliar, foi possível calcular a suculência foliar (Kluge & Ting 1978). A densidade da madeira foi calculada a partir do Princípio de Arquimedes, massa pelo volume. As amostras de madeira foram secas (70°C) para a obtenção da massa seca. E, o volume foi obtido a partir da imersão da amostra em um recipiente com água (Rosado 2006). A classificação das espécies com relação à densidade da madeira seguem Borchert (1994). Espécies com baixa densidade da madeira foram aquelas com densidade menor que 0.5 g/cm^3 . O valor oposto é válido para espécies com alta densidade da madeira. A altura máxima corresponde a maior altura encontrada entre os indivíduos da mesma espécie (Cornelissen et al. 2003). No total foram feitas 5.716 medidas funcionais.

Análise de dados

Fatores edáficos

Dentre as 26 variáveis edáficas obtidas (Material Suplemnetar 3) após as análises químicas e físicas, 11 delas foram selecionadas (Matéria Orgânica, Capacidade de Troca Catiônica (CTC), pH, Fósforo (P), Potássio (K), Alumínio (Al), Indicativo de Fertilidade (V),

Densidade Aparente, Areia, Argila e Umidade Residual), baseado na função ou potencial influência biológica nas plantas de forma geral. Para testar se os atributos do solo variaram ao longo do tempo de regeneração natural, realizamos regressões lineares isoladas para cada atributo (Tabela 1). Realizamos todas as análises no software SigmaPlot 13.0.

Visto que nenhuma das variáveis edáficas analisadas isoladamente variou ao longo do tempo sucessional, uma medida de fertilidade do solo (SF) foi obtida para cada área de estudo, seguindo Lu et al. (2002):

$$SF = [Ca + Mg + k - \log(1 + Al) * MO + 5]$$

onde SF = Fertilidade do Solo, Ca = Cálcio (cmolc dm⁻³), Mg = Magnésio (cmolc dm⁻³), K = Potássio (cmolc dm⁻³), Al = Alumínio (cmolc dm⁻³) e MO = Matéria Orgânica (g kg⁻¹).

Diferente do Ca, Mg e K, que são considerados nutrientes, Al é considerado tóxico para as plantas e, MO está relacionada com a estrutura do solo, com a capacidade de infiltração e retenção de água e a disponibilidade de nutrientes (Lu et al. 2002). A medida de fertilidade do solo passou então a ser usada como variável preditora.

Mudanças na composição e diversidade funcional ao longo da regeneração natural

Para identificar a estratégia ecofisiológica selecionada pelo ambiente em regeneração natural, nós calculamos o CWM (do inglês *Community Weighted Mean*) de cada atributo funcional, ponderado pela abundância, para cada parcela/assembleia de plantas lenhosas.

Para detectar se filtragem ambiental, similaridade limitante ou ausência de processos determinísticos (i.e. neutralidade) organizam as assembleias vegetais, calculamos o coeficiente Rao (Rao 1982). O coeficiente Rao descreve padrões de convergência e divergência funcional a partir da comparação com modelos nulos (Ricotta & Moretti, 2011). Tanto o CWM quanto o coeficiente Rao informam sobre a composição funcional das comunidades (Ricotta & Moretti 2011). Para avaliar se o Rao observado (Rao obs) para cada comunidade foi diferente do esperado ao acaso, utilizamos um modelo nulo em que a ocorrência das espécies ou dos indivíduos em cada área foi aleatorizada. Assim, obtivemos 1000 valores de Rao aleatorizados (Rao aleat) para cada parcela ou assembleia de plantas da regeneração. A partir disso, obtivemos os tamanhos de efeitos padronizados que indicam o quanto os valores observados diferem dos valores obtidos ao acaso de acordo com:

$$\frac{Rao\ obs - \mu(Rao\ aleat)}{\sigma(Rao\ aleat)}$$

onde: μ (Rao aleat) é a média de Rao aleatório e σ (Rao aleat) é o desvio padrão de Rao aleatório de cada área. Valores padronizados maiores que zero indicam que os atributos são mais dispersos do que o esperado ao acaso, ou seja, apresentam divergência funcional. Por outro lado, valores padronizados menores que zero indicam que os atributos são menos dispersos do que o esperado ao acaso, o que evidencia convergência funcional dos atributos. Se os valores padronizados possuem valor igual à zero, a dispersão dos atributos das espécies da assembleia não é diferente do que é esperado pelo acaso (ver Gómez et al. 2010; Hidasi-Neto et al. 2012). Todas as análises aqui descritas foram realizadas usando a linguagem estatística R (R Development Core Team 2017).

Após calcular o CWM e o coeficiente Rao, realizamos regressões lineares múltiplas entre essas variáveis resposta e o tempo de abandono das áreas em regeneração natural, biomassa da vegetação acima do solo e fertilidade do solo (SF), de forma a examinar as mudanças na composição e diversidade funcional das comunidades/assembleias vegetais conforme esperado pelas nossa hipóteses. As análises foram feitas usando o software SigmaPlot 13.0. Para verificar se existem diferenças entre as áreas em regeneração natural e as áreas controle quanto aos atributos funcionais mensurados, testes t foram realizados no software SigmaPlot 13.0.

Com o objetivo de verificar a coexistência dos diferentes componentes funcionais (i.e. as dissimilaridades), ordenações foram realizadas (escalonamento multidimensional não métrico, nMDS) entre a composição taxonômica e as médias ponderadas dos atributos funcionais das comunidades (CWM). Todas as ordenações foram realizadas usando a linguagem estatística R (R Development Core Team 2017).

Resultados

Os atributos funcionais no nível de comunidade apresentaram ampla variação (Tabela 2). Todavia, a variação apresentada pelos atributos funcionais no nível de comunidade, como área foliar (26.33 ± 14.07), área específica foliar (150.18 ± 24.59), espessura foliar (0.13 ± 0.05), suculência foliar (0.50 ± 0.24), conteúdo de massa seca da folha (0.41 ± 0.05), densidade da madeira (0.67 ± 0.07) e altura máxima (4.09 ± 0.97), não se correlacionou com o tempo de abandono, biomassa vegetal acima do solo e fertilidade do solo (Fig. 2, Tabela 3); embora a fertilidade do solo tenha sido mais elevada na comunidade com 4 anos de idade. Apenas o atributo funcional altura máxima (H_{Max}) diferiu entre as áreas em regeneração natural e as áreas controle/floresta madura ($p = 0.02$, Tabela 4).

De fato, a assinatura funcional da comunidade foi fortemente influenciada pela espécie dominante. Os valores mais elevados encontrados para área foliar e área específica foliar na floresta com 40 anos resultou da dominância de *Manihot carthagirnensis*. Já a baixa densidade da madeira na floresta com 12 anos decorreu do domínio de *Jatropha mutabilis*; 108 indivíduos com valores menores ou iguais a 0.5 g/cm^3 . Também não foi observado aumento da diversidade funcional ao longo do tempo de abandono ou sob influência da biomassa vegetal acima do solo e fertilidade do solo (Fig. 3, Tabela 2). Quando o valor do coeficiente Rao observado foi contrastado com o valor esperado ao caso, visualizamos uma neutralidade na organização funcional das comunidades em reorganização na Caatinga (Fig. 4).

Finalmente, a ordenação das parcelas com base na composição funcional revelou um padrão não correlacionado com a regeneração (florestas secundárias vs. maduras) e co-ocorrência de espécies com diferentes atributos funcionais independente da idade de abandono, biomassa acima do solo ou fertilidade do solo (Fig. 5). Por exemplo, a espécie *Waltheria brachypetala* co-ocorreu com a espécie *Jatropha mutabilis* (na parcela com 12 anos) apresentando medidas distintas para densidade da madeira (0.20 vs. 0.65), área específica foliar (178.91 vs. 99.22) e conteúdo de massa seca da folha (0.18 vs. 0.43); i.e. co-ocorrência de espécies com estratégias ecológicas distintas. Isto implicou na co-ocorrência de estratégias tanto aquisitivas quanto conservativas.

Discussão

Nossos resultados sugerem que ao longo do processo de regeneração natural da Caatinga as assembleias de plantas lenhosas apresentam ampla variação em seus componentes funcionais, com muitas espécies apresentando atributos funcionais esperados para ambientes restritivos (e.g. alta suculência, folha composta) como a Caatinga. Por exemplo, a área foliar variou 100% e para muitos atributos no nível de comunidade, os escores observados nas florestas em regeneração foram similares aos observados na floresta madura (e.g. área específica foliar, espessura foliar). Todavia, não há evidências de que mudanças no meio físico (e.g. fertilidade do solo) e nos atributos estejam correlacionadas com a idade de abandono pelo homem, biomassa da vegetação acima do solo e fertilidade do solo; embora em termos de tempo, o gradiente examinado possa ser considerado extenso (i.e. 4 a 70 anos). Ou seja, não há quaisquer mudanças direcionais nos atributos ao longo do processo de regeneração, o que

refuta todas as hipóteses propostas neste estudo, inclusive as mudanças nos atributos do solo. De fato, as comunidades sucessionais parecem ser compostas por espécies com atributos e estratégias funcionais distintas ou até mesmo opostas (e.g. madeira mole vs. madeira dura).

Esses achados contrastam com a maioria dos achados, tanto em florestas secas quanto úmidas, que sugerem que a regeneração ou sucessão secundária ocorre através de mudanças direcionais nas assembleias de plantas em função da substituição determinística de estratégias ecológicas, como inicialmente previsto (Odun 1969; Guariguata & Ostertag 2001; Chazdon 2008). Especificamente, no caso das florestas úmidas, as mudanças ocorrem principalmente devido a disponibilidade de luz, onde espécies com estratégias aquisitivas tendem a ser substituídas por espécies com estratégias conservativas (Kobe 1999; Montgomery & Chazdon 2002). Trata-se especificamente do modelo de sucessão onde espécies de plantas pioneiras são substituídas por espécies de plantas tolerantes à sombra, deflagrando mudanças direcionais em quase todos os atributos da comunidade, incluindo a assinatura funcional no que se refere tanto a atributos vegetativos como também reprodutivos (Chazdon 2008). Esse modelo de sucessão seral (i.e. baseado em grupos de espécies) parece ser também o modelo mais comum para as florestas secas (Lebrija-Trejos et al. 2010; Dirzo et al. 2011; Quesada et al. 2014; Lohbeck et al. 2013). Em algumas florestas mexicanas, mesmo diferenças no uso do solo não foram capaz de gerar um modelo de sucessão que não o seral (Alvarez-Añorve et al. 2012). Parece que a evolução da flora de florestas úmidas focada na dicotomia de histórias de vida baseadas na estratégia de regeneração, condena a regeneração após uso do solo a ser direcional e previsível, com exceção da identidade taxonômica, como sugere as revisões de Brown & Lugo (1982) e Guariguata & Ostertag (2001). Todavia, ao contrário da luz, características de solo, como a disponibilidade de água e nutrientes podem constituir os elementos estruturadores da sucessão, principalmente nas florestas secas. Nessa perspectiva, existe a proposta de que a sucessão pode envolver a substituição de espécies de acordo com a estratégia de uso de água e nutrientes, de aquisitivas por conservativas ou vice-versa (Lebrija-Trejos et al. 2008; Lebrija-Trejos et al. 2011; Pineda-Garcia et al. 2008; Lohbeck et al. 2013). De fato, pelo menos para a Caatinga, não há menção na literatura sobre a ocorrência de plantas lenhosas tolerantes à sombra e sim espécies heliófilas com diferentes taxas de crescimento e longevidade e com variações funcionais intraespecíficas associadas ao uso de água e nutrientes (Sfair et al. 2017).

As comunidades com natureza funcional aleatória como as documentadas neste estudo e a co-ocorrência de espécies com atributos funcionais distintos (veja Fig. 5) refutam a ideia de uma regeneração direcional e abrem espaço para a hipótese de que a regeneração na

Caatinga é fortemente condicionada pelo conjunto de espécies capazes de alcançar as florestas em regeneração, não sendo as características físicas locais filtros ambientais importantes para discriminar grupos de espécies ao longo do processo de regeneração. Mesmo assumindo potenciais erros na determinação das idades de abandono, a perspectiva seral/direcional deveria emergir correlacionada com a evolução da biomassa. Especificamente, nos referimos ao modelo de Composição Florística Inicial ou Efeitos Prioritários (Egler 1954), nos quais a limitação de dispersão é a força estruturadora predominante da sucessão; mais importante do que as diferenças interespecíficas em relação à qualidade do habitat. Nesse modelo, todas as espécies que ocorrem durante a sucessão secundária se estabelecem no processo inicial de sucessão, principalmente aquelas já presentes no banco de sementes do solo à época do abandono da área. Além da ausência de mudanças direcionais na composição funcional associadas ao tempo de abandono e/ou biomassa (i.e. proxies da regeneração) devido a co-ocorrência de espécies com valores/estratégias funcionais distintas, a ausência de mudanças na fertilidade do solo e perfis funcionais similares entre florestas em regeneração e floresta madura representam características previstas por modelos onde a chegada de propágulos governa a sucessão. Destaca-se também, o fato de poucas espécies serem dominantes ao longo do processo de regeneração, mesmo considerando um extenso intervalo de anos de abandono (i.e. 4 a 70 anos), o que é incompatível com o previsto para a sucessão seral.

De fato, o solo na área de estudo é muito pobre (pH menor que 4 por exemplo) e parece não se alterar ao longo do processo sucessional, até mesmo quando se considera o acúmulo de biomassa acima do solo. Esse resultado suporta a ideia de que o solo ácido e pobre encontrado nas áreas em regeneração natural pode não ser o resultado do histórico de uso agrícola. Isso porque as áreas de floresta controle (i.e. sem histórico de uso agrícola recente) apresentaram as mesmas características edáficas. Sugerindo que esse resultado pode estar relacionado à origem sedimentar do solo; solos sedimentares são arenosos, profundos e com menor capacidade de retenção de água e nutrientes (Jacomine et al. 1973). Se a fertilidade do solo não se altera, só restam mudanças direcionais na disponibilidade de água ao longo da sucessão. Mas, se essas mudanças são estruturadoras das assembleias de plantas lenhosas, mudanças direcionais nos atributos funcionais analisados neste estudo deveriam ter emergido.

Alternativamente, as perturbações antrópicas crônicas, como o pastoreio por animais domésticos, coleta de lenha e uso do fogo poderiam mascarar o processo de sucessão na Caatinga, não permitindo a ocorrência e a substituição de grupos ecológicos distintos. Múltiplos fatores atuando ao mesmo tempo e em conjunto com as oscilações climáticas (secas

severas, por exemplo) podem alterar desde a composição de espécies até o funcionamento do ecossistema de forma irreparável. Todavia, medidas diretas e indiretas de perturbação antrópica crônica (Arnan et al. *Submitted*) não se correlacionaram com atributos da regeneração em nossa paisagem de estudo (Barros et al. *Em preparação*). Infelizmente existem até o momento poucos estudos sobre sucessão realizados na Caatinga (Sampaio 1998; Pereira 2001), os quais não permitem examinar a generalidade do padrão encontrado no Parque Nacional do Catimbau. Alguns estudos (Figueirôa et al. 2006, Sampaio et al. 2010) reconhecem a rebrota como o principal mecanismo de regeneração da Caatinga submetida à extração de lenha e agricultura, o que abre a possibilidade de ser a regeneração da Caatinga condicionada pelo banco de rebrotas disponível. Na verdade, a presença elevada deste mecanismo na flora “contemporânea” da Caatinga é o que tem sido apresentado como evidência de elevada resiliência dessa floresta. Nossos achados não desmentem essa possibilidade, já que várias florestas com diferentes idades de regeneração apresentaram scores similares ao observado naquilo que adotamos como controle ou floresta madura. Todavia, a resiliência parece ser mais sítio-dependente se considerarmos a variação encontrada, o que faz todo o sentido se admitirmos a hipótese de uma regeneração associada a processos aleatórios como a rebrota e a chegada de sementes. Reforçando a ideia sítio-dependente, cada área estudada parece estar sob pressão de um fator antrópico predominante (Barros et al. *Em preparação*).

Em síntese, ao contrário de nossas expectativas, idade de abandono, biomassa vegetal acima do solo e fertilidade do solo parece não serem bons preditores da composição e diversidade funcional na Caatinga. Embora haja evidências de que água e nutrientes explicam parte da variação funcional inter e intraespecífica apresentada pelas plantas e também atuam como forças organizadoras das assembleias de plantas ao longo de gradientes desses recursos (Rito et al. 2017; Sfair et al. 2017), a presença de filtros ambientais e ou a competição não parecem ser as forças predominantes no processo de regeneração aqui estudado. É claro, sempre há possibilidade de que assembleias estejam organizadas a partir de processos não mensurados aqui, como a herbivoria por animais domésticos. Todavia, a emergência deste modelo sucessional de caráter aleatório, associado às informações sobre rebrota e recrutamento na Caatinga, dão suporte a hipótese de que a regeneração desta floresta em paisagens antrópicas é controlada pela limitação de dispersão e padrões de recrutamento associados a rebrota. Esta é uma hipótese que precisa ser corroborada por estudos adicionais, particularmente estudos experimentais monitorando a contribuição relativa dos mecanismos de regeneração e a relação desses com potenciais filtros ambientais.

Agradecimentos

Nós gostaríamos de agradecer as pessoas que ajudaram nas atividades de campo e mensuração dos atributos funcionais. Ao guia de campo Genivaldo. Aos laboratórios IPA (Empresa Pernambucana de Pesquisa Agropecuária) e Agrolab (Análises Ambientais Ltda.) pelas análises de solo. Ao PELD (Projeto Ecológico de Longa Duração) Catimbau. E, a FACEPE (Fundação de Apoio e Amparo a Pesquisa em Pernambuco) pela bolsa concedida ao primeiro autor.

Referências Bibliográficas

- Abràmoff, M.D., Magalhães, P.J. & Ram, S.J. 2004. Image processing with image J. *Biophotonics International* 11: 36–42.
- Aide, T.M., & Grau, H.R., 2004. Globalization, migration, and Latin American ecosystems. *Science* 305: 1915-1916.
- Alvarez-Añorve, M.Y., Quesada, M., Sánchez-Azoifeifa, G.A., Avila-Cabadilla, L.D & Gamon, J.A. 2012. Functional regeneration and spectral reflectance of trees during succession in a highly diverse tropical dry forest ecosystem. *American Journal of Botany* 99: 816-826.
- Arnan, X., Leal, I., Tabarelli, M., Andrade, J., Barros, M.F., Câmara, T., Jamelli, D., Knoechelmann, C. (...) & Andersen, A. A framework for deriving measures of chronic anthropogenic disturbance: surrogate, direct, single and multi-metric indices in Brazilian Caatinga. Submitted to: *Conservation Biology*.
- Arroyo-Rodríguez, V., Melo, F.P., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., Chazdon, R., Meave, J.A., Norden, N., Santos, B.A., Leal, I.R. and M. Tabarelli. 2017. Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: new insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 92: 326-340.
- Barros, M.F., Pinho, B.X., Leão, T. & Tabarelli, M. 2017. Soil attributes structure plant assemblages across an Atlantic forest mosaic. *Journal of Plant Ecology*. DOI: <https://doi.org/10.1093/jpe/rtx037>.

- Barros, M.F.G.S.B. *Regeneração natural da Caatinga: mudanças nas diversidades taxonômica, funcional e filogenética das assembleias de plantas*. Tese de Doutorado, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, Brasil.
- Bazzaz, F., & Pickett, S.T.A. 1980. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 287-310.
- Borchert, R. 1994. Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology* 75: 1437-1449.
- Boukili, V.K., & Chazdon, R.L. 2017. Environmental filtering, local site factors and landscape context drive changes in functional trait composition during tropical forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 24: 37–47.
- Brandani, A., Hartshorn, G.S. & Orians, G.H. 1988. Internal heterogeneity of gaps and species richness in Costa Rica tropical wet forest. *Journal of Tropical Ecology* 68: 99-119.
- Brown, S., and A. E. Lugo, 1982. The Storage and Production of Organic Matter in Tropical Forests and Their Role in the Global Carbon Cycle. *Biotropica* 14:161-187.
- Brown, S., & Lugo, A.E. 1990. Tropical secondary forests. *Journal of Tropical Ecology* 6: 1-32.
- Castelletti, C.H.M., Silva, J.M.C., Tabarelli, M. & Santos, A.M.M. 2004. Quanto ainda resta da Caatinga? Uma estimativa preliminar. Pp 91-100 In Silva, J.M. C., Tabarelli, M., Fonseca, M.T. & Lins, L.V. (Orgs.) Biodiversidade da Caatinga: áreas e ações prioritárias para a conservação. Ministério do Meio Ambiente, Brasília.
- Cavender-Bares, J., Kozac, K.H., Fine, P.V.A. & Kembel, S.W. 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters* 12: 693-715.
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S. L., Swenson, N. G., & Zanne, A. E. 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters* 12: 351-366.
- Chazdon, R.L., Letcher, S.G., van Breugel, M., Martínez-Ramos, M., Bongers, F. & Finegan, B. 2007. Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 362: 273-289.
- Chazdon, R.L. 2008. Beyond deforestation: restoring forests and ecosystem services on degraded lands. *Science* 320: 1458-1460.
- Chazdon, R.L. 2012. Regeneração de florestas tropicais. Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. *Ciências Naturais* 7: 195-218.

- Cingolani, A.N., Cabido, M., Gurvich, D.E., Renison, D. & Díaz, S. 2007. Filtering process in the assembly of plant communities: Are species presence and abundance driven by the same traits? *Journal of Vegetation Science* 18: 911-920.
- Coimbra-Filho, A.F. & Câmara, I.G. 1996. *Os limites originais do bioma Mata Atlântica na região Nordeste do Brasil*. Fundação Brasileira para Conservação da Natureza, Rio de Janeiro, Brasil.
- Connell, J.H. & Slatyer, R.O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist* 111: 1119-1144.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Diaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., ter Steege, H., Morgan, H.D., Van Der Heijden, M.G.A., Pausas, J.G. & Poorter, H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335–380.
- Cornwell, W.K., Schwilk, D.W. & Ackerly, D.D. 2006. A trait-based test for habitat filtering: Convex hull volume. *Ecology* 87: 1465–1471.
- Dinnage, R. 2009. Disturbance alters the phylogenetic composition and structure of plant communities in an old field system, PloS ONE e7071.
- Dirzo, R., Young, H.S., Mooney, H.A. & Cabellos, G. 2011. *Seasonality tropical dry forest*. Washington DC: Island Press.
- Egler, F.E. 1954. Vegetation science concepts I. Initial floristic composition, a factor in old-field vegetation development with 2 figs. *Plant Ecology* 4: 412-417.
- EMBRAPA. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. Centro Nacional de Pesquisas de Solos. 1997. *Manual de métodos de análise de solo* (Rio de Janeiro, RJ: Embrapa).
- FAO. *Food and Agriculture Organization*. 2010. Global Forest Resources Assessment 2010. FAO, Rome, Italy.
- Figuerôa, J. M., Pareyn, F.G.C., Araújo, E.L., Silva, C.E., Santos, V.F., Cutler, D.F., Baracat, A. and Gasson, P. 2006. Effects of cutting regimes in the dry and wet season on survival and sprouting of woody species from the semi-arid caatinga of northeast Brazil. *Forest Ecology and management* 229: 294-303.
- Fukami, T. 2015. Historical Contingency in Community Assembly: Integrating Niches, Species Pools, and Priority Effects. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 46: 1-23.

- Garnier, E., Shipley, B., Roumet, C. & Laurent, G. 2001. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology* 15: 688–695.
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C. & Toussaint, J.P. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85: 2630–2637.
- Gitay, H. & Noble, I.R. 1997. *What are plant functional types and how should we seek them?* In Smith, T.M., Shugart, H.H., Woodward, F.I. (eds.), *Plant functional types*, 3–19. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Glenn-Lewin, D.C., Peet, R.K. & Veblen, T.T. (Eds.). 1992. *Plant succession: theory and prediction* (Vol. 11). Springer Science & Business Media.
- Gómez, J.P., Bravo, G.A., Brumfield, R.T., Tello, J.G. & Cadena, C.D. 2010. A phylogenetic approach to disentangling the role of competition and habitat filtering in community assembly of Neotropical forest birds. *Journal of Animal Ecology* 79: 1181–1192.
- Grime, J.P. 2001. *Plant Strategies, Vegetation Processes and Ecosystem Properties*, 2nd edn. Wiley, Chichester.
- Guariguata, M.R. & Ostertag, R. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* 148: 185–206.
- Hidasi-Neto, J., Barlow, J. & Cianciaruso M. 2012. Bird functional diversity and wildfires in the Amazon: the role of forest structure. *Animal Conservation* 15: 407–415.
- Hubbell, S.P. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. University Press, Princeton.
- Jacomine, P.K.T., Almeida, J.C., & Medeiros, L.A.R. 1973. *Levantamento exploratório-reconhecimento de solos do estado do Ceará. Descrição de perfis de solos e análises*. MA/DNPEA-SUDENE/DRN.
- Jaramillo, V.J., Martínez-Yrizar, A. & Sanford Jr., R.L. 2011. Primary productivity and biogeochemistry of seasonally dry tropical forests. In *Seasonally dry tropical forests* (pp. 109–128). Island Press/Center for Resource Economics.
- Kahmen, S. & Poschlod, P. 2004. Plant functional trait responses to grassland succession over 25 years. *Journal of Vegetation Science* 15: 21–32.

- Katabuchi, M., Kurokawa, H., Davies, S.J., Tan, S. & Nakashizuka, T. 2012. Soil resource availability shapes community trait structure in a species-rich dipterocarp forest. *Journal of Ecology* 100: 643–651.
- Kitajima, K., Llorens, A.-M., Stefanescu, C., Timechenko, M.V., Lucas, P.W. & Wright, S.J. 2012. How cellulose-based leaf toughness and lamina density contribute to long leaf lifespans of shade-tolerant species. *New Phytologist* 195: 640–652.
- Kluge, M. & Ting, I.P. 1978. *Crassulacean Acid Metabolism: Analysis of an Ecological Adaptation*. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- Kobe, R.K. 1999. Light gradient partitioning among tropical tree species through differential seedling mortality and growth. *Ecology* 80: 187–201.
- Kraft, N.J.B., Valencia, R. & Ackerly, D.D. 2008. Functional traits and niche-based tree community assembly in an evergreen forest. *Science* 322: 580–582.
- Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J. & Forbes, T.D.A. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology & Evolution* 12: 474–478.
- Lebrija-Trejos, E., Bongers, F., Pérez-García, E.A. & Meave, J.A. 2008. Successional change and resilience of a very dry tropical deciduous forest following shifting agriculture. *Biotropica* 40: 422–431.
- Lebrija-Trejos, E., Pérez-García, E.A., Meave, J.A., Bongers, F. & Pooter, L. 2010. Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. *Ecology* 91:386–398.
- Lebrija-Trejos, E., Pérez-García, E. A., Meave, J. A., Pooter, L. & Bongers, F. 2011. Environmental changes during secondary succession in a tropical dry forest in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 27: 477–489.
- Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M.F., Holt, R.D., Shurin, J.B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M. & Gonzalez, A. 2004. The metacommunity concept: a framework for multiscale community ecology. *Ecology Letters* 7: 601–613.
- Lohbeck, M., Pooter, L., Lebrija-Tejos, E., Martínez-Ramos, M., Meave, J.A., Paz, H. (...) & Bongers, F. 2013. Successional changes in functional composition contrast for dry and wet tropical forest. *Ecology* 94: 1211–1216.
- Lu, D., Moran, E. & Mausel, P. 2002. Linking Amazonian secondary succession forest growth to soil properties. *Land Degradation & Development* 13: 331–343.

- MacArthur, R.H. & Levins, R. 1967. Limiting similarity convergence and divergence of coexisting species. *American Naturalist* 101: 377–385.
- Marquard, E., Weigelt, A., Temperton, V.M., Roscher, C., Schumacher, J., Buchmann, N. (...) & Schmid, B. 2009. Plant species richness and functional composition drive overyielding in a six-year grassland experiment. *Ecology* 90: 3290–3302.
- Melo, F.P.L., Arroyo-Rodríguez, V., Fahrig, L., Martínez-Ramos, M. & Tabarelli, M. 2013. On the hope for biodiversity-friendly tropical landscapes. *Trends in Ecology and Evolution* 28: 462–468.
- Miles, J. 1987. Vegetation succession: past and present perceptions. In *Symposium of the British Ecological Society*.
- Montgomery, R. & R. Chazdon. 2002. Light gradient partitioning by tropical tree seedlings in the absence of canopy gaps. *Oecologia* 131: 165–174.
- Murphy, P.G. & Lugo, A.E. 1986. Ecology of Tropical Dry Forest. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 17: 67–88.
- Niinemets, Ü. 1998. Are compound-leaved woody species inherently shade-intolerant? An analysis of species ecological requirements and foliar support costs. *Plant Ecology* 134: 1–11.
- Niinemets, Ü., Portsmouth, A., Tena, D., Tobias, M., Matesanz, S. & Valladares, F. 2007. Do we underestimate the importance of leaf size in plant economics? Disproportional scaling of support costs within the spectrum of leaf physiognomy. *Annals of Botany* 100: 283–303.
- Noble, I.R. & Slayter, R.O. 1980. The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. *Vegetatio* 43: 5–21.
- Norden, N., Angarita, H.A., Bongers, F., Martínez-Ramos, M., Granzow-de la Cerda, I., Van Breugel, M. (...) & Chazdon, R.L. 2015. Successional dynamics in Neotropical forests are as uncertain as they are predictable. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 112: 8013–8018.
- Odum, E.P. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science* 164: 262–270.
- Ogburn, R. & Edwards, E. 2012. Quantifying succulence: a rapid, physiologically meaningful metric of plant water storage. *Plant, Cell and Environment* 35: 1533–1542.
- Pennington, R.T., Lavin, M. & Oliveira-Filho, A. 2009. Woody plant diversity, evolution, and ecology in the Tropics: Perspectives from Seasonally Dry Tropical Forests. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 40: 437–57.

- Pereira, I.M., Andrade, L.A., Costa, J.R.M. & Dias, J.M. 2001. Regeneração natural em um remanescente de Caatinga sob diferentes níveis de perturbação, no agreste paraibano. *Acta Botanica Brasilica*, 15: 431-426.
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Hart, M.S., Cornwell, W.K., Craine, J.M., Gurvich, D.E., Urcelay, C. (...) & Cornelissen, J.H.C. 2013. New handbook for 58urner asp5858 measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61: 167:234.
- Pickett, S.T.A., Collins, S.L. & Armesto, J.J. 1987. A hierarchical consideration of causes and mechanisms of succession. *Vegetatio* 69: 109-114.
- Pineda-García, F., Paz, H. & Meinzer, F.C. 2013. Drought resistance in early and late secondary successional species from a tropical dry forest: the interplay between xylem resistance to embolism, sapwood water storage and leaf shedding. *Plant, Cell and Environmental* 36: 405-418.
- Pinho, B.X., Melo, F.P.L., Arroyo-Rodríguez, V., Piercee, S., Lohbeck, M., Tabarelli, M. 2017. Soil-mediated filtering organizes tree assemblages in regenerating tropical forests. *Journal of Ecology* 106: 137-147.
- Prach, K., Pyšek, P. & Šmilauer, P. 1997. Changes in species traits during succession: a search for pattern. *Oikos* 79: 201-205.
- Quesada, M., Álvarez-Añorve, M. Cabadilha, L. D. A. 2014. Mauricio Quesada, Mariana Álvarez-Añorve, Luis Ávila-Cabadilla, Alicia Castillo, Martha Lopezaraiza-Mikel, Silvana Martén-Rodríguez, Victor Rosas-Guerrero, Roberto Sáyago, Gumersindo Sánchez-Montoya, José Miguel Contreras-Sánchez, Francisco Balvino-Olvera, Sergio Ricardo, Sergio Lopez-Valencia Olvera-García, Natalia Valdespino-Vázquez. Tropical Dry Forest Ecological Succession in Mexico: Synthesis of a Long-Term Study. In: *Tropical dry forests in the Americas: ecology, conservation and management*. Pp. 17-33.
- R Core Team. 2017. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rao, C.R. 1982. Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. *Theoretical Population Biology* 21: 24-43.
- Reich, P.B., Uhl, C., Walters, M.B. & Ellsworth, D.S. 1991. Leaf life-span as a determinant of leaf structure and function among 23 Amazonian tree species. *Oecologia* 86:16-24.
- Reich, P.B., Tilman, D., Naeem, S., Ellsworth, D.S., Knops, J., Craine, J., Wedin, D. & Trost, J. 2004. Species and functional group diversity independently influence biomass

- accumulation and its response to CO₂ and N. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101: 10101-10106.
- Richards, P.W. 1952. *The Tropical Rain Forest*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ricotta, C. & Moretti, M. 2011. CWM and Rao's quadratic diversity: a unified framework for functional ecology. *Oecologia* 167: 181–188.
- Rito, F.K., Arroyo-Rodríguez, V., De Queiroz, T.R., Leal, I. & Tabarelli, M. 2017. Precipitation mediates the effect of human disturbance on the Brazilian Caatinga vegetation. *Journal of Ecology*, 105: 828-838.
- Rosado, B.H.P. 2006. *A importância da inclusão de diferentes dimensões de variação de características morfo-fisiológicas e de crescimento para o entendimento dos padrões de dominância de plantas de restinga*. Dissertação de Mestrado – Universidade Estadual de Campinas, Campinas, São Paulo.
- Ryser, P., Bernardi, J. & Merla, A. 2008. Determination of leaf fresh mass after storage between moist paper towels: constraints and reliability of the method. *Journal of Experimental Botany* 59: 2461-2467.
- Sampaio E.V.S.B., Araújo E.L., Salcedo, I.H. & Tiessen, H. 1998. Regeneração da vegetação de Caatinga após corte e queima, em Serra Talhada, PE. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 33: 621-632.
- Sampaio, E., Gasson, P., Baracat, A., Cutler, D., Pareyn, F. and Lima, K.C. 2010. Tree biomass estimation in regenerating areas of tropical dry vegetation in northeast Brazil. *Forest Ecology and Management* 259: 1135-1140.
- Sams, M.A., Lai, H.R., Bonser, S.P., Vesk, P.A., Kooyman, R.M., Metcalfe, D.J. (...) & Mayfield, M.M. 2017. Landscape context explains changes in the functional diversity of regenerating forests better than climate or species richness. *Global Ecology and Biogeography* 26: 1165-1176.
- Sfair J.C., de Bello, F., França, T.Q., Baldauf, P. & Tabarelli, M. 2017. Chronic human disturbance affects plant trait distribution in a seasonally dry tropical forest. *Environmental Research Letters* DOI 10.1088/1748-9326/aa9f5e
- Silva, J.M.C., Leal, I.R. & Tabarelli, M. 2017. Caatinga – The largest tropical dry forest region in South America. Springer International Publishing.
- SNE. Sociedade Nordestina de Ecologia. *Projeto Técnico para a Criação do Parque Nacional do Catimbau/PE* – versão final, em cumprimento ao contrato nº 086-00/02, Subprojeto “Proposta para criação do Parque Nacional do Catimbau/PE”. 2002.

- Tabarelli, M. 2012. Perturbações Antrópicas, Mudanças Climáticas e a Biota Futura da Caatinga. *Projeto do Programa de Pesquisa Ecológica de Longa Duração*. Recife, Pernambuco, Brasil.
- Tabarelli, M., Siqueira, F.F.S., Backé, J., Wirth, R. and Leal, I.R. 2017. Ecology of leaf-cutting ants in human-modified landscapes. In: Oliveira, Paulo S. and Koptur, Suzanne (editors): *Ant-Plant Interactions: Impacts of Humans on Terrestrial Ecosystems*, p 73-90. Cambridge University Press.
- Vendramini, F., Díaz, S., Gurvich, D.E., Wilson, P.J., Thompson, K. & Hodgson, J.G. 2002. Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species. *New Phytologist* 154: 147-157.
- Villéger, S., Mason, N.W.H. & Mouillot, D. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89: 2290-2301.
- Westoby, M. & Wright, I.J. 2006. Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* 21: 261-268.
- Wilson, J.B. 1999. Assembly rules in plant communities. In Weiher, A. & Keddy, P. (ed) *Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats*. Cambridge University Press, Cambridge, 130-164.
- Wright, I.J., Reich, P., Westoby, M., Ackerly, D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J.H.C. (...) & Villar, R. 2004. The world wide leaf economic spectrum. *Nature* 428:821-827.

Legendas das Figuras

Figura 1. Mapa da área de estudo com a identificação das florestas em regeneração natural (quadrados pretos; 4 a 70 anos) e as florestas maduras (quadrados brancos; sem histórico recente de uso agrícola) no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Brasil.

Figura 2. Correlação entre a média ponderada pela abundância dos atributos funcionais em cada comunidade (do inglês *Community Weighted Mean*, CWM) e a idade de abandono, biomassa vegetal acima do solo e fertilidade do solo no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Brasil. SLA = Área Específica Foliar; LDMC = Conteúdo de Massa Seca Foliar; WD = Densidade da Madeira e ($H_{Máx}$ = Altura Máxima). As áreas controle/floresta madura são representadas pelo ponto médio e desvio padrão. As mesmas não fizeram parte das correlações.

Figura 3. Correlação entre o índice de diversidade funcional Rao e a idade de abandono, biomassa vegetal acima do solo e fertilidade do solo no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Brasil. As áreas de floresta madura são representadas pelo ponto médio e desvio padrão. As mesmas não fizeram parte das correlações.

Figura 4. Representação visual entre o valor observado do índice Rao (Rao Obs) e seu desvio em relação ao esperado ao acaso (Rao Aleat) para as parcelas em regeneração natural no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Brasil.

Figura 5. Escolonamento multidimensional não métrico (nMDS) dos trechos de florestas com base na composição funcional das 20 parcelas estudadas no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Brasil. A) Área foliar (Stress: 0.20), B) Área específica foliar (Stress: 0.20), C) Espessura foliar (Stress: 0.18), D) Suculência foliar (Stress: 0.19), E) Conteúdo de massa seca da folha (Stress: 0.21), F) Densidade da madeira (Stress: 0.22) e G) Altura máxima (Stress: 0.22).

Figura 1.

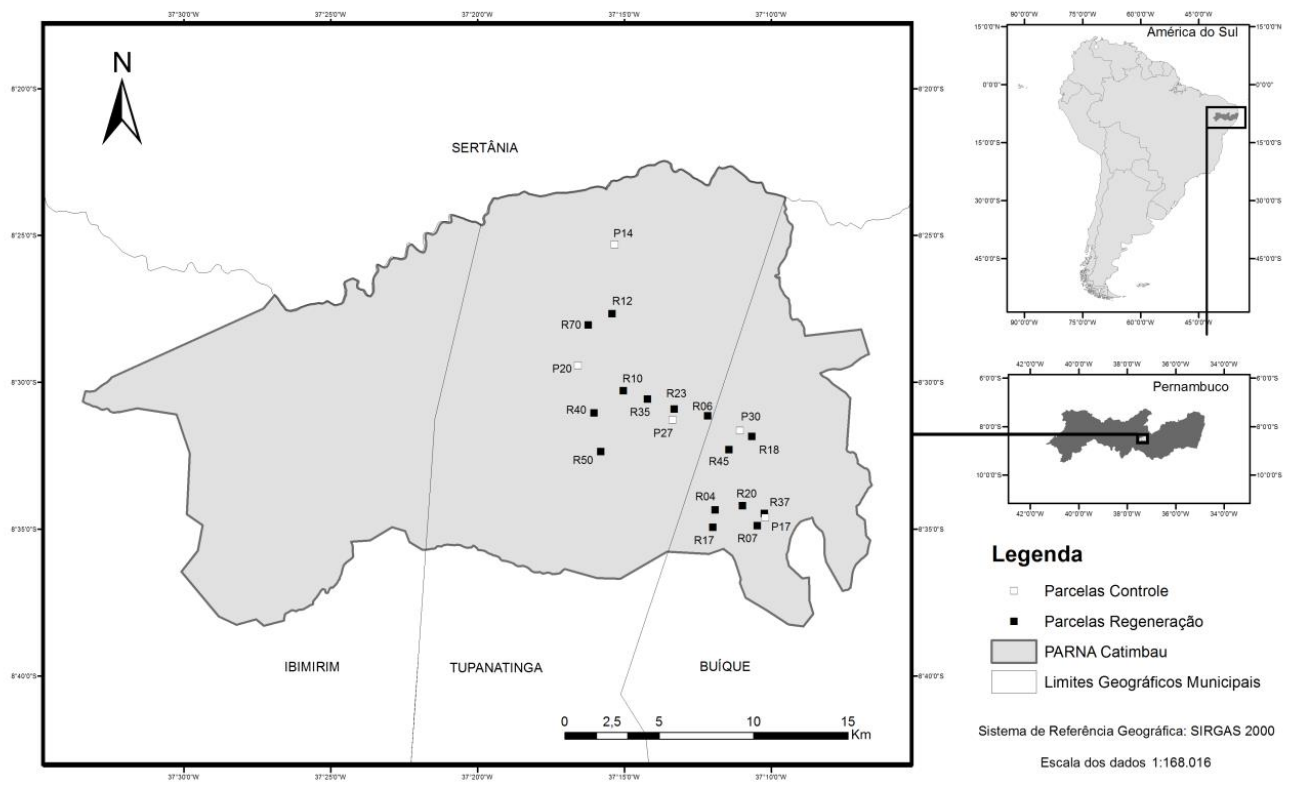
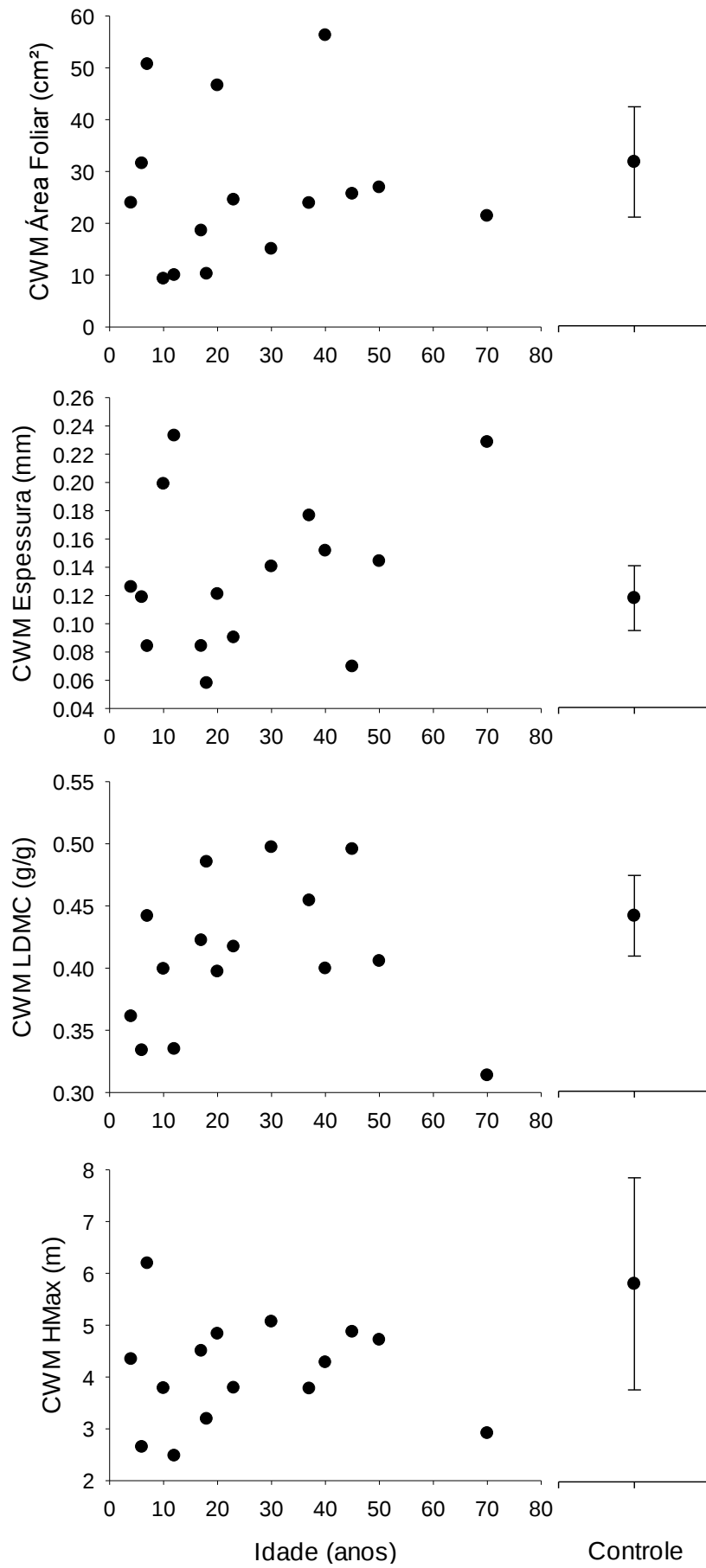
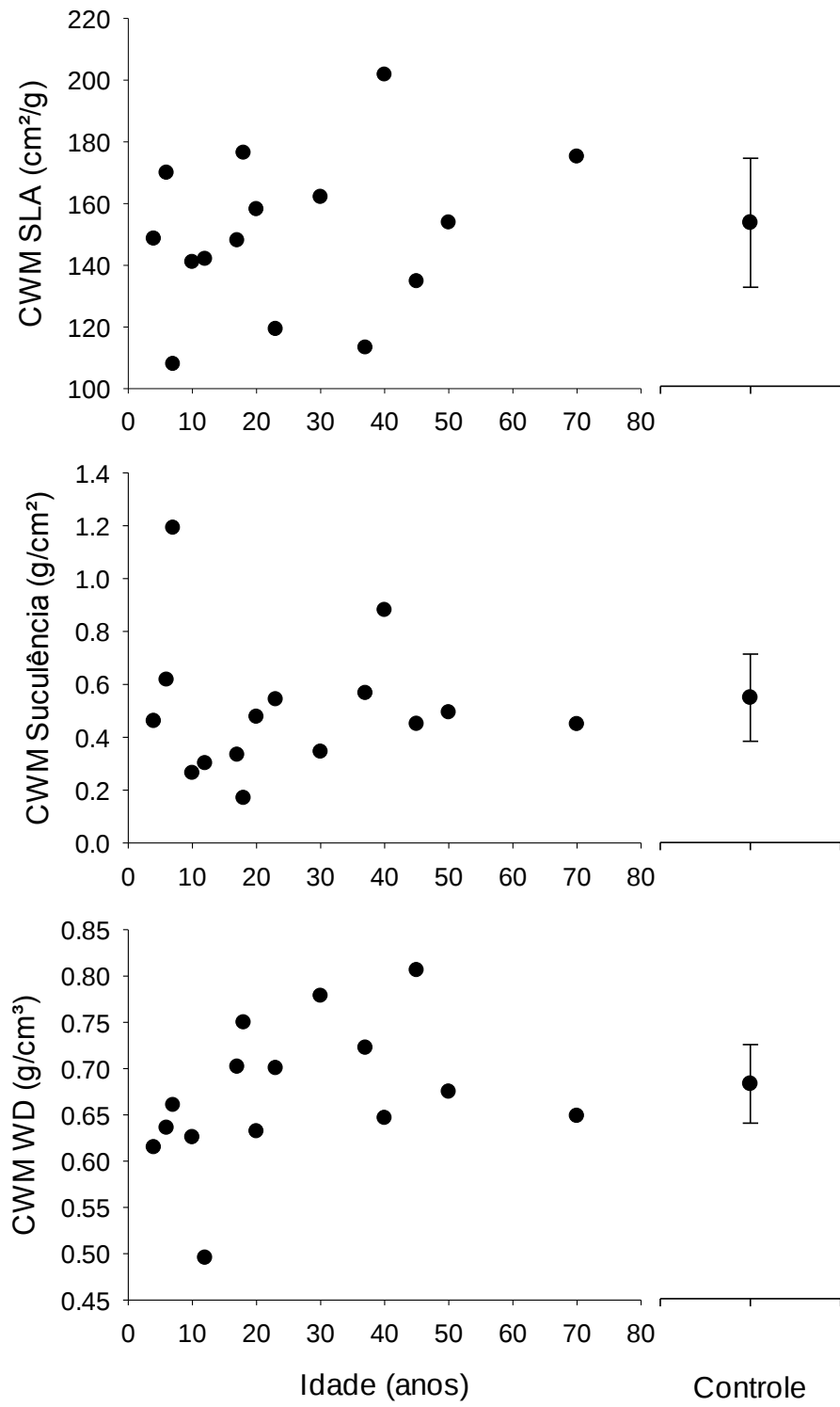
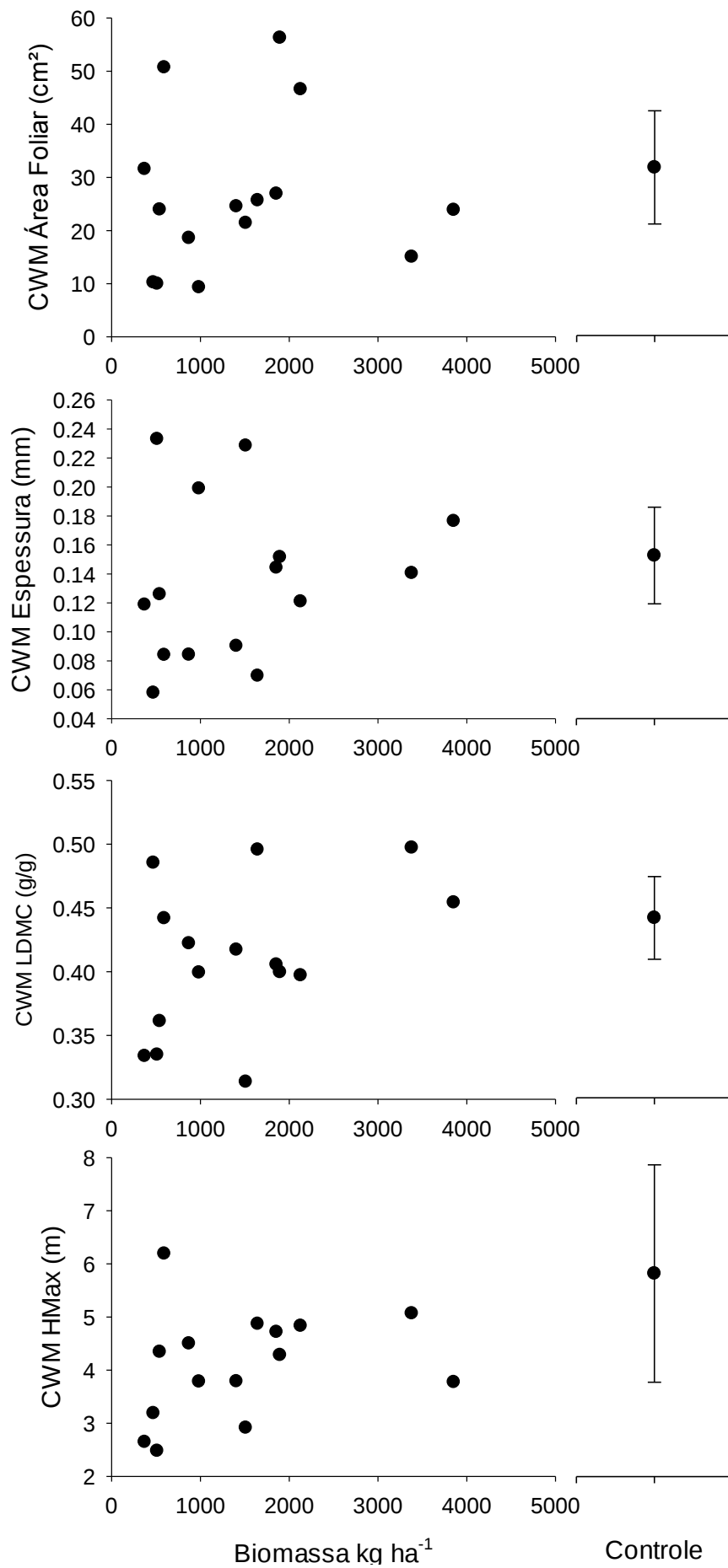
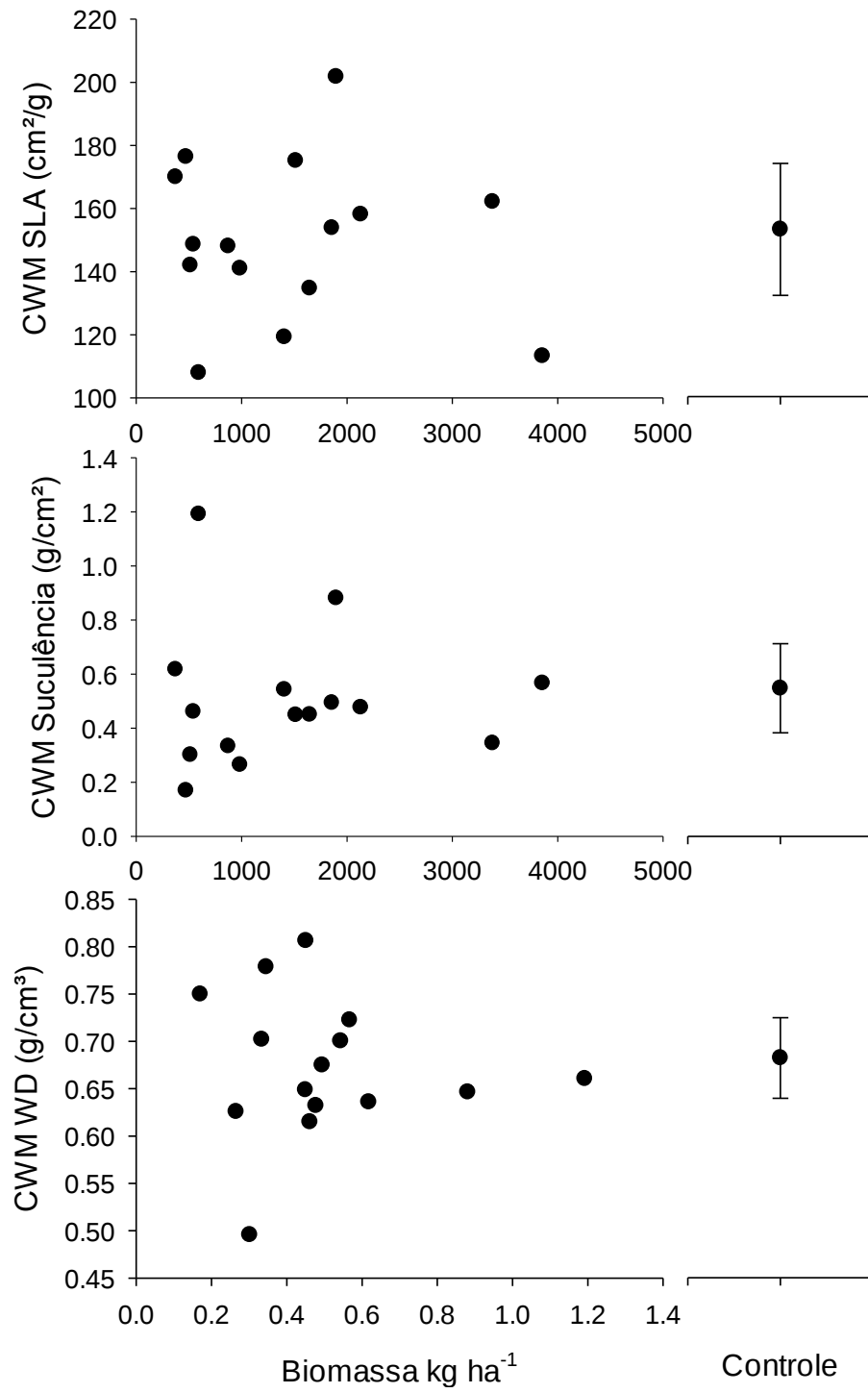


Figura 2.









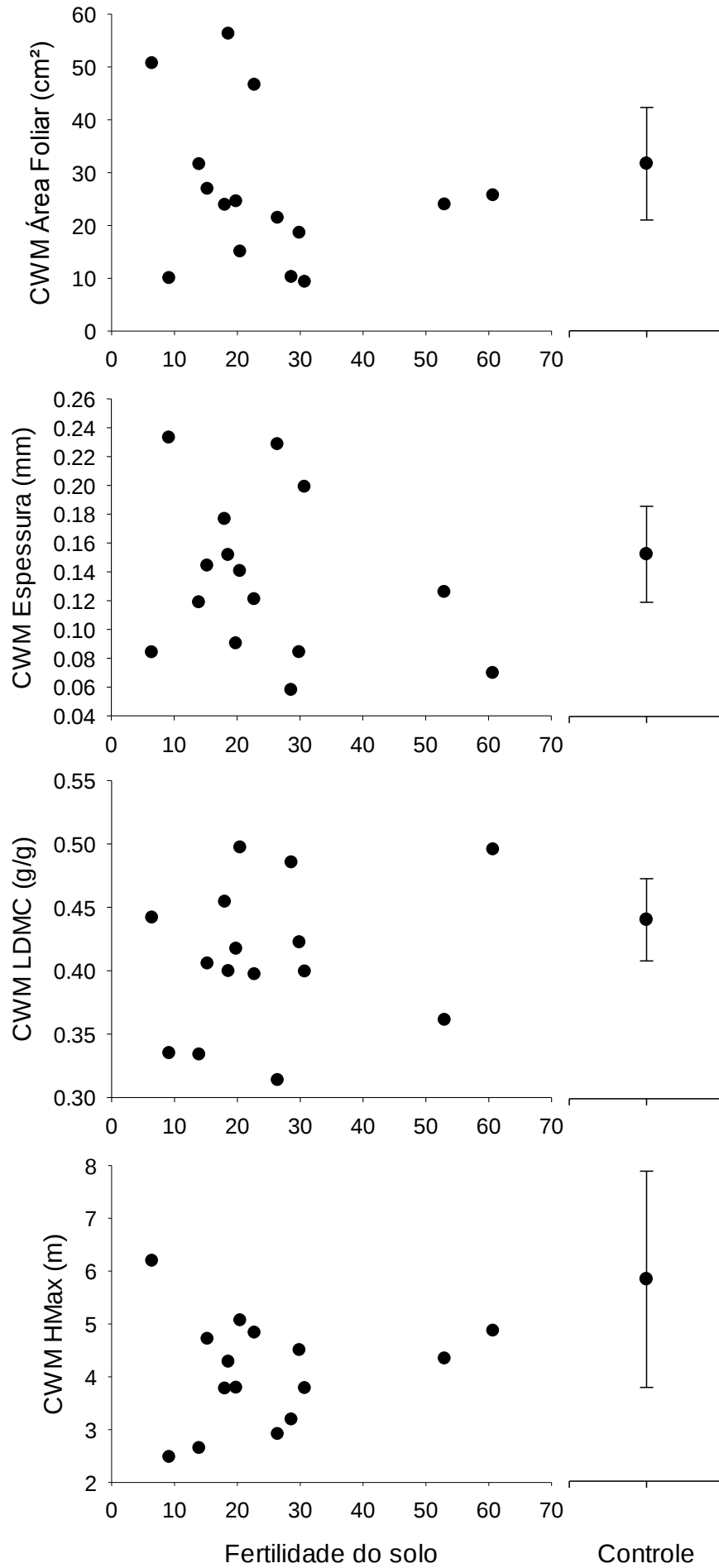
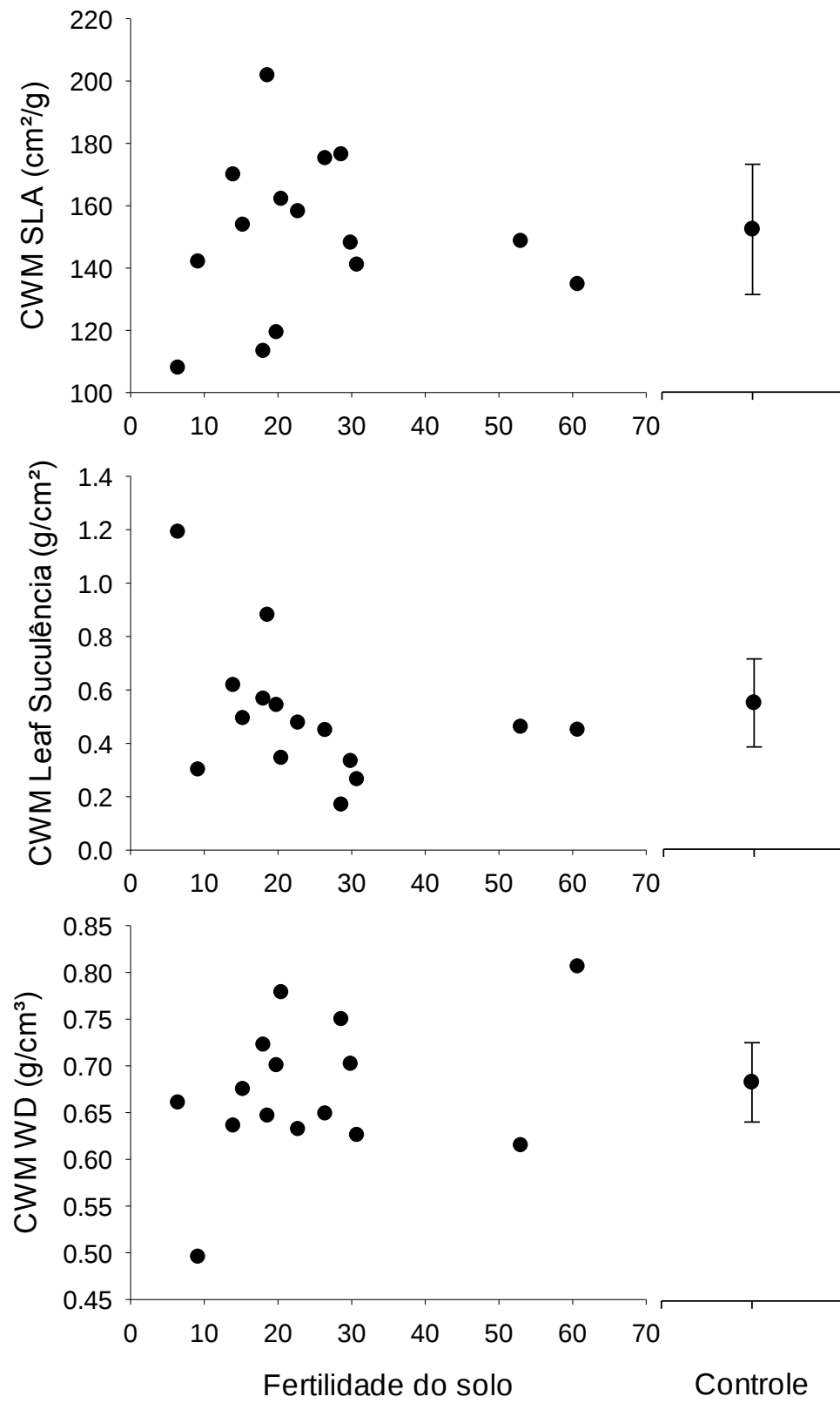


Figura 3.



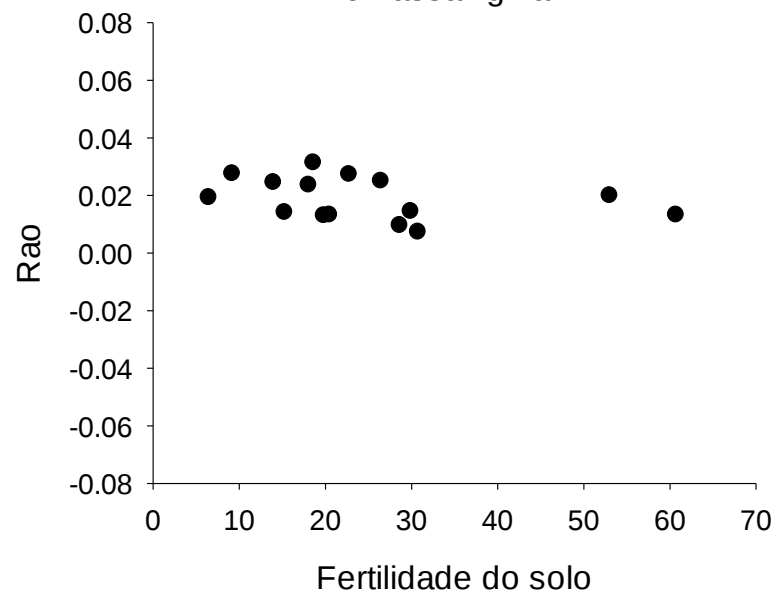
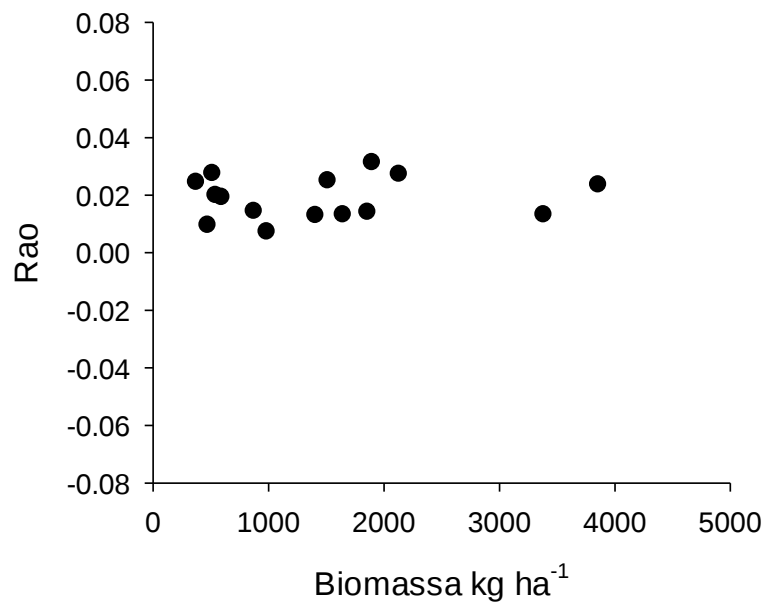
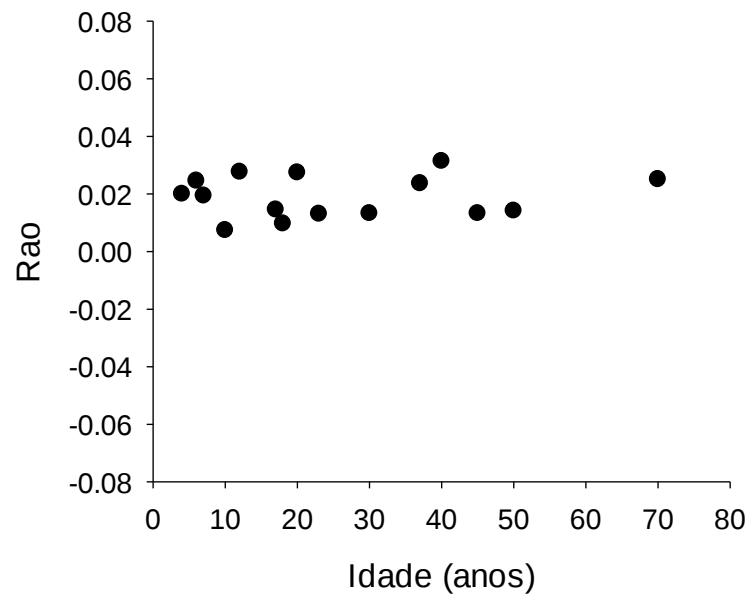


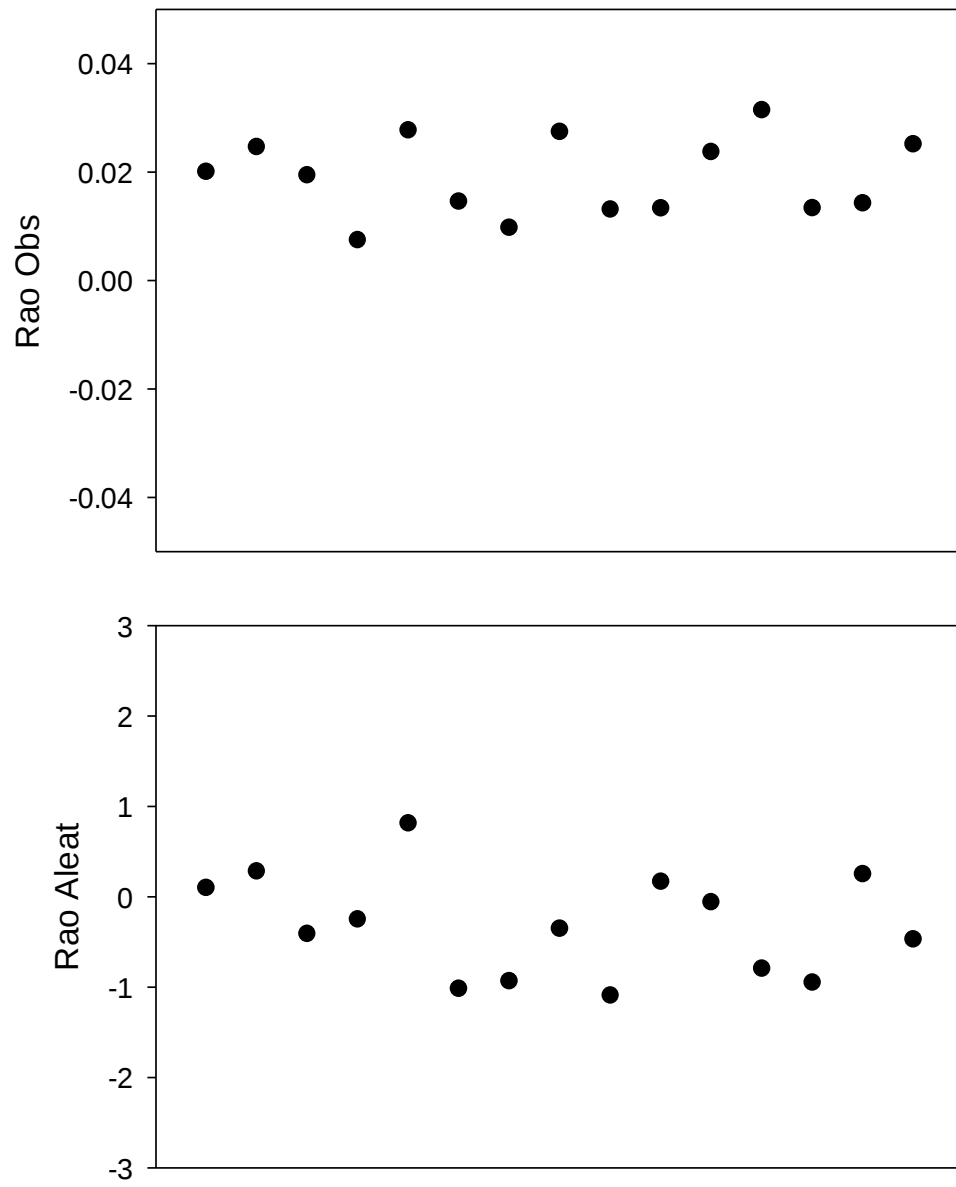
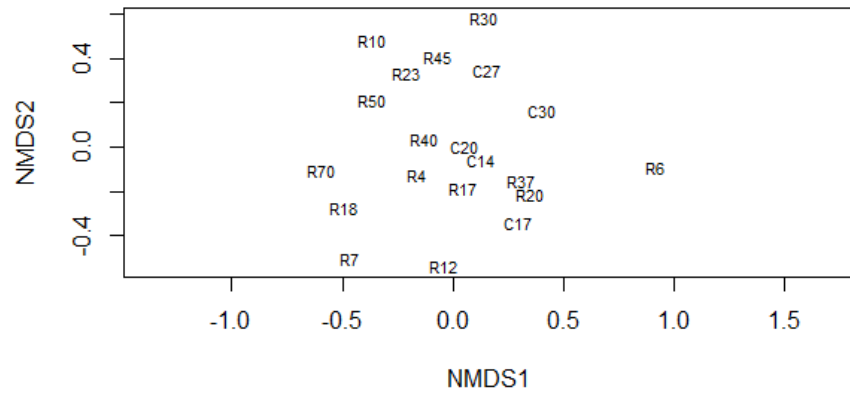
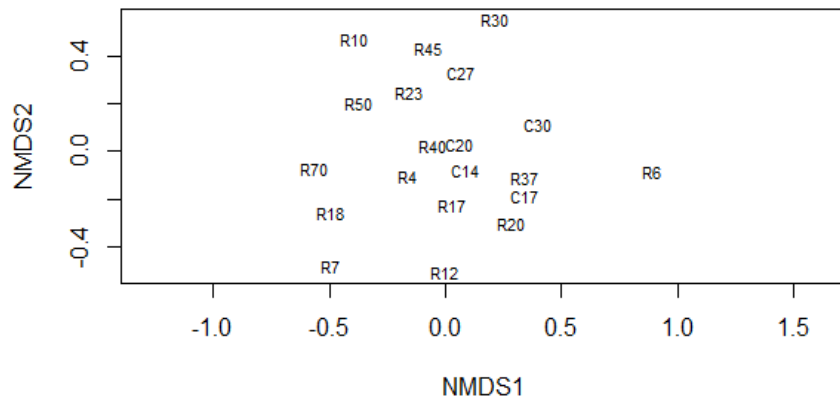
Figura 4.

Figura 5.

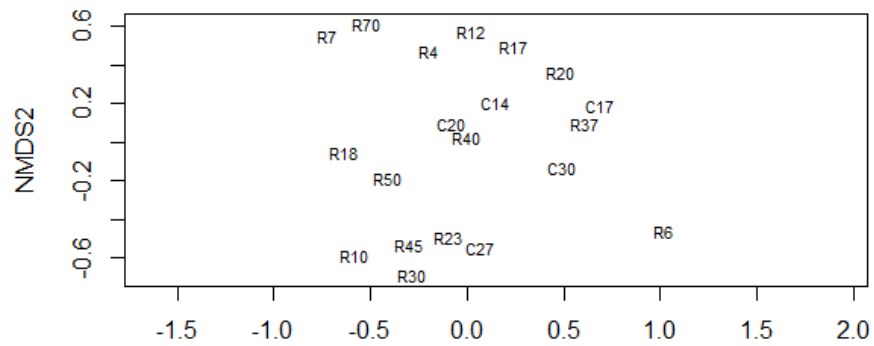
A)



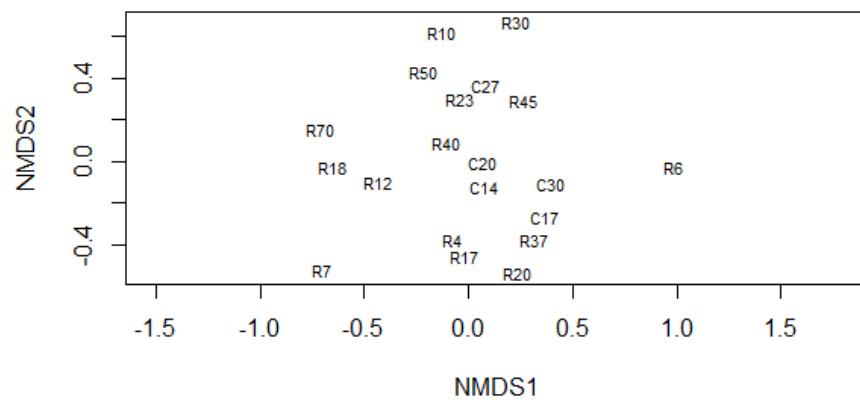
B)



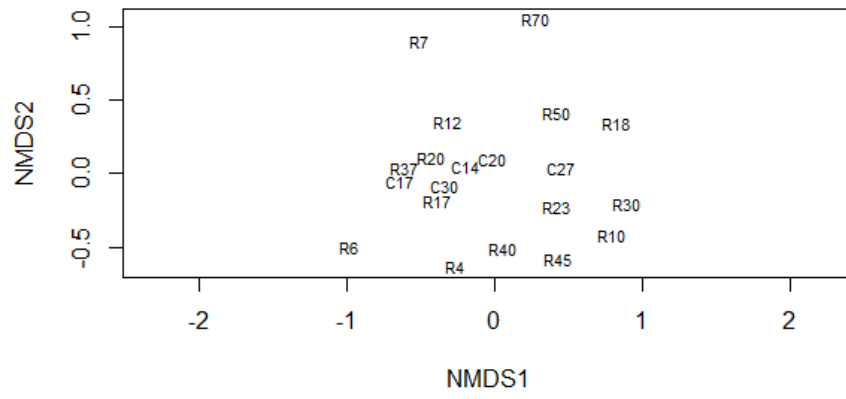
C)



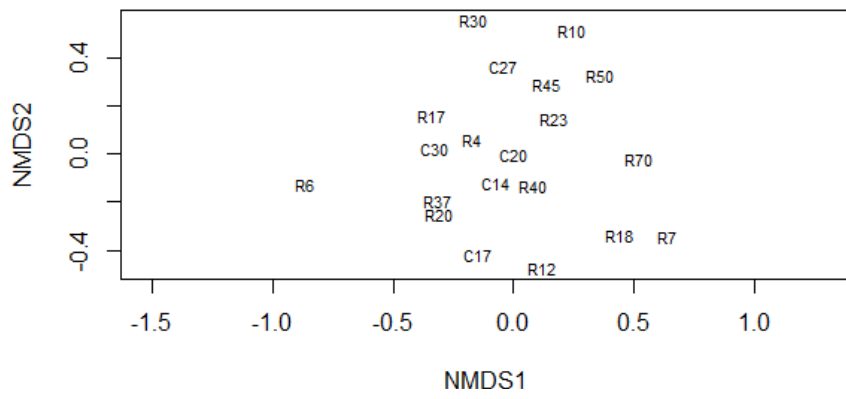
D)



E)



F)



G)

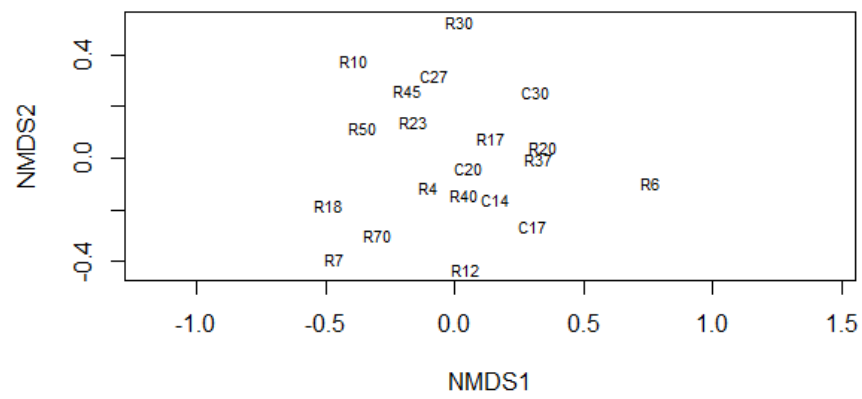


Tabela 1. Fatores químicos e físicos do solo analisados em relação ao tempo de regeneração natural no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Brasil.

Atributos do solo	R² (Regressão linear)	p valor
Matéria orgânica (g/kg ⁻¹)	0,01	0,69
CTC (cmolc/dm ³)	0,02	0,57
pH (H ₂ O)	0,05	0,38
P (mg/dm ³)	0,17	0,12
K (cmolc/dm ³)	0,20	0,09
Al (cmolc/dm ³)	0,01	0,71
V (%)	0,03	0,52
Densidade aparente (g/cm ³)	0,06	0,34
Areia (%)	0,01	0,68
Argila (%)	0,15	0,15
Umidade residual (%)	0,07	0,31

Tabela 2. Variação entre todas as espécies de plantas lenhosas, árvores e arbustos, mensuradas nas 20 parcelas de estudo no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Brasil.

Atributo funcional	Variabilidade interespecífica
Área Foliar (LA)	0.29 – 306.28
Área Foliar Específica (SLA)	11.17 – 585.13
Suculência	<0.01 – 3.24
Espessura	0.01 – 0.54
Conteúdo de Massa Seca da Folha (LDCM)	0.14 – 0.77
Densidade da Madeira (WD)	0.20 – 1.46
Altura Máxima (H_{Max})	1.00 – 11.50

Tabela 3. Correlações entre variáveis preditoras (idade de abandono pelo homem, biomassa vegetal acima do solo e fertilidade do solo) e variáveis resposta sobre composição funcional (área foliar; área específica foliar, SLA; espessura foliar; suculência foliar; conteúdo de massa seca da folha, LDMC; densidade da madeira, WD e altura máxima, H_{Max}) e diversidade funcional (RaoQ) via regressões múltiplas para o Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Brasil.

	R²	p value
Área foliar	0.06	
Idade		0.87
Biomassa		0.91
Fertilidade do solo		0.44
SLA	0.14	
Idade		0.22
Biomasss		0.37
Fertilidade do solo		0.89
Espessura foliar	0.18	
Idade		0.35
Biomassa		0.97
Fertilidade do solo		0.28
Suculência foliar	0.13	
Idade		0.93
Biomassa		0.90
Fertilidade do solo		0.21
LDMC	0.31	
Idade		0.32
Biomassa		0.06
Fertilidade do solo		0.26
WD	0.38	
Idade		0.80
Biomassa		0.13
Fertilidade do solo		0.11

H_{Máx}	0.13	
Idade		0.46
Biomassa		0.24
Fertilidade do solo		0.57
RaoQ	0.14	
Idade		0.61
Biomassa		0.95
Fertilidade do solo		0.23

Tabela 4. Teste t entre as áreas em regeneração natural (4 a 70 anos de abandono pelo homem após agricultura de corte-e-queima) e as áreas controle (sem histórico de uso humano recente) no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Brasil. SLA = área específica foliar; LDMC = conteúdo de massa seca da folha; WD = densidade da madeira; $H_{Máx}$ = altura máxima e RaoQ = diversidade funcional. Em negrito o resultado com diferença significativa ($p < 0.05$).

	Secondary forest plot (mean $\pm$ SD)	Controle (mean $\pm$ SD)	p value
Área foliar	26.33 $\pm$ 14.07	31.63 $\pm$ 9.52	0.46
SLA	150.18 $\pm$ 24.59	153.02 $\pm$ 18.69	0.82
Espessura	0.13 $\pm$ 0.05	0.15 $\pm$ 0.02	0.51
Suculência	0.50 $\pm$ 0.24	0.54 $\pm$ 0.14	0.72
LDMC	0.41 $\pm$ 0.05	0.44 $\pm$ 0.02	0.28
WD	0.67 $\pm$ 0.07	0.68 $\pm$ 0.03	0.80
$H_{Máx}$	4.09 $\pm$ 0.97	5.82 $\pm$ 1.83	0.02
RaoQ	0.01 $\pm$ <0.01	0.01 $\pm$ <0.01	0.97

Material Suplementar 1. Imagens das áreas em processo de regeneração natural, após uso para agricultura de corte-e-queima, no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Brasil. (A) Comunidade com quatro anos; (B) Comunidade com seis anos; (C) Comunidade com 12 anos; (D) comunidade com 18 anos; (E) Comunidade com 37 anos e (F) Comunidade com 45 anos.



Material Suplementar 2. Resultado das entrevistas semiestruturadas realizadas com os moradores locais em 2014 no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Brasil. R = Regeneração, seguido da idade da parcela.

Parcela	Local	Idade (Anos)	Entrevistados	Uso do solo	Plantação	Tempo de uso
R04	Frutuoso	4	3	Corte-e-queima	Pasto	Muitos anos
R06	Fazenda Óasis	6	3	Corte-e-queima	Milho	A plantação “morreu” logo que nasceu
R07	Casa de Farinha	7	2	Corte-e-queima	Milho, melancia e jerimum	Muitos anos
R10	Muquém	10	3	Corte-e-queima Retirada de tocos	Palma, milho, feijão, algodão e melancia	≅ 10 anos
R12	Açude Velho	12	2	Corte-e-queima	Milho, feijão, algodão e melancia	Poucos anos
R17	Sr. Ciço	17	3	Corte-e-queima	Mandioca	Não souberam informar
R18	Serrinha	18	2	Corte-e-queima Retirada de tocos	Mandioca, feijão e milho	Plantou 2 vezes e abandonou

R20	Tonho	20	3	Corte-e-queima	Mandioca	Não souberam informar
R23	Fazenda Geovane	23	3	Corte-e-queima	Milho, feijão, mandioca, palma e melancia	Plantou 2 vezes e abandonou
R30	Porto Seguro	30	3	Corte-e-queima	Milho, feijão, palma, mandioca e algodão	Muitos anos
R37	Loca da Cinza	37	2	Corte-e-queima	Milho	Não souberam informar
R40	Dor de Dente	40	2	Corte-e-queima	Milho, feijão e melancia	Não souberam informar
R45	Serrinha	45	3	Corte-e-queima	Mandioca e palma	Não souberam informar
R50	Dor de Dente	50	3	Corte-e-queima	Cajú	A plantação “morreu” logo que nasceu
R70	Túnel	70	3	Corte-e-queima	Milho, feijão e algodão	Muitos anos

Material Suplementar 3. Significados das características edáficas analisadas neste estudo.

MO = Matéria orgânica.

Densidade (g/cm³): Dap e Dr = Densidade aparente e real respectivamente. A aparente difere da real porque é obtida após secagem por 48h a 105 °C. Quanto maior a densidade menor a porosidade do solo e maior o impedimento mecânico para o crescimento das raízes.

Composição granulométrica (para determinar a textura do solo): **Areia grossa, areia fina, silte, argila e argila natural.**

Grau de flocculação = indica a proporção da fração argila que se encontra flocculada, indicando o grau de estabilidade dos agregados.

Umidade: residual (quantidade de água que permanece na amostra de solo seca ao ar ou a 40 °C); **0.33 Atm** (capacidade de campo = quantidade de água que o solo consegue reter) e **15 Atm** (ponto de murcha permanente = quantidade de água não disponível).

Água disponível (%) e Água disponível (mm/cm) = quantidade de água entre a capacidade de campo (0.33 Atm) e o ponto de murcha permanente (15 Atm).

P = fósforo.

pH = potencial hidrogeniônico.

Ca = Cálcio.

Mg = Magnésio.

Na = Sódio.

K = Potássio.

Al = Alumínio.

H = Hidrogênio (componente da acidez do solo).

S = soma das bases Ca + P + Mg (implicam no poder tampão do solo).

CTC (Capacidade de Troca Catiônica) = se S for baixa, significa que o que o solo troca H e/ou Al.

V = indica quanto da CTC é saturada por bases: um solo pode ter CTC alta, mas se V for baixa, sua fertilidade é pequena, pois significa que o que o solo troca não é nutriente, mas apenas H ou Al.

m = saturação por Al.

Manuscrito a ser enviado ao periódico *Ecology*

**5 SUCESSÃO E PERTURBAÇÕES ANTRÓPICAS CRÔNICAS COMO PROMOTORAS DE ELEVADA
SIMILARIDADE NOS PADRÕES TAXONÔMICOS E FILOGENÉTICOS DAS ASSEMBLEIAS DE
PLANTAS LENHOSAS NA CAATINGA**

Sucessão e perturbações antrópicas crônicas como promotoras de elevada similaridade nos padrões taxonômicos e filogenéticos das assembleias de plantas lenhosas na Caatinga

Maria Fabíola Barros¹, Elaine M. S. Ribeiro², Rainer Wirth³, Marcus V. Cianciaruso⁴ e Marcelo Tabarelli¹

¹Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco, Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Cidade Universitária, Av. Professor Moraes Rego, s/n, CEP: 50670-901, Recife, PE, Brasil

²Colegiado de Ciências Biológicas, Universidade de Pernambuco-Campus Petrolina, BR 203, km 2, s/n – Vila Eduardo 56328903 – Petrolina, PE, Brasil

³Plant Ecology and Systematics, University of Kaiserslautern, PO Box 3049, D-67663, Kaiserslautern, Germany

⁴Departamento de Ecologia e Evolução, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Goiás, CP 131, CEP: 74001-970, Goiânia, GO, Brasil

Resumo: A regeneração das florestas tropicais secas em resposta as mudanças no uso do solo ainda é pouco conhecida nas suas dimensões taxonômica e filogenética. Neste estudo nós testamos as hipóteses de que (1) ao longo do processo de regeneração da floresta seca da Caatinga ocorre um incremento nas diversidades taxonômica e filogenética, 2) a perturbação antrópica crônica influencia negativamente tanto a diversidade taxonômica quanto a filogenética e 3) durante a regeneração ocorre uma mudança nas forças organizadoras das assembleias de plantas lenhosas: de filtros abióticos para similaridade limitante. Nós amostramos todas as plantas lenhosas com DAS ≥ 3 cm e altura ≥ 1 m em 20 parcelas representando florestas secundárias jovens (4, 6, 7, 10 e 12 anos), florestas secundárias intermediárias (17, 18, 20, 23 e 30 anos), florestas secundárias tardias (35, 40, 45, 50 e 70 anos) e florestas maduras (i.e. sem histórico de uso humano recente). Nós usamos modelos lineares para testar se as variáveis taxonômicas e filogenéticas eram influenciadas pelo tempo de abandono das roças, biomassa da vegetação acima do solo e perturbação antrópica crônica. Apesar de uma grande variação na floresta em regeneração, a maioria dos atributos examinados não se correlacionou com as variáveis preditoras, assim como para vários atributos não houve diferença entre a floresta em regeneração e a floresta madura, principalmente os atributos filogenéticos. De fato, apenas espécies raras na floresta madura e

algumas espécies muito abundantes na regeneração responderam ao distúrbio antrópico crônico. Do ponto de vista da diversidade filogenética, a maioria das assembleias apresentou scores dentro do intervalo esperado pelo acaso. Finalmente, a ordenação das assembleias demonstrou a co-ocorrência de espécies com atributos e/ou estratégias funcionais distintas. Esses resultados indicam elevada resiliência da Caatinga, principalmente no componente filogenético, e não há nenhuma evidência de organização temporal direcional ou seral das assembleias de plantas lenhosas em resposta em ao tempo de abandono, biomassa acima do solo ou a perturbação, refutando assim o modelo clássico de sucessão secundária preconizado para as florestas tropicais.

Palavras-chave: Cronossequência; Diversidade filogenética; Floresta Tropical Sazonalmente Seca; Montagem de comunidades; Sinal filogenético; Sucessão secundária; Plantas lenhosas.

INTRODUÇÃO

Os ecossistemas tropicais, como as florestas nativas, estão cada vez mais expostos as ações antrópicas (Hoekstra et al. 2005). Como resultado, podemos observar mudanças na organização da diversidade biológica em diferentes níveis, de população a ecossistema, e em todas as escalas espaciais (Loreau et al. 2001). Em várias regiões, por exemplo, a cobertura de florestas secundárias ou em regeneração excede a de florestas maduras devido à dinâmica intensa de uso e abandono do solo no contexto de atividades agropecuárias ou de exploração de madeira (Brown and Lugo 1990, FAO 2005). De fato, as florestas secundárias ou em regeneração são um componente comum e expressivo das paisagens antrópicas (Tabarelli et al. 2010) e, desta forma, têm sido consideradas chave no contexto de conservação da diversidade biológica, prestação de serviços ecossistêmicos e qualidade de vida de populações rurais, como fornecedoras de produtos florestais para subsistência ou para fins comerciais (Chazdon et al. 2009).

A regeneração natural das florestas tropicais em resposta ao abandono da terra ocorre a taxas e conforme “modelos” sucessionais que variam com uma série de fatores locais, como a história de uso da terra, a proximidade das fontes de propágulos, a disponibilidade de umidade (Brown and Lugo 1990, Guariguata and Ostertag, 2001), propriedades do solo, interações planta-animal e eventos estocásticos (Chazdon 2003, Holl 2012, Arroyo-Rodríguez et al. 2017). Por exemplo, é esperado que o potencial de regeneração de uma floresta seja reduzido quando a duração e a severidade do uso tenham sido longos e intensos, aumentando a probabilidade de uma sucessão retardada, lenta ou até mesmo truncada (Holl 2007).

Nesta perspectiva, a composição de espécies das florestas secundárias também é influenciada por fatores locais, mas, geralmente se observa mudanças ou padrões de sucessão/substituição direcionais. Comumente, poucas espécies pioneiras recrutam em áreas abertas e/ou dominadas por gramíneas, formando um dossel mais fechado, onde espécies intolerantes à luz solar direta, típicas de floresta madura começam, gradualmente, a se estabelecer e acabam por substituir as espécies pioneiras de dossel (Álvarez-Yépiz et al. 2008, Lebrija-Trejos et al. 2008). Nessa sucessão típica (i.e. modelo mais comum observado no mundo tropical), a regeneração depende exclusivamente da chegada de propágulos das espécies pioneiras (Götzenberger et al. 2012, Stadler et al. 2017). Em contraste, florestas secas submetidas à agricultura itinerante ou de corte-e-queima podem se regenerar de forma relativamente rápida através da rebrota de tocos que sobreviveram ao uso do solo e do fogo (Ewel 1977, Murphy and Lugo 1990, McLaren and McDonald 2003). Na verdade, a regeneração a partir de rebrotas gerou o “mito” de que as florestas secas têm elevada resiliência; i.e. taxas rápidas de recuperação, inclusive a Caatinga (veja Figueirôa et al. 2006, Sampaio et al. 2010).

Para poder entender melhor o processo de regeneração e assim prever as respostas do ecossistema aos eventos de perturbação, precisamos de uma melhor compreensão dos processos que atuam na estruturação/organização das comunidades, identificando potenciais regras de montagem que atuam no tempo e no espaço (Arroyo-Rodriguez et al. 2017). Se a assembleia vegetal é organizada por processos determinísticos, os padrões de co-ocorrência das espécies não devem ser aleatórios em relação as características funcionais das espécies (Keddy 1992, Zobel 1997, Götzenberger et al. 2012). Os filtros abióticos selecionarão as espécies que compartilham mais características do que o esperado pelo acaso, devido às adaptações comuns a um ambiente particular (Díaz et al. 1998, Cornwell et al. 2006). Enquanto o filtro biótico (por exemplo, processos de exclusão competitiva e partição de recursos) é frequentemente assumido como uma força capaz de selecionar espécies funcionalmente diferentes (MacArthur and Levins 1967, Weiher et al. 2011). Em contrapartida, espera-se que os processos estocásticos (Hubbell 2001) resultem em padrões de co-ocorrência de espécies que sejam aleatórias em relação as características das espécies. A teoria prevê que, à medida que a sucessão prossegue, a importância relativa dos processos de filtragem abiótica e biótica provavelmente mudará. Espera-se que a filtragem abiótica domine durante as fases iniciais da sucessão, com a filtragem biótica tornando-se cada vez mais importante nos últimos estágios da sucessão (Connell and Slatyer 1977, Cavender-Bares et al. 2009, Dinnage 2009, Lohbeck et al. 2013, Lohbeck et al. 2014).

Estudos anteriores sobre montagem de comunidades de plantas durante a sucessão concentraram-se, principalmente, nas mudanças temporais na composição taxonômica das espécies, nas mudanças em traços funcionais únicos ou nas mudanças em grupos funcionais particulares (Noble and Slayter 1980, Prach et al. 1997, Garnier et al. 2004, Kahmen and Poschlod 2004). Essas limitações podem levar a conclusões equivocadas sobre os processos estruturadores das comunidades biológicas e, conseqüentemente, na proposição de modelos sucessionais e padrões de resiliência (Cornwell et al. 2006, Villéger et al. 2008). Poucos estudos (a maioria recente) têm quantificado mudanças temporais em outras dimensões das assembleias de plantas, como a funcional e a filogenética, durante a sucessão secundária. Estudos sobre as mudanças filogenéticas ao longo da sucessão encontraram que as comunidades sucessionais tardias contêm espécies mais distantes filogeneticamente que as comunidades das fases iniciais da sucessão (Letcher 2010, 2012, Norden et al. 2012, Ding et al. 2012), sugerindo que (1) a competição é a força estruturadora principal nas fases finais da sucessão, (2) as mudanças durante a sucessão são determinísticas e (3) comparado a modelos de sucessão baseados em substituição aleatória de espécies, florestas seguindo mudanças direcionais tendem a ter menor resiliência. Desta forma, estudos com abordagem filogenética podem ajudar a revelar os múltiplos processos que podem atuar na montagem das comunidades (Cavender-Bares et al. 2009) e, conseqüentemente, nos modelos de sucessão e de resiliência.

Originalmente, as florestas secas representavam cerca de 42% das florestas tropicais, mas a extensão e o nível de integridade dessas florestas está se reduzindo rapidamente (Murphy and Lugo 1986, Sánchez-Azofeifa and Portillo-Quintero 2011). Os motivos desta transformação em larga escala são muitos e incluem a elevada aptidão agrícola e a presença de densas populações humanas rurais, com práticas de subsistência baseadas na exploração de recursos florestais e na agricultura itinerante ou de corte-e-queima (Leal et al. 2005, Silva et al. 2017). Como as florestas úmidas, as florestas secas estão sendo convertidas em mosaicos, onde a dinâmica de regeneração tem um papel fundamental para o valor de conservação destas paisagens antrópicas, bem como para a capacidade da floresta remanescente prover serviços e garantir qualidade de vida para as populações humanas (Tabarelli et al. 2017). Este é, particularmente, o cenário da Caatinga, a maior floresta tropical sazonalmente seca das Américas (Silva et al. 2017). A Caatinga oferece uma ótima oportunidade para entender padrões e dinâmica sucessionais de florestas secas, incluindo a influência das perturbações antrópicas crônicas sobre a regeneração. Neste estudo, nós examinamos a regeneração da floresta seca da Caatinga nas dimensões taxonômica e filogenética das assembleias de plantas

lenhosas, de forma a identificar forças e modelos de sucessão. Nós testamos as seguintes hipóteses: (1) ao longo do processo de regeneração da floresta seca ocorre um incremento nas diversidades taxonômica e filogenética, 2) a perturbação antrópica crônica influencia negativamente tanto a diversidade taxonômica quanto a filogenética e 3) durante a regeneração ocorre uma mudança nas forças organizadoras das assembleias de plantas lenhosas: de filtros abióticos para a similaridade limitante. Os achados são confrontados com as ideias mais aceitas sobre como ocorre a regeneração das florestas tropicais.

MATERIAIS E MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi realizado no Parque Nacional do Catimbau (PARNA Catimbau, 8°4'00'' e 8°36'35'' S e 37°09'30'' e 37°14'40'' O, Fig. 1). O PARNA Catimbau foi criado em 2002 e abrange uma área de 607 km². Apresenta o clima semiárido Bsh como predominante, com áreas distintas de clima tropical chuvoso As', segundo a escala de Köppen (Peel et al. 2007). A temperatura oscila entre 21 °C e 25 °C e o PARNA recebe precipitação entre 650 e 1100 mm, com grande irregularidade no regime interanual. No PARNA ocorrem vários tipos de solo: Planossolo, Solo Litólico, Areia Quatzosa, Vertissolo e Latossolo. A vegetação predominante é uma floresta seca de pequeno porte dominada por espécies de árvores e arbustos de Fabaceae e Euphorbiaceae ao longo de todo o gradiente de precipitação. A floresta mais rica é a que recebe maior precipitação (Rito et al. 2017). Como ainda não ocorreu a desapropriação dos proprietários rurais, o PARNA permanece como um mosaico composto por áreas agrícolas, florestas em diferentes estágios de regeneração e florestas maduras (Tabarelli et al. 2012).

Amostragem das plantas lenhosas

O PARNA Catimbau possui uma rede de parcelas permanentes instaladas no âmbito do projeto PELD-Catimbau (www.pelddcatimbau.org.br). Nós inventariamos todos os indivíduos lenhosos (i.e. árvores e arbustos) com diâmetro ao nível do solo (DAS) ≥ 3 cm e altura ≥ 1 m em 15 parcelas, com diferentes idades de abandono (4-70 anos) após agricultura de corte-e-queima, de 50 x 20 m (0.1 ha), distando 2 km entre elas. Nós também obtivemos essas mesmas informações para cinco parcelas sem histórico recente de uso agrícola, conforme dados coletados por Rito et al. (2017). As parcelas continham um total de 4885 indivíduos lenhosos (3310 indivíduos nas áreas em regeneração natural e 1575 nas áreas de

floresta controle), os quais pertenciam a 154 espécies (117 nas áreas em regeneração natural e 37 nas áreas de floresta controle) (Material Suplementar 4). As famílias botânicas mais representativas foram Fabaceae e Euphorbiaceae com 38 e 20 espécies, respectivamente. As espécies mais abundantes foram *Pityrocrapa moniliformes* (Fabaceae – 699 indivíduos), *Jatropha mutabilis* (Euphorbiaceae – 459 indivíduos), *Poincianella microphilla* (Fabaceae – 357 indivíduos) e *Piptadenia stipulaceae* (Fabaceae – 310 indivíduos).

A seleção das parcelas foi baseada em entrevistas semiestruturadas com a população local, buscando conhecer as idades das áreas abandonadas e seu histórico de uso. Todas as espécies coletadas foram identificadas até o menor nível taxonômico possível. Nós checamos por família e sinônimos nossa lista de espécies, de acordo com a Brazilian Flora (Brazilian Flora 2020). Os vouchers estão disponíveis no Herbário UFP e no Laboratório de Ecologia Vegetal Aplicada, ambos na Universidade Federal de Pernambuco, Brasil. Para cada uma das parcelas, nós também obtivemos o total de biomassa acima do solo, conforme dados disponibilizados por Danielle Gomes (Souza et al. *Em preparação*). Biomassa tem sido utilizada como uma aproximação de tempo de regeneração em florestas tropicais (Chazdon 2008, Lohback et al. 2015) e foi adotada neste estudo como uma medida complementar a abordagem de cronosequência.

Índice de distúrbio antrópico crônico

Nós obtivemos informações sobre perturbação antrópica crônica em cada uma das parcelas, com base em modelo proposto e informações disponibilizadas por Arnan et al. (*Submetido*, Fig. 2). Esta abordagem se baseia em medidas indiretas e diretas de perturbação antrópica crônica. Indiretas como: medidas baseadas no contexto geográfico (pressão de pessoas e acesso humano as áreas de estudo) e medidas baseadas no contexto sócio ecológico (entrevistas semiestruturadas em 65 casas para obter informações sobre a extração de madeira e uso dos recursos naturais). As medidas diretas foram: comprimento das trilhas dos bodes, quantidade de fezes de bodes, quantidade de fezes de gado e a biomassa de madeira morta/caída em cada parcela.

Baseado na coleta dessas medidas os autores sintetizaram as diferentes fontes de perturbação antrópica em três tipos: 1) Pressão por herbívoros, 2) Extração de madeira e 3) Pressão por pessoas. Estes três índices foram usados para calcular o Índice Global de Perturbação Antrópica Crônica (CAD). Todas as variáveis redundantes foram eliminadas do índice ($r > 0.7$). As demais foram integradas a uma análise de componentes principais (PCA). Os eixos significativos da PCA capturaram a maior parte da variabilidade dos dados das

diferentes métricas de perturbação. A média foi ponderada pela variância explicada por cada eixo da PCA e escalonada de 0 (menos perturbado) a 100 (mais perturbado) (Arnan et al. *Submetido*).

Estrutura filogenética

Nós consultamos no GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>) quatro sequências gênicas amplamente usadas em filogenias publicadas: ribulose-bisphosphate carboxylase gene (rbcL), maturase K (matK), 5.8S ribosomal RNA e trnL-trnF intergenic spacer. Quando a informação gênica não estava disponível para a espécie desejada, nós usamos um gene alternativo, congênico.

Seguindo Burns and Strauss (2011) e Ribeiro et al. (2015) nós incorporamos *Amborella trichocarpa* (Amborellaceae) e *Magnolia virginiana* (Magnoliaceae) como linhagens recentes de angiospermas para aumentar a profundidade da raiz da árvore filogenética. As sequências gênicas foram alinhadas para cada região independentemente usando MUSCLE (Edgar 2004) e combinadas em uma única super matriz usando o Geneious versão 7.1.4 (<http://www.geneious.com>, Kearse et al. 2012). Para mais informações ver o Material Suplementar 5.

Métricas de diversidade taxonômica e filogenética

Nós adotamos os números equivalentes dos tradicionais índices de diversidade (em inglês *Hill Numbers*), riqueza de espécies, diversidade de Shannon e diversidade de Simpson, com $q = 0$, referente à riqueza das comunidades; $q = 1$, referente à diversidade de Shannon, que equilibra as espécies exatamente pelas suas frequências, sem favorecer as comuns ou raras, e $q = 2$, referente à diversidade de Simpson, que atribui maior peso às espécies mais comuns (Chao and Jost 2012).

Foram calculadas duas medidas de diversidade filogenética para cada uma das parcelas ou assembleias de plantas: a distância filogenética média (do inglês *Mean Pairwise Distance*, MPD) e a distância filogenética do táxon mais próximo (do inglês *Mean Nearest Taxon Distance*, MNTD). O MPD é definido como a distância filogenética média entre todas as combinações de espécies em pares, enquanto MNTD representa a distância filogenética média para o parente mais próximo para todas as espécies em uma amostra (Webb et al. 2011). Essas duas medidas de diversidade filogenética capturam informações diferentes, com MPD nos dando um valor geral da estrutura filogenética da comunidade e MNTD como equivalente às taxas de espécies por gênero (Webb 2000).

Calculamos o tamanho de efeito padronizado (SES) de MPD e MNTD, nos quais as medidas de diversidade originais são padronizadas contra comunidades geradas ao acaso por randomização da seguinte forma: $SES = (\text{valor observado} - \text{valor nulo}) / \text{desvio padrão do valor nulo}$, com base no valor observado da métrica, o valor médio das comunidades nulas e o desvio padrão das estimativas da medida de 1.000 permutações. No caso de nossa análise, geramos valores aleatórios através da reestruturação das espécies nas pontas da árvore filogenética contendo todas as espécies amostradas. Os valores de SES calculados para MPD e MNTD multiplicados por (-1) são conhecidos respectivamente como o índice de parentesco líquido (NRI) e o índice de táxon mais próximo (NTI). Os valores negativos de NRI ou NTI indicam que as taxa presentes em uma área estão mais estreitamente relacionadas entre si do que o esperado pelo acaso (agrupamento filogenético), enquanto os valores positivos indicam que as taxa estão distribuídos mais uniformemente em toda a filogenia do que o esperado ao acaso (dispersão filogenética). Como os tamanhos de efeitos padronizados são dimensionados em unidades de desvio padrão, os valores de NRI ou NTI $> 1,96$ indicam uma dispersão filogenética estatisticamente significativa, enquanto os valores $< -1,96$ indicam agrupamento filogenético estatisticamente significativo (Vamosi et al. 2009).

Análise de dados

Para identificar potenciais efeitos da configuração espacial das parcelas nos padrões de similaridade taxonômica entre elas, foi verificado a correlação da matriz de abundância das espécies com a distância linear entre as parcelas por meio de um teste de Mantel (Legendre and Fortin 1989). Nós também avaliamos diferenças na composição taxonômica entre as parcelas estudadas, analisando as dissimilaridades nas assembleias de plantas lenhosas em relação à (1) identidade da espécie e a abundância e (2) identidade da espécie e biomassa por meio da ordenação de escalamento multidimensional não métrico (do inglês *nonmetric multidimensional scaling ordination*, NMDS) e a análise estatística por meio de ANOSIM (Analysis of Similarity). Essas ordenações foram baseadas na matriz de dissimilaridade de Bray-Curtis.

Testamos se os parâmetros taxonômicos, $q = 0$, $q = 1$ e $q = 2$, e parâmetros filogenéticos, MPD e MNTD, diferiram entre as áreas em regeneração natural e as áreas de floresta madura, usando o teste t no software SigmaPlot 12.0. Idade de abandono, biomassa vegetal acima do solo e perturbação antrópica crônica foram examinadas como as principais causas na estruturação taxonômica e filogenética das comunidades. Primeiramente testamos

se essas variáveis eram correlacionadas. Como não foram correlacionadas ($p > 0.05$), as mesmas foram usadas nas análises de regressão múltipla a seguir. Para testar se os parâmetros taxonômicos, $q = 0$, $q = 1$ e $q = 2$, e parâmetros filogenéticos, MPD e MNTD, estão sendo afetados pela idade de abandono, biomassa acima do solo e perturbação antrópica crônica, nós utilizamos modelos lineares usando o software SigmaPlot 12.0. O mesmo procedimento foi feito para examinar se a diversidade filogenética, descrita através das métricas NRI (SES.MPD) e NTI (SES.MNTD) responderam ao gradiente temporal, biomassa acima do solo e perturbação antrópica crônica.

Para verificar a presença de sinal filogenético ou similaridade fenotípica entre as espécies estudadas, nós combinamos as distâncias funcionais e filogenéticas das assembleias. Os atributos funcionais utilizados foram área foliar, área específica foliar, espessura foliar, suculência foliar, conteúdo de massa seca da folha, densidade da madeira e altura máxima. A presença de sinal filogenético deve resultar em comunidades estruturadas por filtro ambiental ou similaridade limitante, caso a sucessão seja direcional ou determinística. Desta forma, o sinal filogenético é mais uma ferramenta para análise de montagem de comunidades. Nós também examinamos se as espécies declinam ou proliferam com o aumento do distúrbio antrópico. Para fazer isso, nós relacionamos o índice de perturbação antrópica crônica com a abundância das espécies usando o pacote Vegan e a função generico no software R 3.0.01 (R Core Team 2013).

RESULTADOS

O teste de Mantel não revelou qualquer efeito espacial na similaridade taxonômica entre as 20 parcelas estudadas ($p = 0.36$, $r = 0.73$). Da mesma forma, a ordenação das parcelas com base na composição taxonômica não revelou nenhum agrupamento associado à idade de abandono ($p = 0.10$, $r = 0.73$) ou biomassa acima do solo ($p = 0.09$, $r = 0.70$) (Fig. 3).

A riqueza de espécies ($q = 0$) apresentou ampla variação entre as parcelas em regeneração natural, sendo a riqueza média na floresta em regeneração (20.72 ± 8.08) significativamente inferior à média na floresta madura (30.36 ± 11.39 ; $t = -2.09$; $gl = 18$; $p = 0.05$). Da mesma forma, a diversidade de Shannon ($q = 1$), foi inferior na floresta em regeneração (7.67 ± 3.77) quando comparada a floresta madura (12.60 ± 5.10 ; $t = -2.32$; $gl = 18$; $p = 0.03$), indicando que as áreas de floresta madura apresentam mais espécies raras. Em termos médios, para essas duas métricas de diversidade taxonômica, a floresta em regeneração atingiu scores 30% inferiores aos observados na floresta madura. Quando foram

consideradas as espécies mais comuns ou abundantes, diversidade de Simpson ($q = 2$), não foi encontrada diferença entre a floresta em regeneração (4.99 ± 2.54) e a floresta madura (7.86 ± 3.49) ($t = -1.99$; $gl = 18$; $p = 0.06$) (Tabela 1).

No que se refere aos atributos filogenéticos, a distância filogenética média (do inglês *Mean Pairwise Distance*, MPD) não apresentou diferença entre as áreas em regeneração (0.18 ± 0.97) e a floresta madura (0.26 ± 0.92 ; $t = -0.14$; $gl = 18$; $p = 0.88$). Assim como a distância filogenética do táxon mais próximo (do inglês *Mean Nearest Taxon Distance*, MNTD) também não apresentou diferença entre a floresta em regeneração (0.31 ± 1.01) e a floresta madura (0.68 ± 0.87) ($t = -0.69$; $gl = 18$; $p = 0.49$) (Tabela 1).

O tempo de abandono apresentou relação apenas com a diversidade de Shannon. A biomassa acima do solo apresentou relação apenas com os componentes taxonômicos. E, a perturbação antrópica crônica não afetou os parâmetros taxonômicos e filogenéticos das comunidades de plantas lenhosas em regeneração na Caatinga (Fig. 4, Tabela 2).

Considerando os atributos filogenéticos, apenas duas comunidades diferiram do resultado que seria esperado ao acaso. A comunidade com 7 anos de abandono apresentou agrupamento filogenético e uma área de floresta madura apresentou dispersão filogenética (Fig. 5, Tabela 3). Vale ressaltar que entre as famílias mais ricas e abundantes (Fabaceae e Euphorbiaceae) ocorreram muitos gêneros (e.g. *Senegalia*, *Mimosa* e *Croton*) com espécies em todo o conjunto de ambientes, sejam eles definidos pelo tempo de regeneração ou nível de perturbação antrópica (Material Suplementar 4). Isso implicou numa certa homogeneização filogenética das assembleias de plantas.

Dentre os sete atributos funcionais utilizados para testar a ocorrência de sinal filogenético, quatro apresentaram sinal filogenético: área foliar ($p = 0.023$), área específica foliar ($p = 0.004$), conteúdo de massa secada da folha (0.034) e suculência ($p = 0.007$) e três não apresentaram: espessura foliar ($p = 0.105$), densidade da madeira ($p = 0.476$) e altura máxima ($p = 0.576$).

Finalmente, embora a perturbação antrópica crônica não tenha explicado atributos no nível de assembleia, nós encontramos algumas relações dessa variável com a distribuição e abundância de algumas espécies em particular. Por exemplo, a espécie *Balfourodendron molle* ocorreu apenas na parcela com o menor nível de perturbação antrópica crônica. Padrão similar ocorreu com *Zanthoxylum stelligerum*, *Maytenus riida*, *Dalbergia cearensis*, *Croton tricolor* e *Oxandra reticulate*, enquanto que *Jatropha mutabilis* foi dominante nas áreas mais perturbadas (Fig 6, Tabela 3).

DISCUSSÃO

Nossos resultados sugerem que (1) as assembleias de plantas lenhosas ao longo do processo de regeneração natural na Caatinga apresentam apenas atributos taxonômicos distintos daqueles observados na floresta madura, particularmente riqueza de espécies; (2) mudanças nas assembleias de plantas não ocorrem de forma direcional ao longo do processo de regeneração, considerando tanto o tempo de abandono como a biomassa da vegetação acima do solo (i.e. proxy de regeneração) e (3) a perturbação antrópica crônica também parece não ser uma força dominante na estruturação das comunidades, embora haja evidências de que algumas espécies são afetadas positivamente ou negativamente por esse tipo de pressão. A maioria das assembleias apresenta padrões filogenéticos que podem ser atribuídos à ocorrência aleatória das espécies, embora haja uma relação entre filogenia e a ocorrência de atributos funcionais ligados à capacidade das plantas em lidar com ambientes limitantes em recursos, como comumente são os sítios disponíveis para colonização ou as florestas em regeneração. Nem mesmo a disposição espacial das florestas na paisagem parece afetar a assinatura taxonômica e funcional das assembleias.

Em síntese, todas as nossas hipóteses iniciais sobre o processo de regeneração da floresta seca da Caatinga foram refutadas, embora essas hipóteses possam ser consideradas como o modelo ou padrão sucessional predominante tanto em florestas úmidas como secas. São incontáveis os estudos documentando mudanças direcionais em todos os atributos das assembleias de plantas ao longo do processo de regeneração, considerando tanto tempo de abandono, como medidas estruturais da floresta, como biomassa ou área basal, as quais se acumulam com o tempo de abandono (sínteses em Brown and Lugo 1982, Becknell et al. 2012, Guarigata and Ostertag 2001, Arroyo-Rodriguez et al. 2017). De fato, na maioria dos casos, apenas a composição taxonômica parece ser o componente de menor previsibilidade em decorrência de vários fatores como a limitação de dispersão. Mudanças direcionais nos perfis funcionais das assembleias indicam quase sempre mudanças no espectro de economia de recursos ao longo da regeneração, seja de espécies aquisitivas para conservativas ou vice-versa (veja Lohbeck et al. 2013, Pinho et al. 2017). Este tipo de achado acabou dando origem ao paradigma dominante de que a regeneração procede inicialmente regulada pela filtragem ambiental, mas posteriormente a competição passa a ser a força predominante (Connell and Slatyer 1977).

Do ponto de vista da perturbação antrópica crônica, nossos achados também não corroboram as hipóteses apresentadas para as florestas tropicais, inclusive a Caatinga. Nossos

resultados diferem de outros estudos que encontraram nas áreas muito perturbadas, altos níveis de relação filogenética entre as espécies (Verdú and Pausas 2007, Helmus et al. 2010, Ribeiro et al. 2016, Ding et al. 2012) e uniformidade nos outros habitats (Ding et al. 2012). A redução da diversidade filogenética em habitats modificados pelo homem também tem sido demonstrada em outros estudos (Munguía-Rosas et al. 2014, Santos et al. 2014). Mas, esses achados diferem deste estudo, onde foi examinado, pela primeira vez, o distúrbio antrópico crônico durante a regeneração da floresta. De fato, no nível de comunidade a perturbação antrópica crônica na Caatinga está associada a redução da riqueza de espécies, mudanças no perfil filogenético e funcional das assembleias de plantas, muitas vezes causando homogeneização taxonômica e funcional (Rito et al. 2017, Ribeiro et al. 2016, Ribeiro-Neto et al. 2016). Esses achados no nível de assembleia estão condizentes com o fato de traços funcionais e estratégias biológicas em plantas responderem a determinados componentes da perturbação antrópica crônica na Caatinga (Sfair et al. 2017).

Em síntese, nossos achados apontam para modelos sucessionais controlados por fatores aleatórios e/ou estocásticos, como são os modelos de composição florística inicial ou de efeitos prioritários (Egler 1954); modelos onde a filtragem ambiental ou a competição não governam a organização das assembleias no tempo ou no espaço. Embora não haja aqui como testar os mecanismos que estão controlando a emergência de comunidades sem tendências direcionais de mudanças no tempo, conforme a evolução da biomassa ou de acordo com as perturbações antrópicas crônicas, podemos apresentar alguns fatos que permitem construir uma hipótese plausível. É fato que a regeneração da Caatinga após ciclos curtos de cultivo ou de extração de lenha se beneficia enormemente de rebrotos, principalmente onde o fogo não foi utilizado para a “limpeza” da vegetação nativa (Schacht et al. 1988, Sampaio et al. 1993). Florestas em regeneração são geralmente dominadas por espécies com capacidade de rebrota, após corte do tronco principal (Figueirôa et al. 2006, Schacht et al. 1988, Sampaio et al. 2010), bem como as espécies mais abundantes na Caatinga são aquelas que apresentam mais plasticidade fenotípica em relação a atributos associados ao uso de recursos como água ou nutrientes (Sfair et al. 2017). Na Caatinga co-ocorrem localmente espécies com estratégias distintas para lidar com o mesmo filtro ambiental. É o caso, por exemplo, de espécies de *Jatropha* e *Croton*, as primeiras armazenam água no caule (baixa densidade de madeira), enquanto as outras aumentam a eficiência de condução de água lignificando o xilema (i.e. madeira dura para evitar cavitação). Além disso, existem evidências que de há severa limitação de dispersão de sementes durante o processo de regeneração na Caatinga (Trindade 2016). Finalmente, é preciso mencionar que as florestas em regeneração continuam

submetidas às perturbações antrópicas crônicas, como a coleta de lenha, o corte de árvores para madeira e estacas e o pastoreio por rebanhos domésticos (Hardesty 1984, Costa et al. 2014, Tabarelli et al. 2017), mas mesmo assim, muitas florestas secundárias apresentam atributos similares ao da floresta madura como observado neste estudo.

Integrando todos esses fatores é possível apresentar como hipótese de trabalho que a regeneração na Caatinga é controlada (1) pela presença de rebrotas e (2) limitação de dispersão de sementes de uma flora adaptada às perturbações antrópicas através de ampla plasticidade fenotípica e com diferentes estratégias funcionais para lidar com os mesmos filtros ambientais, como o estresse hídrico. No contexto de regeneração, as perturbações antrópicas, mais do que influenciar na ocorrência de determinados atributos funcionais de plantas (Sfair et al. 2017), afetam a regeneração por beneficiar ou permitir a persistência de espécies com capacidade de rebrota, eliminando as incapazes. É importante lembrar que a regeneração do indivíduo por rebrota elimina os filtros impostos às sementes e plântulas, como a escassez de água e nutrientes nas camadas superficiais do solo (Kammesheidt 1999, Stoner and Sánchez-Azofeifa 2009). Ou seja, a rebrota representa um mecanismo de escape a fatores considerados organizadores das assembleias de plantas na Caatinga e em outras florestas secas e savanas, como o estresse hídrico ou escassez de nutrientes (Sousa et al. 2012, Costa et al. 2014, Barros et al. 2017, Sfair et al. 2017). Aproximadamente 400 indivíduos amostrados nas florestas em regeneração neste estudo eram multi-troncos com ramificação no nível do solo. Embora nem toda a ramificação possa ser atribuída ao corte, uma parte sim se deve como observado *in loco* (M.F. Barros, dados não publicados).

As predições lógicas desse modelo de sucessão são evidentemente os padrões que nós descrevemos aqui; regeneração natural em comunidades de plantas lenhosas um tanto aleatórias em seus atributos taxonômicos, filogenéticos e funcionais, como demonstrado por Barros (2018) no aspecto funcional. Essa hipótese implica que a regeneração das florestas secas em paisagens antrópicas ocupadas por populações altamente dependentes dos recursos florestais depende, em grande parte, da natureza das pressões impostas e, conseqüentemente, do perfil ecológico da flora remanescente. No caso da Caatinga, ao invés de uma regeneração baseada em sucessão seral (padrão comum para o mundo tropical), a regeneração é baseada no desenvolvimento de indivíduos que persistem através de rebrotas ou foram capazes de chegar aos sítios através de sementes dispersas, ambos com chances de persistir até a fase de floresta madura. Futuros estudos são necessários para comprovar está hipótese bem como sua generalidade, dada às implicações teóricas e práticas no que se refere à conservação da

biodiversidade, prestação de serviços e bem estar das populações condicionadas pela resiliência da floresta.

AGRADECIMENTOS

Nós gostaríamos de agradecer as pessoas que ajudaram nas atividades de campo. Ao guia de campo Genivaldo. Ao PELD (Projeto Ecológico de Longa Duração) Catimbau. A FACEPE (Fundação de Apoio e Amparo a Pesquisa em Pernambuco) pela bolsa concedida ao primeiro autor e a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal Nível Superior (CAPES) pela bolsa de doutorado sanduíche (Edital CAPES nº. 17/2015).

LITERATURA CITADA

- Álvarez-Yépiz, J. C., A. Martínez-Yrizar, A. Búrquez, and C. Lindquist. 2008. Variation in vegetation structure and soil properties related to land use history of old-growth and secondary tropical dry forests in northwestern Mexico. *Forest Ecology and Management* 256:355-366.
- Annan, X., I. Leal, M. Tabarelli, J. Andrade, M. F. Barros, T. Câmara, D. Jamelli, C. Knoechelmann, et al. A framework for deriving measures of chronic anthropogenic disturbance: surrogate, direct, single and multi-metric indices in Brazilian Caatinga. Submitted to: *Conservation Biology*.
- Arroyo-Rodríguez, V., F. P. Melo, M. Martínez-Ramos, F. Bongers, R. Chazdon, J.A. Meave, N. Norden, B.A. Santos, I.R. Leal, and M. Tabarelli. 2017. Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: new insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 92:326-340.
- Barros, M. F., B. X. Pinho, T. Leão, M. Tabarelli. 2017. Soil attributes structure plant assemblages across an Atlantic forest mosaic. *Journal of Plant Ecology*. DOI: <https://doi.org/10.1093/jpe/rtx037>.
- Barros, M. F. G. S. B. Regeneração natural da Caatinga: mudanças nas diversidades taxonômica, funcional e filogenética das assembleias de plantas. Tese de Doutorado, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, Brasil.
- Becknell, J. M., L. K. Kucel, and J. S. Powers. 2012. Aboveground biomass in mature and secondary seasonally dry tropical forests: A literature review and global synthesis. *Forest Ecology and Management* 276:88-95.

- Brown, S., and A. E. Lugo, 1982. The Storage and Production of Organic Matter in Tropical Forests and Their Role in the Global Carbon Cycle. *Biotropica* 14:161-187.
- Brown, S., and A. E. Lugo. 1990. Tropical secondary forests. *Journal of tropical Ecology* 6:1–32.
- Burns, J. H., and S. Y. Strauss. 2011. More closely related species are more ecologically similar in an experimental test. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108:5302– 5307.
- Cavender-Bares, J., K. H. Kozak, P. V. A. Fine, and S. W. Kembel. 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology letters* 12:693–715.
- Chazdon, R. L. 2003. Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6:51-71.
- Chazdon, R. L. 2008. Beyond deforestation: restoring forests and ecosystem services on degraded lands. *Science* 320:1458-1460.
- Chazdon, R. L., C. A. Peres, D. Dent, D. Sheil, A. E. Lugo, D. Lamb, N. E. Stork, and S. E. Miller. 2009. The potential for species conservation in tropical secondary forests. *Conservation Biology* 23:1406-1417.
- Chao, A., and Jost, L. 2012. Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology* 93:2533-2547.
- Connell, J. H., and R. O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist* 111:1119–1144.
- Cornwell, W. K., D. W. Schwilk, and D. D. Ackerly. 2006. A trait-based test for habitat filtering: Convex hull volume. *Ecology* 87:1465–1471.
- Costa, T. L., E. V. S. B. Samapao, M. F. Sales, L. J. O. Accioly, T. D. Althoff, F. G. C. Pareyn, E. R. G. M. Albuquerque and R. S. C. Menezes. 2014. Root and shoot biomasses in the tropical dry forest of semi-arid Northeast Brazil. *Plant Soil* 378:113-123.
- Díaz, S., M. Cabido, and F. Casanoves. 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of vegetation science* 9:113-122.
- Ding, Y., R. Zang, S. Liu, F. He, and S. G. Letcher. 2012. Recovery of woody plant diversity in tropical rain forest in southern China after logging and shifting cultivation. *Biological Conservation* 145:225-233.
- Dinnage, R. 2009. Disturbance alters the phylogenetic composition and structure of plant communities in an old field system, *PloS ONE* e7071.

- Edgar, R. C. 2004. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic acids research* 32:1792-1797.
- Egler, F. E. 1954. Vegetation science concepts I. Initial floristic composition, a factor in old-field vegetation development with 2 figs. *Plant Ecology*, 4:412-417.
- Ewel, J. J. 1977. Differences between wet and dry successional tropical ecosystems. *Diferencias entre 99urner asp9999 tropicales sucesionales húmedos y secos. Geo-Eco-Trop* 1:103-117.
- FAO [Food and Agriculture Organization]. 2005. The state of the world's forests. FAO, Rome, Italy.
- Figuerôa, J. M., F. G. C. Pareyn, E. L. Araújo, C. E. Silva, V. F. Santos, D. F. Cutler, A. Baracat, and P. Gasson. 2006. Effects of cutting regimes in the dry and wet season on survival and sprouting of woody species from the semi-arid caatinga of northeast Brazil. *Forest Ecology and management* 229:294-303.
- Garnier, E., J. Cortez., G. Billès., M. L. Navas., C. Roumet., M. Debussche., G. Laurent., A. Blanchard., D. Aubry., A. Bellmann., C. Neill, and J. P. Toussaint. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85:2630-2637.
- Götzenberger, L. F., De Bello, K. A. Brathen et al. 2012. Ecological assembly rules in plant communities – approaches, patterns and prospects. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society* 87:111–27.
- Guariguata M. R., and R. Ostertag. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* 148:185-206.
- Hardesty, L. H. 1984. The Challenge of integrated brush management in semiarid tropics. *Rangelands* 6:249-253.
- Helmus, M. R., W. Keller, M. J. Paterson, N. D. Yan, C. H. Cannon, and J. A. Rusak. 2010. Communities contain closely related species during ecosystem disturbance. *Ecology Letters* 13:162-174.
- Hoekstra, J. M., T. M. Boucher., T. H. Ricketts, and Roberts, C. 2005. Confronting a biome crisis: global disparities of habitat loss and protection. *Ecology letters* 8:23-29.
- Holl, K. D. 2007. Old field vegetation succession in the Neotropics. *Old fields: Dynamics and restoration of abandoned farmland*, 93-118.
- Holl, K. D. 2012. Restoration of tropical forests. *Restoration Ecology: The New Frontier* 103-114.

- Hubbell, S. P. 2001. The unified Neutral Theory of biodiversity and biogeography. 389p. Princeton University Press, Princeton.
- Kahmen, S., and P. Poschlod. 2004. Plant functional trait responses to grassland succession over 25 years. *Journal of Vegetation Science* 15:21-32.
- Kammesheidt, L. 1999. Forest recovery by root suckers and above-ground sprouts after slash-and-burn agriculture, fire and logging in Paraguay and Venezuela. *Journal of Tropical Ecology* 15:143-157.
- Kearse, M., R. Moir, A. Wilson, S. Stones-Havas, M. Cheung, S. Sturrock, S. Buxton, A. Cooper, S. Markowitz, C. Duran, T. Thierer, B. Ashton, P. Mentjies, and A. Drummond. 2012. Geneious basic: an integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. *Bioinformatics* 28:1647-1649.
- Keddy, P. A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3:157-164.
- Leal, I. R., J. M. C. Da Silva, M. Tabarelli and T. E. Lacher Jr. 2005. Changing the course of biodiversity conservation in the Caatinga of Northeastern Brazil. *Conservation Biology* 19:701–706.
- Lebrija-Trejos, E., F. Bongers., E. A. Pérez-García, and J. A. Meave. 2008. Successional change and resilience of a very dry tropical deciduous forest following shifting agriculture. *Biotropica* 40:422-431.
- Legendre, P., and M. J. Fortin. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 80:107-138.
- Letcher, S. G. 2010. Phylogenetic structure of angiosperm communities during tropical forest succession. *Proceedings of the Royal Society B* 277:97-104.
- Letcher, S. G., R. L. Chazdon., A. C. Andrade., F. Bongers., M. van Breugel., B. Finegan, et al. 2012. Phylogenetic community structure during succession: evidence from three Neotropical forest sites. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 14:79-87.
- Lohbeck, M., L. Pooter, E. Lebrija-Tejos, M. Martínez-Ramos, J. A. Meave, H. Paz, et al. 2013. Successional changes in functional composition contrast for dry and wet tropical forest. *Ecology* 94:1211-1216.
- Lohbeck, M., L. Pooter, M. Martínez-Ramos, J. Rodríguez-Velásquez, M. van Bruegel and F. Bongers. 2014. Changing drivers of species dominance during tropical forest succession. *Functional Ecology* 28:1052-1058.

- Lohback, M. L. L. Pooter, M. Martínez-Ramos, and F. Bongers. 2015. Biomass is the main driver of changes in ecosystem process rates during tropical forest succession. *Ecology* 96:1242-1252.
- Loreau, M., S. Naeem., P. Inchausti., J. Bengtsson., J. P. Grime., A. Hector, et al. 2001. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science* 294:804-808.
- MacArthur, R. H., and R. Levins. 1967. Limiting similarity convergence and divergence of coexisting species. *American Naturalist* 101:377–385.
- McLaren, K. P., and M. A. McDonald. 2003. Coppice regrowth in a disturbed tropical dry limestone forest in Jamaica. *Forest ecology and management* 180:99-111.
- Munguía-Rosas, M. A., S. G. Jurado-Dzib, C. R. Mezeta-Cob, S. Montiel, A. Rojas, and J. M. Pech-Canché. 2014. Continuous forest has greater taxonomic, functional and phylogenetic plant diversity than an adjacent naturally fragmented forest. *Journal of tropical Ecology* 30:1-11.
- Murphy, P. G., and A. E. Lugo. 1986. Ecology of Tropical Dry Forest. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 17:67-88.
- Murphy, P. G., and A. E. Lugo. 1990. Dry forests of the tropics and subtropics: Guánica Forest in context. *Acta Cientifica* 4:15-24.
- Noble, I. R., and R.O. Slayter 1980. The use of vital attributes to predict successional changes in plant-communities subject to recurrent disturbances. *Vegetatio* 43:5-21.
- Norden, N., S. G. Letcher., V. Boukili., N. G. Swenson, and R. Chazdon. 2012. Demographic drivers of successional changes in phylogenetic structure across life-history stages in plant communities. *Ecology* 93:70-82.
- Peel, M. C., B. L. Finlayson, and T. A. McMahon. 2007. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and earth system sciences discussions* 4:439-473.
- Pinho, B.X., F.P.L. Melo, V. Arroyo-Rodríguez, S. Piercee, M. Lohbeck, M. Tabarelli. 2017. Soil-mediated filtering organizes tree assemblages in regenerating tropical forests. *Journal of Ecology* 106:137-147.
- Prach, K., P. Pyšek, and P. Šmilauer. 1997. Changes in species traits during succession: a search for pattern. *Oikos* 79:201-205.
- R Core Team. 2013. R: A Language and Environment for Statistical Computing, Version 3.0.1. Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

- Ribeiro, E. M. S., V. Arroyo-Rodríguez, B. A. Santos, M. Tabarelli, and I. R. Leal. 2015. Chronic anthropogenic disturbance drives the biological impoverishment of the Brazilian Caatinga vegetation. *Journal of Applied Ecology* 52:611-620.
- Ribeiro, E. M. S., B. A. Santos, V. Arroyo-Rodríguez, M. Tabarelli, G. Souza, and I. R. Leal. 2016. Phylogenetic impoverishment of plant communities following chronic human disturbances in the Brazilian Caatinga. *Ecology* 97:1583-1592.
- Ribeiro-Neto, J. D., X. Arnan, M. Tabarelli, and I. L. Leal. 2016. Chronic anthropogenic disturbance causes homogenization of plant and ant communities in the Brazilian Caatinga. *Biodiversity and Conservation* 25:943-956.
- Rito, K. F., V. Arroyo-Rodríguez, R. T. De Queiroz, I. R. Leal and M. Tabarelli. 2017. Precipitation mediates the effect of human disturbance on the Brazilian Caatinga vegetation. *Journal of Ecology* 105:828-838.
- Sampaio, E. S. B., I. H. Salcedo, and J. B. Kauffman. 1993. Effect of different fire severities on coppicing of caatinga vegetation in Serra Talhada, PE, Brazil. *Biotropica* 25:452-460.
- Sampaio, E., P. Gasson, A. Baracat, D. Cutler, F. Pareyn, and K. C. Lima. 2010. Tree biomass estimation in regenerating areas of tropical dry vegetation in northeast Brazil. *Forest Ecology and Management* 259:1135-1140.
- Sánchez-Azofeifa, G. A., and C. Portillo-Quintero. 2011. Extent and drivers of change of Neotropical seasonally dry tropical forests. In *Seasonally Dry Tropical Forests* (pp. 45-57). Island Press/Center for Resource Economics.
- Santos, B. A., M. Tabarelli, F. P. L. Melo, L. C. Camargo, A. Andrade, S. G. Laurance, and W. F. Laurance. 2014. Phylogenetic impoverishment of 102urner as tree communities in an experimentally fragmented forest landscape. *PloS ONE* e113109.
- Schacht, W. H., J. N. Long, and J. C. Malechek. 1988. Above-ground production in cleared and thinned stands of semiarid tropical woodland, Brazil. *Forest Ecology and Management* 23:201-214.
- Sfair J. C., F. De Bello, T. Q. França, P. Baldauf and M. Tabarelli. 2017. Chronic human 102urner asp102 affects plant trait distribution in a seasonally dry tropical forest. *Environmental Research Letters* DOI 10.1088/1748-9326/aa9f5e
- Silva, J. M. C., I. R. Leal M. Tabarelli. 2017. Caatinga – The largest tropical dry forest region in South America. Springer International Publishing.

- Sousa, F. P., T.O. Ferreira, E.S. Mendonça, R.E. Romero, and J.G.B. Oliveira. 2012. Carbon and nitrogen in degraded Brazilian semi-arid soils undergoing desertification. *Agriculture Ecosystems and Environment* 148:11-21.
- Stadler, J., R. Brandl, and S. Knapp. 2017. Species richness and phylogenetic structure in plant communities: 20 years of succession. *Web Ecology* 17:37-46.
- Stoner, K. E., and G. A. Sanchez-Azofeifa. 2009. Ecology and regeneration of tropical dry forests in the Americas: Implications for management. *Forest Ecology and Management* 258:903-906.
- Tabarelli, M., A.V. de Aguiar, M Ribeiro, JP Metzger, and C Peres. 2010. Prospects for biodiversity conservation in the Atlantic Forest: Lessons from aging human-modified landscapes. *Biological Conservation* 143:2328-2340.
- Tabarelli, M. 2012. Perturbações Antrópicas, Mudanças Climáticas e a Biota Futura da Caatinga. Projeto do Programa de Pesquisa Ecológica de Longa Duração. Recife, Pernambuco, Brasil.
- Tabarelli, M., F. F. S. Siqueira, J. Backé, R. Wirth, and I.R. Leal. 2017. Ecology of leaf-cutting ants in human-modified landscapes. In: Oliveira, Paulo S. and Koptur, Suzanne (editors): *Ant-Plant Interactions: Impacts of Humans on Terrestrial Ecosystems*, p 73-90. Cambridge University Press.
- Trindade, D. P. F. Montagem da comunidade de plantas durante a sucessão secundária na Caatinga: efeito da limitação de dispersão, recrutamento e estabelecimento. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Pernambucos, Recife, Brasil.
- Vamosi, S. M., S. B. Heard, J. C. Vamosi, and C. O. Webb. 2009. Emerging patterns in the comparative analysis of phylogenetic community structure. *Molecular Ecology* 18:572-92.
- Verdú, M., and J. G. Pausas. 2007. Fire drivers phylogenetic clustering in Mediterranean Basin woody plant communities. *Journal of Ecology* 97:1316-1323.
- Villéger, S., N. W. Mason, and D. Mouillot. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89: 2290-2301.
- Webb, C. O. 2000. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. *American Naturalist* 156:145-155.
- Webb, C. O., D. D. Ackerly, and S. W. Kembel. 2011. *Phylocom 4.2 users' manual*.
- Weiher, E., D. Freund., T. Bunton., A. Stefanski., T. Lee, and S. Bentivenga. 2011. Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly

theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B, Biological Sciences* 366:2403–2413.

Zobel, M. 1997. The relative of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology and Evolution* 12:266-269.

Legendas das figuras

Figura 1. Localização da área de estudo no nordeste do Brasil (A), com destaque para o Parque Nacional do Catimbau no estado de Pernambuco (B) e detalhes das 20 parcelas estudadas, áreas em regeneração natural e áreas controle, informando o grau de perturbação antrópica em cada uma delas (C).

Figura 2. Ferramenta conceitual para compreensão do Índice Global de Perturbação Antrópica Crônica (CAD) gerado no Parque Nacional do Catimbau (Pernambuco, Brasil) e adaptado de Arnan et al. (*Submetido*).

Figura 3. Escalonamento multidimensional não métrico (nMDS) das 20 parcelas de plantas lenhosas estudadas no Parque Nacional do Catimbau (Pernambuco, Brasil): a) baseado na abundância e b) baseado na biomassa. A ordenação foi baseada na similaridade taxonômica. R = parcelas em regeneração natural mais a idade de abandono e C = áreas controle. As áreas controle servem apenas como referencial, as mesmas não foram utilizadas nas análises.

Figura 4. Relações entre as variáveis preditoras idade de abandono, biomassa vegetal acima do solo e perturbação antrópica crônica (CAD) e os componentes taxonômicos e filogenéticos no Parque Nacional do Catimbau (Pernambuco, Brasil). Métricas taxonômicas: riqueza de espécies ($q = 0$), diversidade de Shannon ($q = 1$) e diversidade de Simpson ($q = 2$). Métricas filogenéticas: MPD = Distância Filogenética Média (do inglês *Mean Pairwise Distance*) e MNTD = Distância Filogenética do Táxon mais Próximo (do inglês *Mean Nearest Taxon Distance*). As áreas controle servem apenas como referencial, as mesmas não foram utilizadas nas análises.

Figura 5. Relações entre o tamanho de efeito padronizado (SES) para a Distância Filogenética Média (do inglês *Mean Pairwise Distance*, MPD) e a Distância Filogenética do Táxon mais Próximo (do inglês *Mean Nearest Taxon Distance*, MNTD) com a idade de abandono, biomassa vegetal acima do solo e perturbação antrópica crônica (CAD) no Parque Nacional do Catimbau (Pernambuco, Brasil). Os valores positivos indicam dispersão filogenética, enquanto os valores negativos indicam agrupamento filogenético.

Figura 6. Ordenação direta das espécies lenhosas e suas abundâncias relativas em função do Índice Global de Perturbação Antrópica Crônica (CAD) no Parque Nacional do Catimbau (Pernambuco, Brasil).

Figura 1

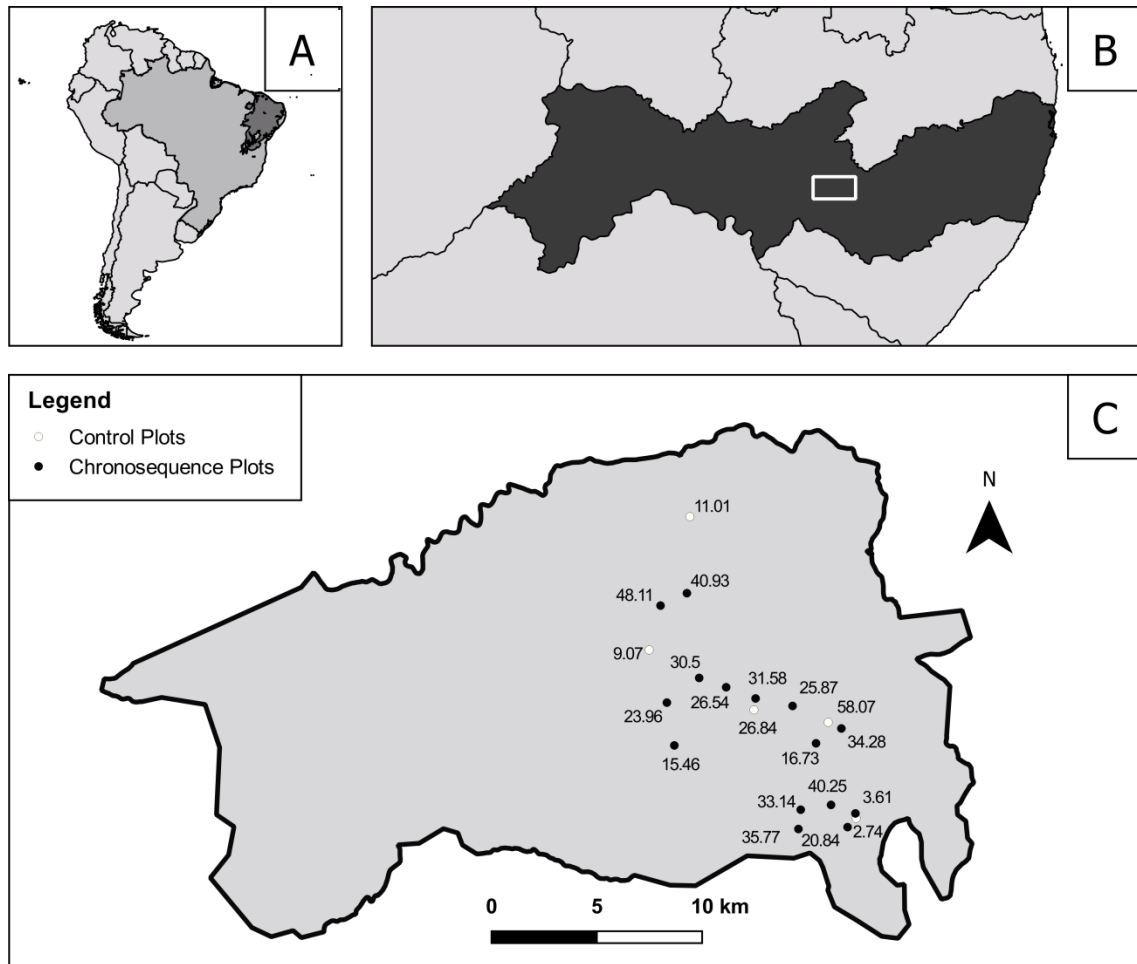


Figura 2

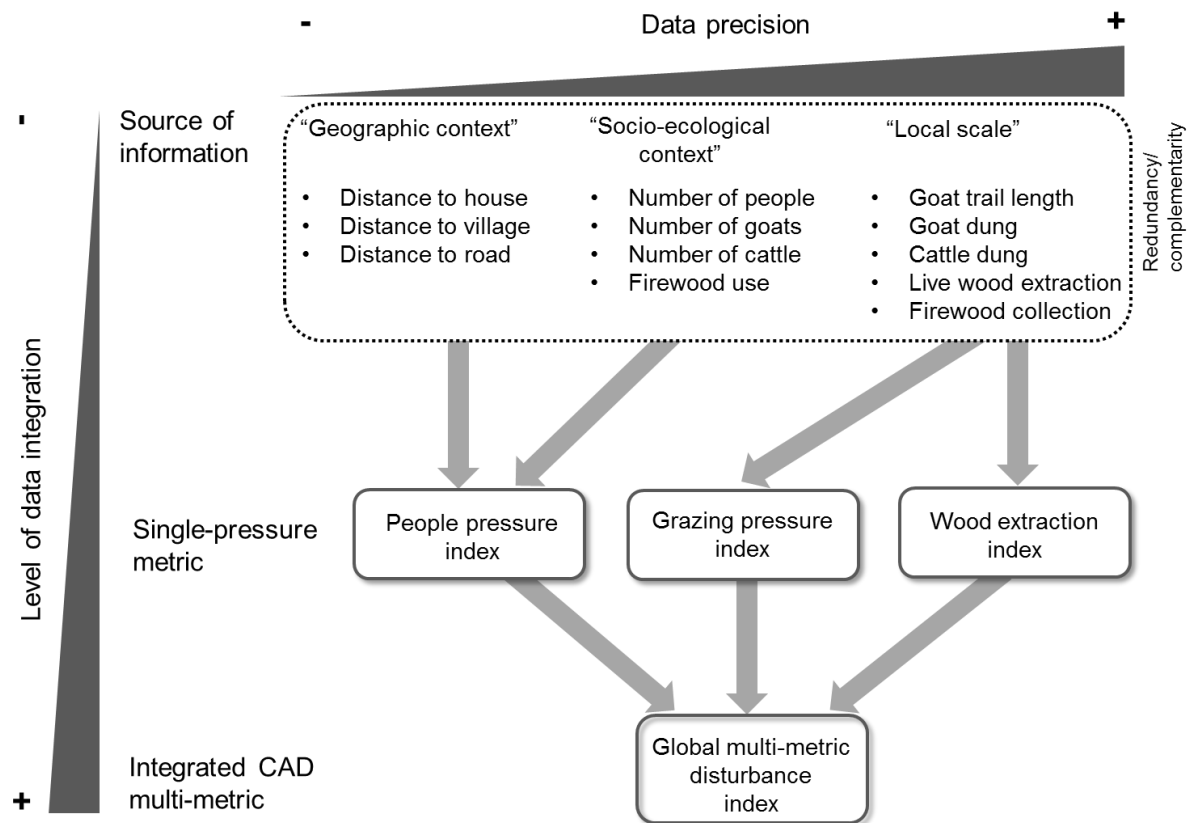


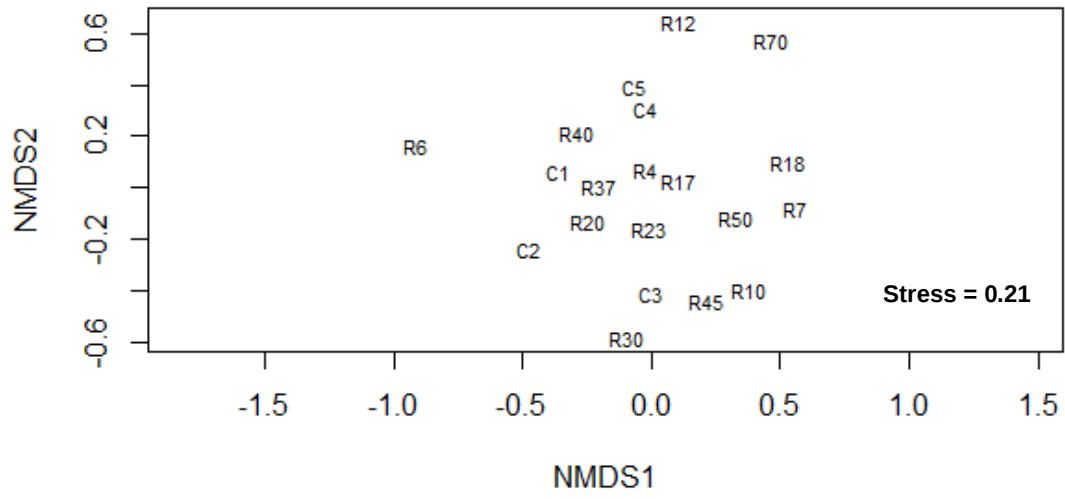
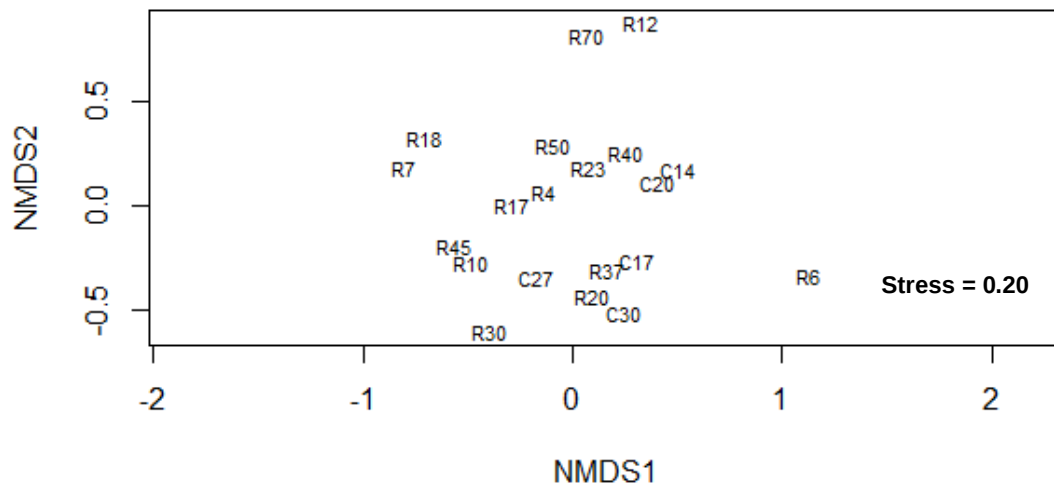
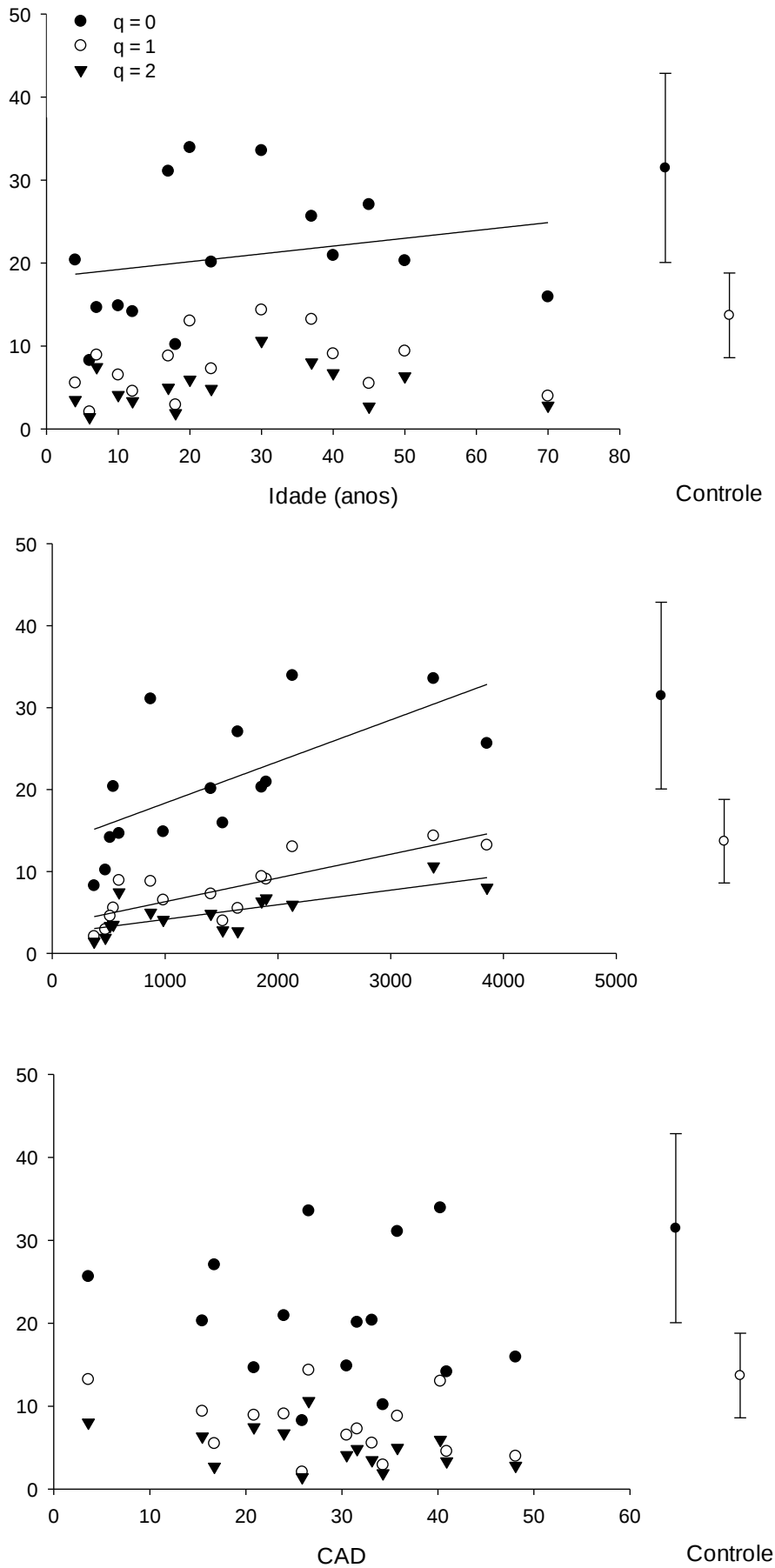
Figura 3**a)****b)**

Figura 4



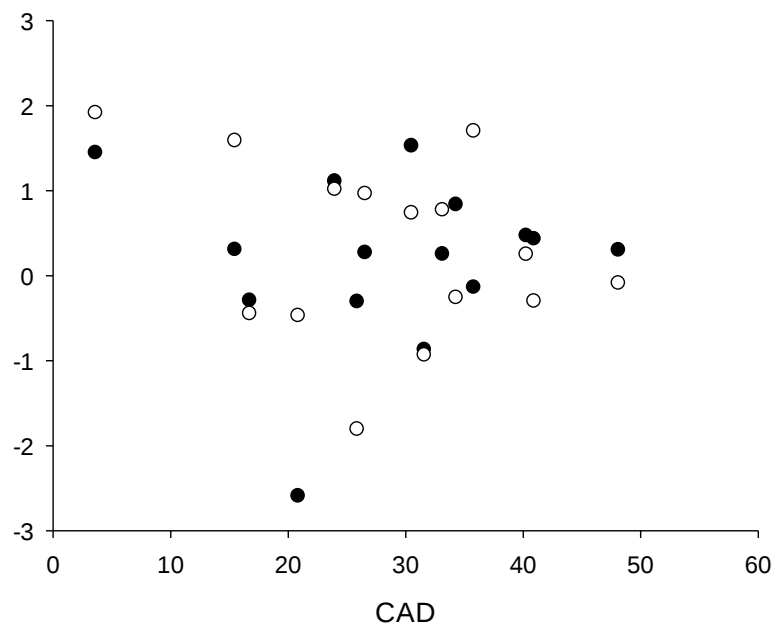
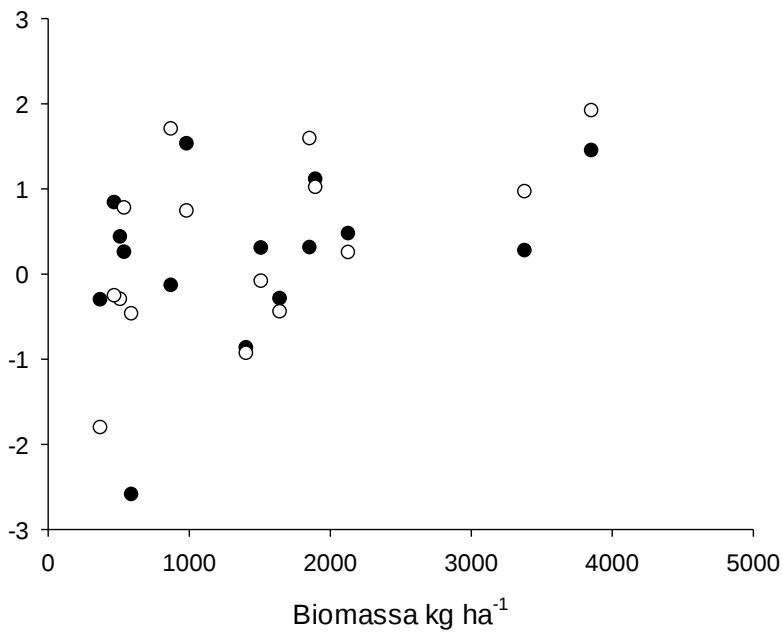
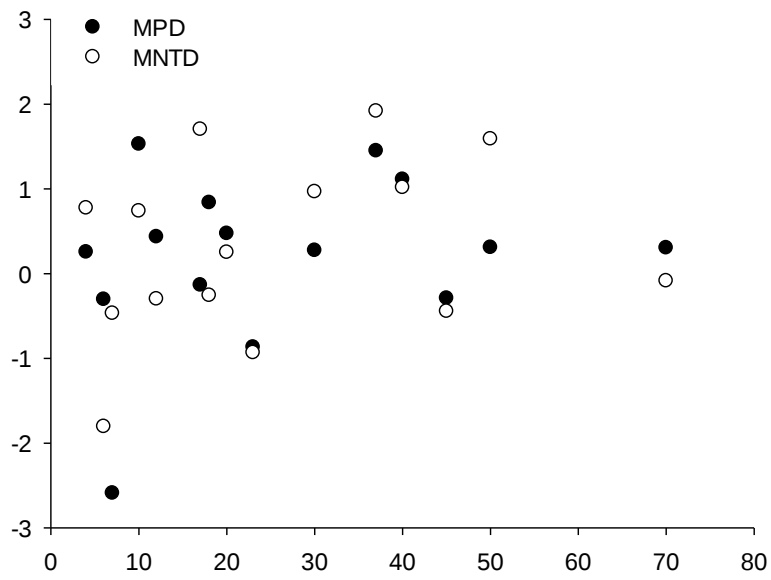
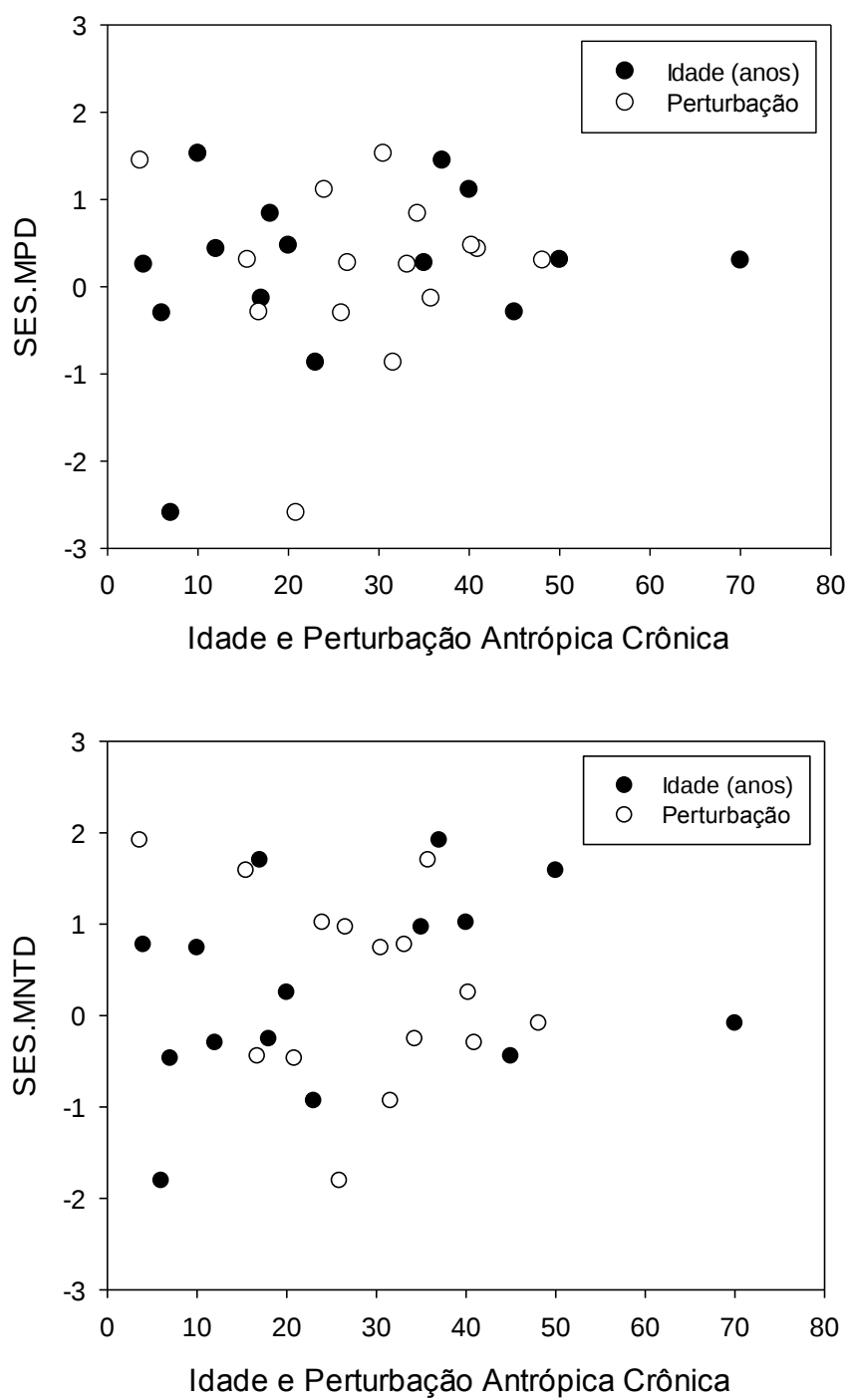


Figura 5



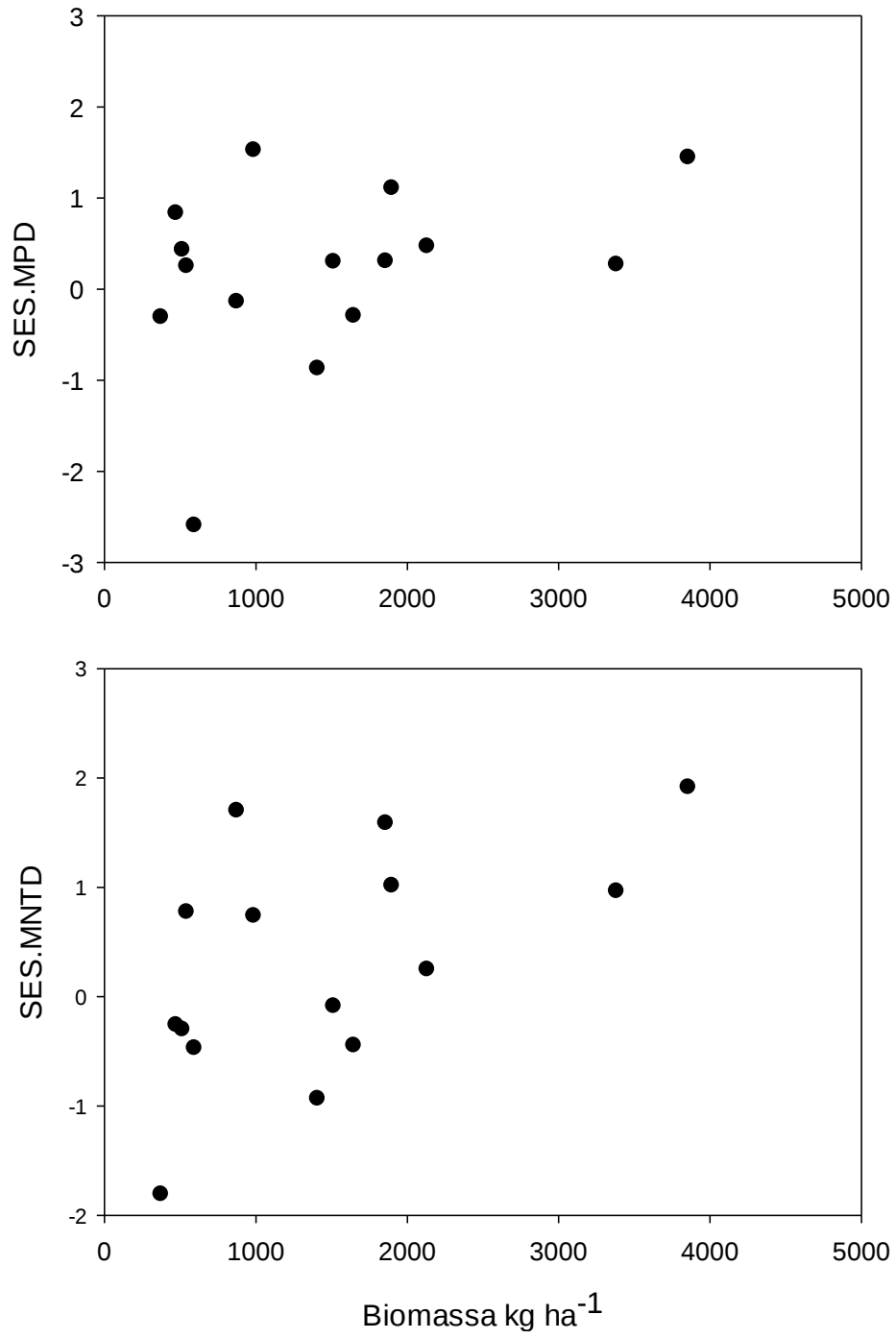


Figura 6

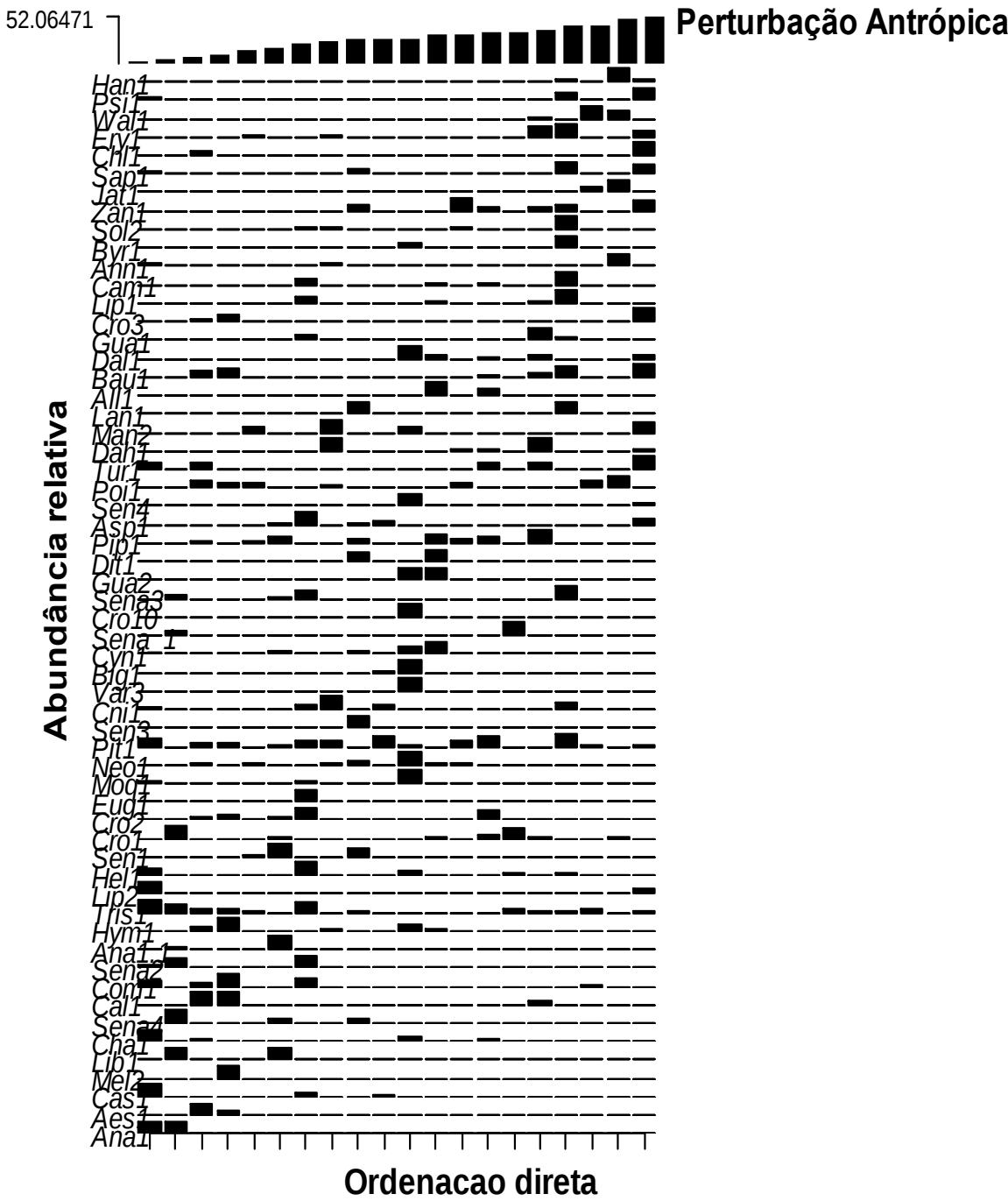


Tabela 1. Diferenças taxonômicas, riqueza de espécies ($q = 0$), diversidade de Shannon ($q = 1$) e diversidade de Simpson ($q = 2$), e filogenéticas, MPD = Distância Filogenética Média (do inglês *Mean Pairwise Distance*) e MNTD = Distância Filogenética do Táxon mais Próximo (do inglês *Mean Nearest Taxon Distance*) entre as áreas em regeneração natural e as áreas controle estudadas no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco. Brasil. Letras diferentes indicam diferenças significativas entre as áreas.

Diversidade taxonômica						
Comunidades em regeneração	q = 0		q = 1		q = 2	
	Média e DP	Máx-Mín	Média e DP	Máx-Mín	Média e DP	Máx-Mín
natural	20.72 ^a ± 8.08	33.91- 8.25	7.67 ^a ± 3.77	14.34-2.06	4.99 ^a ± 2.54	10.63-1.44
Áreas controle	30.36 ^b ± 11.39	48.46-18.63	12.60 ^b ± 5.10	19.43-9.82	7.86 ^a ± 3.49	11.20-4.16

Diversidade filogenética				
Comunidades em regeneração	MPD		MNTD	
	Média e DP	Máx-Mín	Média e DP	Máx-Mín
natural	0.18 ^a ± 0.97	1.51 – (-0.30)	0.31 ^a ± 1.01	1.91 – (-1.80)
Áreas controle	0.26 ^a ± 0.92	1.50 – (-0.76)	0.69 ^a ± 0.87	2.32 – (-0.01)

Tabela 2. Resultados dos modelos lineares realizados para testar se os componentes taxonômicos e filogenéticos eram influenciados pela idade de abandono das áreas, biomassa vegetal acima do solo e perturbação antrópica crônica no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Brasil. Métricas taxonômicas: riqueza de espécies ($q = 0$), diversidade de Shannon ($q = 1$) e diversidade de Simpson ($q = 2$). Métricas filogenéticas: MPD = Distância Filogenética Média (do inglês *Mean Pairwise Distance*) e MNTD = Distância Filogenética do Táxon mais Próximo (do inglês *Mean Nearest Taxon Distance*).

Métricas taxonômicas	r^2	p
q = 0		
Idade		0.40
Biomassa acima do solo		< 0.01
Perturbação Antrópica Crônica		0.24
Interação	0.52	0.34
q = 1		
Idade		0.04
Biomassa acima do solo		< 0.01
Perturbação Antrópica Crônica		0.62
Interação	0.76	0.16
q = 2		
Idade		0.15
Biomassa acima do solo		< 0.01
Perturbação Antrópica Crônica		0.89
Interação	0.62	0.12
Métricas filogenéticas	r^2	p
MPD		
Idade		0.96
Biomassa acima do solo		0.23
Perturbação Antrópica Crônica		0.48
Interação	0.17	0.35
MNTD		

Idade		0.96
Biomassa acima do solo		0.14
Perturbação Antrópica Crônica		0.87
Interação	0.29	0.76

Tabela 3. Medidas de diversidade filogenética calculadas para cada área estudada no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Brasil. Tamanho de efeito padronizado (SES) para a Distância Filogenética Média (do inglês *Mean Pairwise Distance*, MPD) e a Distância Filogenética do Táxon mais Próximo (do inglês *Mean Nearest Taxon Distance*, MNTD). Informamos a idade de abandono, biomassa vegetal acima do solo e o grau de perturbação antrópica (CAD) para cada área. R = parcelas em processo de regeneração natural mais a idade de abandono pelo homem e C = áreas controle.

Idade	Biomassa	CAD	SES.MPD	SES.MNTD
R4	541.03	33.14	0.25	0.78
R6	371.86	25.87	-0.30	-1.80
R7	592.35	20.84	-2.58	-0.46
R10	983.86	30.50	1.53	0.75
R12	512.77	40.93	0.43	-0.29
R17	872.28	35.77	-0.14	1.70
R18	471.02	34.28	0.84	-0.26
R20	2129.54	40.25	0.48	0.26
R23	1405.50	31.58	-0.86	-0.93
R30	3381.10	26.54	0.27	0.96
R37	3854.78	3.61	1.45	1.91
R40	1896.32	23.96	1.11	1.02
R45	1644.18	16.73	-0.29	-0.44
R50	1856.22	15.46	0.31	1.58
R70	1511.83	40.11	0.31	-0.08
C1	3884.58	11.01	-0.76	-0.02
C2	6360.70	2.74	1.50	0.83
C3	2583.59	9.07	-0.43	2.32
C4	4868.14	26.84	-0.23	0.04
C4	3906.66	58.07	1.23	0.23

Valores em negrito estão indicando agrupamento filogenético significativo (< - 1.96) ou dispersão filogenética significativa (> 1.96)

Material Suplementar 4. Plantas lenhosas encontradas nas 20 áreas estudadas no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Brasil. Em negrito as espécies endêmicas da Caatinga (Giulietti et al. 2002).

Família Botânica	Espécie
Amaranthaceae	<i>Alternanthera</i> sp.
Anacardiaceae	<i>Anacardium occidentale</i>
Anacardiaceae	<i>Schinopsis brasiliensis</i>
Annonaceae	<i>Annona leptopetala</i>
Annonaceae	<i>Oxandra reticulata</i>
Apocynaceae	<i>Allamanda blanchetti</i>
Apocynaceae	<i>Aspidosperma multiflorum</i>
Apocynaceae	<i>Aspidosperma pirifolium</i>
Arecaceae	<i>Syagrus coronate</i>
Asteraceae	Asteraceae
Asteraceae	<i>Moquiniastrum oligocephalum</i>
Asteraceae	<i>Wedelia</i> sp.
Bignoniaceae	Bignoneaceae
Bignoniaceae	<i>Handroanthus impertiginosus</i>
Boraginaceae	<i>Cordia curassavica</i>
Boraginaceae	<i>Cordia rufescens</i>
Boraginaceae	<i>Myriopus rubicundus</i>
Boraginaceae	<i>Varronia globose</i>
Boraginaceae	<i>Varronia leucomalloides</i>
Boraginaceae	<i>Varronia</i> sp.
Burseraceae	<i>Commiphora leptophloeos</i>
Cactaceae	<i>Cereus jamacaru</i>
Cactaceae	<i>Melocactus bahiensis</i>
Cactaceae	<i>Pilosocereus pachycladus</i>
Cactaceae	<i>Pilosocereus tuberculatus</i>
Cactaceae	<i>Tacinga palmadora</i>
Cannabaceae	<i>Celtis iguanaea</i>
Capparaceae	<i>Cynophalla flexuosa</i>

Capparaceae	<i>Neocalyptrocalyx longifolium</i>
Celastraceae	<i>Maytenus imbricata</i>
Celastraceae	<i>Maytenus rigida</i>
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum revolutum</i>
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum subrotundum</i>
Euphorbiaceae	<i>Acalypha brasiliensis</i>
Euphorbiaceae	<i>Cnidoscolus bahianus</i>
Euphorbiaceae	<i>Cnidoscolus obtusifolius</i>
Euphorbiaceae	<i>Croton grewioides</i>
Euphorbiaceae	<i>Croton nepetifolius</i>
Euphorbiaceae	<i>Croton sonderianus</i>
Euphorbiaceae	<i>Croton</i> sp. 4
Euphorbiaceae	<i>Croton</i> sp. 5
Euphorbiaceae	<i>Croton</i> sp. 6
Euphorbiaceae	<i>Croton</i> sp. 7
Euphorbiaceae	<i>Croton</i> sp. 8
Euphorbiaceae	<i>Croton</i> sp. 9
Euphorbiaceae	<i>Croton tricolor</i>
Euphorbiaceae	<i>Ditaxis desertorum</i>
Euphorbiaceae	Euphorbiaceae
Euphorbiaceae	<i>Jatropha mutabilis</i>
Euphorbiaceae	<i>Manihot carthagenensis</i>
Euphorbiaceae	<i>Manihot</i> sp.
Euphorbiaceae	<i>Sapium glandulosum</i>
Fabaceae	<i>Aeschynomene marginata</i>
Fabaceae	<i>Amburana cearensis</i>
Fabaceae	<i>Anadenanthera colubrina</i>
Fabaceae	<i>Bauhinia acuruana</i>
Fabaceae	<i>Calliandra aeschynomenoides</i>
Fabaceae	<i>Chamaecrista zygophylloides</i>
Fabaceae	<i>Chloroleucon foliolosum</i>
Fabaceae	<i>Dahlstedtia araripensis</i>
Fabaceae	<i>Dalbergia cearensis</i>

Fabaceae	<i>Dioclea</i> sp.
Fabaceae	Fabaceae 1
Fabaceae	<i>Geoffroea spinosa</i>
Fabaceae	<i>Hymenaea martiana</i>
Fabaceae	<i>Libidibia ferrea</i>
Fabaceae	<i>Mimosa</i> cf. <i>lewisii</i>
Fabaceae	<i>Mimosa</i> sp. 2
Fabaceae	<i>Mimosa tenuiflora</i>
Fabaceae	NI
Fabaceae	<i>Piptadenia stipulacea</i>
Fabaceae	<i>Pityrocarpa moniliformis</i>
Fabaceae	<i>Poincianela microphylla</i>
Fabaceae	<i>Pterogyne pauciflora</i>
Fabaceae	<i>Senegalia bahiensis</i>
Fabaceae	<i>Senegalia</i> cf. <i>polyphylla</i>
Fabaceae	<i>Senegalia piauihiensis</i>
Fabaceae	<i>Senegalia</i> sp.
Fabaceae	<i>Senegalia</i> sp. 5
Fabaceae	<i>Senegalia</i> sp. 6
Fabaceae	<i>Senegalia</i> sp. 7
Fabaceae	<i>Senna acuruensis</i>
Fabaceae	<i>Senna cana</i>
Fabaceae	<i>Senna macranthera</i>
Fabaceae	<i>Senna rizzinii</i>
Fabaceae	<i>Senna</i> sp. 5
Fabaceae	<i>Senna</i> sp. 6
Simaroubaceae	<i>Simaba ferruginea</i>
Fabaceae	<i>Tamarindus indica</i>
Fabaceae	<i>Trischidium molle</i>
Lamiaceae	<i>Hyptis</i> sp. 1
Lamiaceae	<i>Hyptis</i> sp. 2
Lamiaceae	<i>Hyptis</i> sp. 3
Lamiaceae	<i>Hyptis suaveolens</i>

Lamiaceae	<i>Medusantha martiusii</i>
Loganiaceae	<i>Strychnos rubiginosa</i>
Malpighiaceae	<i>Byrsonima</i> sp.
Malpighiaceae	<i>Byrsonima</i> sp. <i>Gardneriana</i>
Malpighiaceae	Malpighiaceae 1
Malpighiaceae	Malpighiaceae 2
Malpighiaceae	<i>Ptilochaeta bahiensis</i>
Malvaceae	<i>Helicteres velutina</i>
Malvaceae	<i>Melochia</i> sp.
Malvaceae	<i>Melochia tomentosa</i>
Malvaceae	<i>Waltheria brachypetala</i>
Moraceae	<i>Ficus</i> sp.
Mytaceae	<i>Campomanesia eugenioides</i>
Mytaceae	<i>Eugenia brejoensis</i>
Mytaceae	<i>Eugenia</i> cf. <i>brejoensis</i>
Mytaceae	<i>Eugenia</i> sp. 1
Mytaceae	<i>Eugenia</i> sp. 2
Mytaceae	<i>Eugenia stictopetala</i>
Mytaceae	<i>Myrcia</i> sp. 1
Mytaceae	<i>Myrcia</i> sp. 2
Mytaceae	Myrtaceae 1
Mytaceae	Myrtaceae 2
Mytaceae	<i>Psidium</i> cf. <i>brownianum</i>
Mytaceae	<i>Psidium oligospermum</i>
Mytaceae	<i>Psidium schenckianum</i>
Nyctagenaceae	<i>Guapira graciliflora</i>
Nyctagenaceae	<i>Guapira noxia</i>
Nyctagenaceae	<i>Guapira</i> sp.
Passifloraceae	<i>Turnera cearensis</i>
Passifloraceae	121turner asp.
Rubiaceae	<i>Cordia rigida</i>
Rutaceae	<i>Balfourodendron molle</i>
Rutaceae	<i>Zanthoxylum stelligerum</i>

Salicaceae	<i>Casearia sylvestris</i>
Sapindaceae	Sapindaceae
Sapotaceae	<i>Manilkara salzmannii</i>
Solanaceae	<i>Solanum rhytidoandrum</i>
Solanaceae	<i>Solanum</i> sp.
Verbenaceae	<i>Lantana camara</i>
Verbenaceae	<i>Lantana</i> sp.
Verbenaceae	<i>Lippia alba</i>
Verbenaceae	<i>Lippia gracilis</i>
Verbenaceae	<i>Lippia grata</i>
Boraginaceae	<i>Tournefortia</i> sp.

Ind-11

Morfo 83

Morfo 141

NI 1

NI 2

NI 3

NI 13

NI 26

NI 32

NI 39

Sp. 1

Sp. 3

Sp. 5

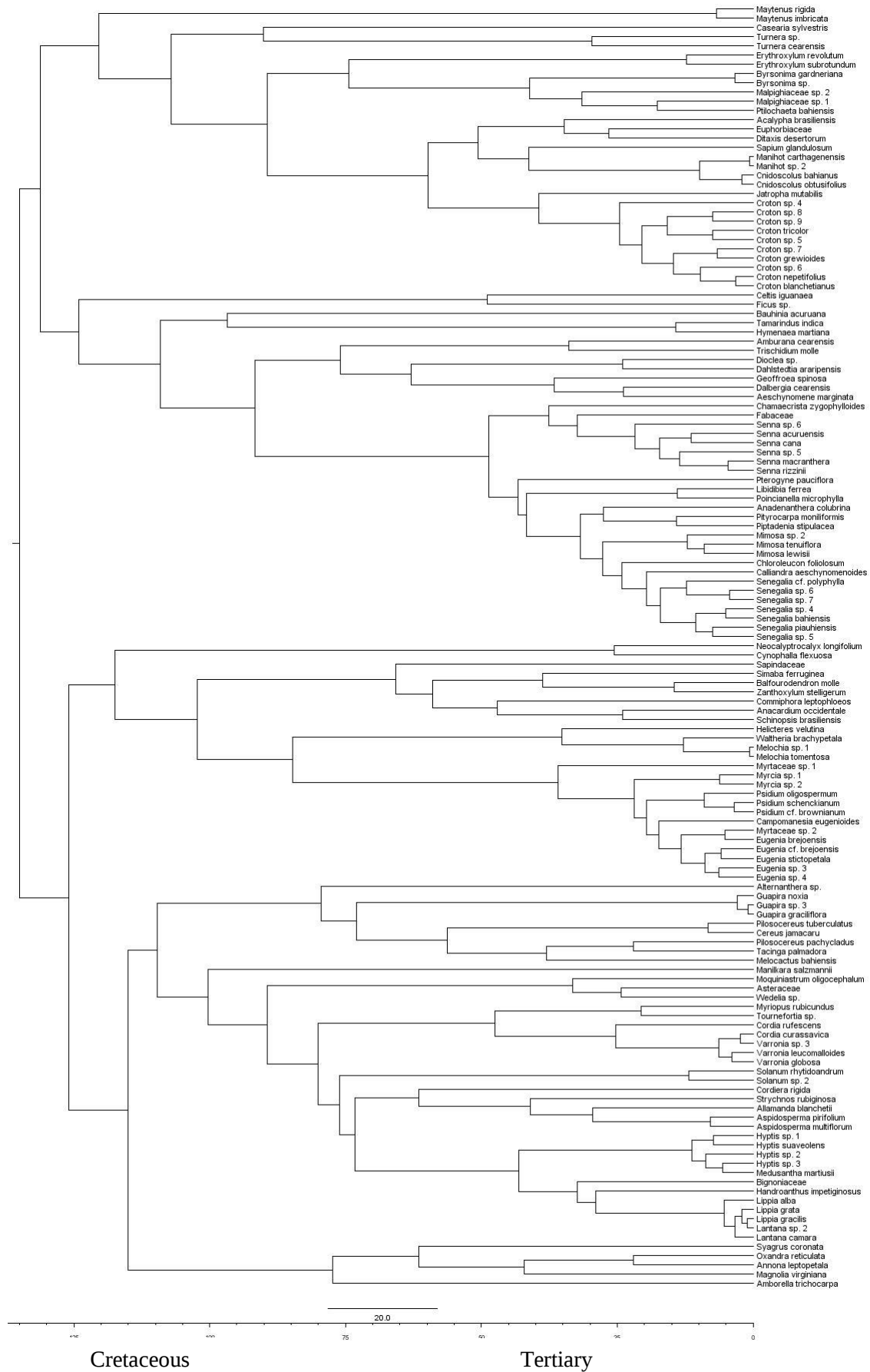
Sp. 6

Sp. 11

Sucupira

Material Suplementar 4. Métodos usados para construir a filogenia calibrada

Inicialmente, pesquisamos quatro regiões de DNA (gene ribulose-bisfosfato carboxilase (rbcL), maturase K (matK), gene RNA ribossomal 5,8S e espaçador intergênico trnL-trnF (trnL-F), para as espécies estudadas, a partir de dados disponíveis no GenBank. Quando os dados de sequência gênica para uma espécie desejada não estavam disponíveis, usamos uma outra espécie do mesmo gênero. Espera-se que o efeito sobre o comprimento de ramo da árvore pela utilização destas espécies substitutas seja mínimo, dada a amplitude da amostragem filogenética (Cadotte et al. 2008). Utilizamos *Amborella trichocarpa* e *Magnolia virginiana* para enraizar a árvore e aumentar a profundidade de amostragem de táxon (Burns and Strauss 2011). As sequências foram alinhadas para cada região independentemente e posteriormente combinadas em uma super matriz única usando Geneious versão 7.1.4 (Kearse et al., 2012). A análise de inferência bayesiana foi realizada usando o Mr. Bayes v3.1.2 (Ronquist e Huelsenbeck 2003), utilizando o modelo de tempo geral reversível (GTR) + γ e as configurações padrão. Em seguida, criamos uma filogenia calibrada, adotando pontos de calibração fósseis derivados de Magallón et al. (2015) usando BEAST v1.8.2 (Drummond et al., 2012). Análises simultâneas de tempo de divergência e filogenética foram realizadas usando o método MCMC (do inglês *Markov Chain Monte Carlo*), implementado no BEAST v1.8.2, que emprega um modelo log normal de relógio relaxado para estimar os tempos de divergência. Abaixo segue a árvore calibrada no tempo que ilustra nossa filogenia regional.



LITERATURA CITADA

- Burns, J. H., and S. Y. Strauss. 2011. More closely related species are more ecologically similar in an experimental test. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* 108:5302-5307.
- Cadotte, M. W., B. J. Cardinale, and T. H. Oakley. 2008. Evolutionary history and the effect of biodiversity on plant productivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* 105:17012-17017.
- Drummond, A. J., M. A. Suchard, D. Xie, and A. Rambaut. 2012. Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. *Molecular Biology and Evolution* 29:1969-1973.
- Kaerse, M., R. Moir, A. Wilon, S. Stones-Havas, M. Cheung, S. Storrock, S. Buxton, et al. 2012. Geneious Basic: An integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. *Bioinformatics* 28: 1647-1649.
- Magallón, S., S. Gómez-Acevedo, L. L. Sánchez-Reyes, and T. Hernández-Hernández. 2015. A metacalibrated time-tree documents the early rise of flowering plant phylogenetic diversity. *New Phytologist* 207:437–453.
- Ronquist, F., and J. P. Huelsenbeck. 2003. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19:1572-1574.

6 CONCLUSÃO

Os resultados encontrados neste estudo trazem contribuições teóricas interessantes sobre a regeneração natural da Caatinga após agricultura itinerante. Especificamente, como ocorrem mudanças em atributos, taxonômicos, funcionais e filogenéticos das assembleias de plantas lenhosas, quais são as forças que regulam o processo de regeneração e qual modelo de sucessão segue a Caatinga. Aqui eu destaco:

- 1) A regeneração da floresta da Caatinga se caracteriza pelo estabelecimento de assembleias de plantas bastante diversas no que se refere aos atributos taxonômicos, funcionais e filogenéticos, embora ocorra uma flora em comum às assembleias. Para maioria dos atributos no nível da comunidade, não há diferença entre a floresta em regeneração e a floresta madura, sugerindo elevada resiliência.
- 2) As mudanças ocorridas nas assembleias da floresta em regeneração não estão correlacionadas com o tempo de abandono da roça, biomassa da vegetação acima do solo, fertilidade do solo ou perturbação antrópica crônica. Desta forma, não encontramos evidências de que a regeneração da Caatinga segue um modelo de sucessão baseado em mudanças direcionais em resposta a presença de filtros ambientais ou competição.
- 3) A ocorrência de assembleias com atributos esperados pelo acaso sugere que a regeneração é fortemente influenciada por processos aleatórios, como a limitação de dispersão ou a rebrota. Isto implica em modelos sucessionais não determinísticos, ao contrário do que se espera para as florestas tropicais.
- 4) Novos estudos são necessários para examinar a generalidade de nossos achados, bem como para avaliar as implicações do modelo de sucessão proposto no que se refere à conservação da biodiversidade, provisão de serviços e bem estar humano. Especificamente, estudos voltados para entender que tipo de floresta as formas de uso da terra geram, quais as causas e qual significado.

REFERÊNCIAS

- ARROYO-RODRÍGUEZ, V; MELO, F. P; MARTÍNEZ-RAMOS, M; BONGERS, F; CHAZDON, R. L; MEAVE, J. A; NORDEN, N; SANTOS, B. A; LEAL I. R; TABARELLI, M. Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: new insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, v. 92, p. 326-340, 2017.
- ARMSTRONG, R. A; MCGEHEE, R. Competitive exclusion. *American Naturalist*, v. 115, p. 151–170, 1980.
- BAKER, T. R; PHILLIPS, O. L; LAURANCE, W. F; PITMAN, N. C. A; ALMEIDA, S; ARROYO, L; ... & LLOYD, J. Do species traits determine patterns of wood production in Amazonian forests? *Biogeosciences*, v. 6, p. 297-307, 2009.
- BALVANERA, P; QUIJAS, S; PÉREZ-JIMÉNEZ, A. Distribution patterns of tropical dry forest trees along a mesoscale water availability gradient. *Biotropica*, v. 43, p. 414-422, 2001.
- BAZZAZ, F. A. The physiological ecology of plant succession. *Annual review of Ecology and Systematics*, v. 10, p. 351-371, 1979.
- BLACKIE, R; BALDAUF, C; GAUTIER, D; GUMBO, D; KASSA, H; PARTHASARATHY, N; PAUMGARTEN, F; SOLA, P; ... & SUNDERLAND, T. Tropical dry forests: The state of global knowledge and recommendations for future research. Discussion Paper no. 2. Bogor, Indonesia: CIFOR.
http://www.cifor.org/publications/pdf_files/Wpapers/DPBlackie1401.pdf. 2014.
- BLOMBERG, S. P; GARLAND, T. Tempo and mode in evolution: phylogenetic inertia, adaptation and comparative methods. *Journal of Evolutionary Biology*, v. 15, p. 899-910, 2002.
- BORCHERT, R. Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology*, v. 75, p. 1437-1449, 1994.
- BRASIL. Ministério do Planejamento e Orçamento. Nordeste: uma estratégia de desenvolvimento sustentável. Brasília. 1995.
- BROOKER, R. W; CALLAWAY, R. M; CAVIERES, L. A; KIKVIDZE, Z; LORTIE, C. J; MICHALET, R; PUGNAIRE, F. I; VALIENTE-BANEUT, A; WHITHAM, T. G. Don't disintegration: a comment on Ricklefs's disintegrating communities. *The American Naturalist*, v. 174, p. 919-927, 2009.
- CADOTTE, M. W. Experimental evidence that evolutionarily diverse assemblages result in higher productivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 110, p. 8996–9000, 2013.
- CADOTTE, M. W. Functional traits explain ecosystem function through opposing mechanisms. *Ecology Letters*, v. 20, p. 989-996, 2017.

CALOW, P. Towards a definition of functional ecology. *Functional Ecology*, v. 1, p. 57-61, 1987.

CARLUCCI, M. B; STREIT, H; DUARTE, L. D. S; PILLAR, V. D. Individual-based trait analyses reveal assembly patterns in tree sapling communities. *Journal of Vegetation Science*, v. 23, p. 176–186, 2012.

CASANOVE, F; PLA, L; DI RIENZO, J. A; DÍAZ, S. FDiversity: a software package for the integrated analysis of functional diversity. *Methods in Ecology & Evolution*, v. 2, p. 233-237, 2011.

CASTELLETTI, C. H. M; SILVA, J. M. C; TABARELLI, M; SANTOS, A. M. M. Quanto ainda resta da Caatinga? Uma estimativa preliminar. In: SILVA, J. M. C; TABARELLI, M; FONSECA, M. T; LINS, L.V. (Orgs.) Biodiversidade da Caatinga: áreas e ações prioritárias para a conservação. Ministério do Meio Ambiente, Brasília. 2004, pp. 91-100.

CAVENDER-BARES, J; KOZAC, K.H; FINE, P. V. A; KEMBEL, S. W. The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, v. 12, p. 693–715, 2009.

CHATURVEDI, R. K; RAGHUBANSHI, A. S; SINGH, J. S. Plant functional traits with particular reference to tropical deciduous forests: A review. *Journal of Biosciences*, v. 36, p. 963-981, 2011.

CHAVE, J; COOMES, D; JANSEN, S; LEWIS, S. L; SWENSON, N. G; ZANNE, A. E. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters*, v. 12, p. 351-366, 2009.

CHAZDON, R. L; LETCHER, S. G; VAN BREUGEL, M; MARTÍNEZ-RAMOS, M; BONGERS, F; FINEGAN, B. Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, v. 362, p. 273-289, 2007.

CHAZDON, R. L. Beyond deforestation: restoring forests and ecosystem services on degraded lands. *Science*, v. 320, p. 1458-1460, 2008.

CHAZDON, R. L; PERES, C. A; DENT, D; SHEIL, D; LUGO, A.E; LAMB, D; STORK, N. E; MILLER, S. E. The potential for species conservation in tropical secondary forests. *Conservation Biology*, v. 23, p. 1406-1417, 2009.

CHAZDON, R. L. Regeneração de florestas tropicais. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Ciências Naturais*, v. 7, p. 195-218, 2012.

CIANCIARUSO, M. V; SILVA, I. A; BATALHA, M. A. Diversidade filogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia de comunidades. *Biota Neotropica*, v. 9, p. 93-103, 2009.

CLEMENTS, F. E. Plant succession: an analysis of the development of vegetation. 1. Ed. Washington: Carnegie Institution of Washington. 1916.

COIMBRA-FILHO, A. F; CÂMARA, I. G. Os limites originais do bioma Mata Atlântica na região Nordeste do Brasil. Fundação Brasileira para Conservação da Natureza, Rio de Janeiro. 1996.

COLÓN, S. M; LUGO, A. E. Recovery of a subtropical dry forest after abandonment of different land uses. *Biotropica*, v. 38, p. 354-364, 2006.

CONNELL, J. H; SLATYER, R. O. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist*, v. 111, p. 1119–1144, 1977.

CONNOR, E. F; SIMBERLOFF, D. The assembly of species communities: chance or competition? *Ecology*, v. 60, p. 1132-1140, 1979.

CORNELISSEN, J. H. C; LAVOREL, S; GARNIER, E; DÍAZ, S; BUCHMANN, N; GURVICH, D. E; ... & POOTER, H. Handbook of protocols for standardized and easy measurements of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, v. 51, p. 335-380, 2003.

DAILY, G. C; MATSON, P. A; VITOUSEK, P. M. Ecosystem services supplied by soil. *Nature's Services: Societal Dependence on Natural Ecosystems*, G.C. Daily (Ed.). Washington DC, pp. 113-132. 1997.

DANILOV, R; EKELUND, N. G. A. The efficiency of seven diversity and one similarity indices based on phytoplankton data for assessing the level of eutrophication in lakes in central Sweden. *Science of the Total Environment*, v. 234, p. 15-23, 1999.

DE BELLO, F; LEPŠ, J; LAVOREL, S; MORETTI, M. Importance of Species Abundance for Assessment of Trait Composition: An Example Based on Pollinator Communities. *Community Ecology*, v. 2, p. 163-70, 2007.

DERROIRE, G; BALVANERA, P; CASTELLANOS-CASTRO, C; DECOCQ, G; KENNARD, D. K; LEBRIJA-TREJOS, E; ... & HEALEY, J. R. Resilience of tropical dry forests—a meta-analysis of changes in species diversity and composition during secondary succession. *Oikos*, v. 125, p. 1386-1397, 2016.

DIAMOND, J. M. Assembly of species communities. In: CODY, M. L; DIAMOND, J. Editors. *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge. 1975, p. 342-444.

DÍAZ, S; CABIDO, M. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science*, v. 8, p. 463-474, 1997.

DÍAZ, S; LAVOREL, S; DE BELLO, F; QUETIER, F; GRIGULIS, K; ROBSON, M. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, v. 104, p. 20684–20689, 2007.

EGLER, F. E. Vegetation science concepts I. Initial floristic composition, a factor in old-field vegetation development with 2 figs. *Plant Ecology*, v. 4, p. 412-417, 1954.

ELTON, C. Competition and the structure of ecological communities. *Journal of Animal Ecology*, v. 15, p. 54-68, 1946.

FAITH, D. P. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, v. 61, p. 1-10. 1992.

FAO. State of the world's forests. Roma: Food and Agriculture Organization of the United Nations. 2011.

FIGUERÔA, J. M.; PAREYN, F. G. C.; ARAÚJO, E. L.; SILVA, C. E.; SANTOS, V. F.; CUTLER, D. F.; BARACAT, A.; GASSON, P. Effects of cutting regimes in the dry and wet season on survival and sprouting of woody species from the semi-arid caatinga of northeast Brazil. *Forest Ecology and management*, v. 229, p. 294-303, 2006.

FONSECA, C. R.; OVERTON, J. M.; COLLINS, B.; WESTOBY, M. Shifts in trait-combinations along rainfall and phosphorus gradients. *Journal of Ecology*, v. 88, p. 964-977, 2000.

GARIGLIO, M. A.; SAMPAIO, E. V. S. B.; CESTARO, L. A.; KAGEYAMA, P. Y. Uso sustentável e conservação dos recursos florestais da Caatinga. Serviço Florestal Brasileiro, Brasília, DF, 2010. 368 p.

GITAY, H.; NOBLE, I. R. What are functional types and how should we seek them. *Plant functional types: their relevance to ecosystem properties and global change*, 1997. 369 p.

GIULIETTI, A. M.; BOCAGE NETA, A. L.; CASTRO, A. A. J. F.; GAMARRA-ROJAS, C. F. L.; SAMPAIO, E. V. S. B.; VIRGÍNIO, J. F.; ... & HARLEY, R. M. Diagnóstico da vegetação nativa do bioma Caatinga. Biodiversidade da Caatinga: áreas e ações prioritárias para a conservação, Brasília, DF: Ministério do Meio Ambiente, Universidade Federal de Pernambuco, 2003. 382 p.

GOTELLI, N. J.; GRAVES, G. R. Null models in ecology. Smithsonian Institution Press, Washington and London. 1996.

GÖTZENBERGER, L.; DE BELLO, F.; BRATHEN, K. A.; DAVISON, J.; DUBUIS, A.; GUIBAN, A.; ... & ZOBEL, M. Ecological assembly rules in plant communities – approaches, patterns and prospects. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, v. 87, p. 111–27, 2012.

GRIME, J. P.; THOMPSON, K.; HUNT, R.; HODGSON, J. G.; CORNELISSEN, J. H. C.; RORISON, I. H.; ... & WHITEHOUSE, J. Integrated screening validates primary axes of specialisation in plants. *Oikos*, v. 79, p. 259-281, 1997.

GUARIGUATA, M. R.; OSTERTAG, R. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management*, v. 148, p. 185-206, 2001.

HACKE, U. G.; SPERRY, J. S.; POCKMAN, W. T.; DAVIS, S. D.; MCCULLOH, K. A. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia*, v. 126, p. 457-461, 2001.

HILL, M. O. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology*, v. 54, p. 427-432, 1973

HILLERISLAMBERS, J; ADLER, P. B; HARPOLE, W. S; LEVINE, J. M; MAYFIELD, M M. Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, v. 43, p. 227-248, 2011.

HOBBS, R. J; HUENNEKE, L. F. Disturbance, diversity, and invasion: implications for conservation. *Conservation Biology*, v. 6, p. 324-337, 1992.

HODGSON, J. G; WILSON, P. J; HUNT, R; GRIME, J. P; THOMPSON, K. Allocating CSR plant functional types: a soft approach to a hard problem. *Oikos*, v. 85, p. 282-294, 1999.

HOLDRIDGE, L. R. Life zone ecology. Tropical Science Center. San Jose, Costa Rica. 1967.

HOOPER, D. U; CHAPIN, F. S; EWEL, J. J; HECTOR, A; INCHAUSTI, P; LAVOREL, S; ... & WARDLE, D. A. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, v. 75, p. 3-35, 2005.

HUBÁLEK, Z. Measures of species diversity in ecology: an evaluation. *Folia Zoologica*, v. 49, p. 241-260, 2000.

HUBBELL, S. P. The unified Neutral Theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press, Princeton. 2001. 389 p.

HULSHOF, C. M; SWENSON, N. G. Variation in leaf functional trait values within and across individuals and species: an example from a Costa Rican dry forest. *Functional Ecology*, v. 24, p. 217-223, 2010.

HUTCHINSON, G. E. Population studies: animal ecology and demography: concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, v. 22, p. 415-427. 1957.

JARVINEN, O. Species-to-genus ratios in biogeography: A historical note. *Journal of Biogeography*, v. 9, p. 363-370, 1982.

KAMMESHEIDT, L. Forest recovery by root suckers and above-ground sprouts after slash-and-burn agriculture, fire and logging in Paraguay and Venezuela. *Journal of Tropical Ecology*, v. 15, p. 143-157, 1999.

KEDDY, P. A. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, v. 3, p. 157-164, 1992.

KEMBEL, S. W; HUBBELL, S. P. The phylogenetic structure of a neotropical forest tree community. *Ecology*, v. 87, p. 86-99, 2006.

KHURANA, E; SAGAR, R; SINGH, J. S. Seed size: a key trait determining species distribution and diversity of dry tropical forest in northern India. *Acta Oecologica*, v. 29, p. 196-204, 2006.

KRAFT, N. J; CORNWELL, W. K; WEBB, C. O; ACKERLY, D. D. Trait evolution, community assembly and the phylogenetic structure of ecological communities. *The American Naturalist*, v. 170, p. 271-283, 2007.

KRAFT, N. J; VALENCIA, R; ACKERLY, D. D. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science*, v. 322, p. 580-582, 2008.

KRAFT, N. J. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology*, v. 29, p. 592-599, 2015.

KREBS, C. J. *Ecological Methodology*. Addison Welsey Educational Publishers. Inc., Menlo Park, Califórnia. 1999.

LEAL, I. R; TABARELLI, M; SILVA, J. M. C. *Ecologia e conservação da Caatinga*. Editora Universitária, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, 2003.

LEBRIJA-TREJOS, E; PÉREZ-GARCÍA, E. A; MEAVE J. A; BONGERS, F; POORTER, L. Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. *Ecology*, v. 91, p. 386–398, 2010.

LEBRIJA-TREJOS, E; PÉREZ-GARCÍA, E. A; MEAVE, J. A; POORTER, L; BONGERS, F. Environmental changes during secondary succession in a tropical dry forest in Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, v. 27, p. 477-489, 2011.

LOHBECK, M; POOTER, L; LEBRIJA-TEJOS, E; MARTÍNEZ-RAMOS, M; MEAVE, J.A; PAZ, H; ... & BONGERS, F. Successional changes in functional composition contrast for dry and wet tropical forest. *Ecology*, v. 94, p. 1211-1216, 2013.

LÔBO, D; LEÃO, T; MELO, F. P. L; SANTOS, A. M. M; TABARELLI, M. Forest fragmentation drives Atlantic forest of northeastern Brazil to biotic homogenization. *Diversity and Distributions*, v. 17, p. 287-296, 2011.

MAGURRAN, A. E. Why diversity? In: *Ecological diversity and its measurement* (pp. 1-5). Springer Netherlands, 1988.

MAGURRAN, A. E. *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Science Ltd, Oxford, 2004.

MAIRE, V; GROSS, N; BÖRGER, L; PROULX, R; WIRTH, C; DA SILVEIRA PONTES, L; SOUSSANA, J. F; LOUAULT, F. Habitat filtering and niche differentiation jointly explain species relative abundance within grassland communities along fertility and disturbance gradients. *New Phytologist*, v. 196, p. 497–509, 2012.

MARENGO, J. A; AMBRIZZI, T; ROCHA, R. P; ALVES, L. M; CUADRA, S. V; VALVERDE, M. C; ... & FERRAZ, S. E. T. Future change of climate in South America in the late twenty-first century: intercomparison of scenarios from three regional climate models. *Climate Dynamics*, v. 35, p. 1073–1097, 2009.

MARTÍN-LOPEZ, B; MONTES, C; BENAYAS, J. The non-economic motives behind the willingness to pay for biodiversity conservation. *Biological Conservation*, v. 139, p. 67-82, 2007.

MASON, N. W. H; MOUILLOT, D; LEE, W. G; WILSON, J. B. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, v. 111, p. 112-118, 2005.

MAYFIELD, M. M; BONSER, S. P; MORGAN, J. W; AUBIN, I; MCNAMARA, S; VESK, P. A. What does species richness tell us about functional trait diversity? Predictions and evidence for responses of species and functional trait diversity to land-use change. *Global Ecology and Biogeography*, v. 19, p. 423-431, 2010.

MELITO, M; METZGER, J. P; OLIVEIRA, A. A. Landscape-level effects on aboveground biomass of tropical forests: A conceptual framework. *Global Change Biology*, v. 24, 597-607, 2017.

MCGILL, B. J; ENQUIST, B; WEIHER, E; WESTOBY, M. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends Ecology & Evolution*, v. 21, p. 178–185, 2006.

MCINTIRE, E. J. B; FARJADO, A. Facilitation as a ubiquitous driver of biodiversity. *New Phytologist*, v. 201, p. 403-416, 2014.

MELO, A. S. A critic of the use of jackknife and related non-parametric techniques to estimate species richness in assemblages. *Community Ecology*, v. 5, p. 149-157, 2004.

MENDES, R. S; EVANGELISTA, L. R; THOMAZ, S. M; AGOSTINHO, A. A; GOMES, L. C. A unified index to measure ecological diversity and species rarity. *Ecography*, v. 31, p. 450-456, 2008.

MILES, L; NEWTON, A. C; FRIES, R. S; RAVILIOUS, C; MAY, I; BLYTH, S; KAPO, V; GORDON, J. E. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography*, v. 33, p. 491–505, 2006.

MMA/IBAMA. Monitoramento do desmatamento nos Biomas Brasileiros por satélite – Acordo de Cooperação Técnica Mma/Ibama – Monitoramento do Bioma Caatinga 2008-2009 (p. 46). Brasília, DF, 2011.

MOUCHET, M; GUILHAUMON, F; VILLÉGER, S; MASON, N. W. H; TOMASINI, J. A; MOUILLOT, D. Towards a consensus for calculating dendrogram-based functional diversity indices. *Oikos*, v. 117, p. 794–800, 2008.

MOUCHET, M. A; VILLÉGER, S; MASON, N. W; MOUILLOT, D. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, v. 24, p. 867-876, 2010.

MOUQUET, N; DEVICTOR, V; MEYNARD, C; MUNOZ, F; BERSIER, L. F; CHAVE, J; COUTERON, P; ... & THUILLER, W. Ecophylogenetics: advances and perspectives. *Biological Reviews*, v. 87, p. 769–785, 2012.

MUSCARELLA, R; URIARTE, M; ERICKSON, D. L; SWENSON, N. G; KRESS, W. J; ZIMMERMAN, J. K. Variation of tropical forest assembly processes across regional environmental gradients. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, v. 23, p. 283–294, 2016.

NEWTON, A. C; CANTARELLO, E. Restoration of forest resilience: an achievable goal? *New Forests*, v. 46, p. 645-668, 2015

ODUM, E. P. *Ecologia*. Tradução: Christopher J. Tribe. Guanabara, Rio de Janeiro, 1988.

OLIVARES, E; MEDINA, E. Water and nutrient relations of woody perennials from tropical dry forests. *Journal of Vegetation Science*, v. 3, p. 383-392, 1992.

PAKEMAN, R. J. Consistency of plant species and trait responses to grazing along a productivity gradient: a multi-site analysis. *Journal of Ecology*, v. 92, p. 893-905, 2004.

PAVOINE, S; BAGUETTE, M; BONSALE, M. B. Decomposition of trait diversity among the nodes of a phylogenetic tree. *Ecological Monographs*, v. 80, p. 485-507, 2010.

PEET, R. K. The measurement of species diversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, v. 5, p. 285-307, 1974.

PENNINGTON, R. T; LAVIN, M; OLIVEIRA-FILHO, A. Woody plant diversity, evolution, and ecology in the tropics: perspectives from seasonally dry tropical forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, v. 40, p. 437-457, 2009.

PETCHEY, O. L; GASTON, K. J. Functional Diversity (FD), species richness, and community composition. *Ecology Letters*, v. 5, p. 402-411, 2002.

PINHO, B. X; MELO, F. P. L; ARROYO-RODRÍGUEZ, V; PIERCE, S; LOHBECK, M; TABARELLI, M. Soil-mediated filtering organizes tree assemblages in regenerating tropical forests. *Journal of Ecology*, v. 106, p. 137-147, 2017.

PODGAISKI, L. R; MENDONÇA JR., M. S; PILLAR, V. D. O uso de atributos funcionais de invertebrados terrestres na ecologia: o que, como e por quê? *Oecologia Australis*, v. 15, p. 835-853, 2011.

POORTER, L; MARKESTEIJN, L. Seedling traits determine drought tolerance of tropical tree species. *Biotropica*, v. 40, p. 321-331, 2008.

PRESTON, K. A; CORNWELL, W. K; DENOYER, J. L. Wood density and vessel traits as distinct correlates of ecological strategy in 51 California coast range angiosperms. *New Phytologist*, v. 170, p. 807-818, 2006.

PULSFORD, S. A; LINDENMAYER, D. B; DRISCOLL, D. A. A succession of theories: purging redundancy from disturbance theory. *Biological Reviews*, v. 91, p. 148- 167, 2016.

PURSCHKE, O; SCHMID, B. C; SYKES, M. T; POSCHLOD, P; MICHALSKI, S. G; DURKA, W; KÜHN, I; WINTER, M; PRENTICE, H. C. Contrasting changes in taxonomic, phylogenetic and functional diversity during a long-term succession: insights into assembly processes. *Journal of Ecology*, v. 101, p. 857-866, 2013.

PUTZ, F. E; CANHAM, C. D. Mechanisms of arrested succession in shrublands: root and shoot competition between shrubs and tree seedlings. *Forest Ecology and Management*, v. 49, p. 267-275, 1992.

QUESADA, M; SANCHEZ-AZOFEIFA, A; ALVAREZ-AÑORVE, M; STONER, K. E; AVILA-CABADILLA, L; CALVO-ALVARADO, J; CASTILLO, A; ... & SANCHEZ-MONTOYA, G. Succession and management of tropical dry forests in the Americas: Review and new perspectives. *Forest Ecology and Management*, v. 258, p. 1014–1024, 2009.

RAHERISON, S. M; GROUZIS, M. Plant biomass, nutrient concentration and nutrient storage in a tropical dry forest in the south–west of Madagascar. *Plant Ecology*, v. 180, p. 33–45, 2005.

RAUNKIÆR, C. C. The life forms of plants and their bearing on geography. In: RAUNKIÆR, C. Ed., *The Life forms of Plants and Statistical Plant Geography*, 1934.

REICH, P. B. The world-wide ‘fast–slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, v. 102, p. 275–301, 2014.

RIBEIRO, E. M. S; SANTOS, B. A; ARROYO-RODRÍGUEZ, V; TABARELLI, M. SOUZA, GUSTAVO; LEAL, I. Phylogenetic impoverishment of plant communities following chronic human disturbances in the Brazilian Caatinga. *Ecology*, v. 97, p. 1583–1592, 2016.

RICKLEFS, R. E. Disintegration of the ecological community. *The American Naturalist*, v. 172, p.741–750, 2008.

RITO, K. F; ARROYO-RODRÍGUEZ, V; DE QUEIROZ, T. R; LEAL, I. R; TABARELLI, M. Precipitation mediates the effect of human disturbance on the Brazilian Caatinga vegetation. *Journal of Ecology*, 105: 828–838, 2017.

ROOT, R. B. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecological Monographs*, v. 37, p. 317–350, 1967.

ROUPSARD, O; FERHI, A; GRANIER, A; PALLO, F; DEPOMMIER, D; MALLET, B; ... & DREYER, E. Reverse phenology and dry-season water uptake by *Faidherbia albida* (Del.) A. Chev. In an agroforestry parkland of Sudanese west Africa. *Functional Ecology*, v. 13, p. 460–472, 1999.

SAHA, S; HOWE, H. F. Species composition and fire in a dry deciduous forest. *Ecology*, v. 84, p. 3118–3123, 2003.

SAMPAIO, E; GASSON, P; BARACAT, A; CUTLER, D; PAREYN, F; LIMA, K. C. Tree biomass estimation in regenerating areas of tropical dry vegetation in northeast Brazil. *Forest Ecology and Management*, v. 259, p. 1135–1140, 2010.

SANTOS, M. G; OLIVEIRA, M. T; FIGUEREDO, K. T; FALCÃO, H. M; ARRUDA, E. C. P; ALMEIDA-CORTEZ, J; ... & ANTONINO, A. C. C. Caatinga, the Brazilian dry tropical forest: can it tolerate climate change? *The Theoretical and Experimental Plant Physiology*, v. 26, p. 83–99, 2014.

SARMIENTO, F. O. Arrested succession in pastures hinders regeneration of Tropicandean forests and shreds mountain landscapes. *Environmental Conservation*, v. 24, p. 14–23, 1997.

SFAIR, J. C; DE BELLO, F; FRANÇA, T. Q; BALDAUF, P; TABARELLI, M. Chronic human disturbance affects plant trait distribution in a seasonally dry tropical forest. *Environmental Research Letters*, 2017, DOI 10.1088/1748-9326/aa9f5e

SILVA, J. M. C; LEAL, I. R; TABARELLI, M. Caatinga – The largest tropical dry forest region in South America. Springer International Publishinh. 2017.

SINGH, S. P. Chronic disturbance, a principal cause of environmental degradation in developing countries. *Environmental Conservation*, v. 25, p. 1–2, 1998.

SOBRINHO, M. S; TABARELLI, M; MACHADO, I. C; SFAIR, J. C; BRUNA, E. M; LOPES, A. V. Land use, fallow period and the recovery of a Caatinga forest. *Biotropica*, v. 48, p. 586-597, 2016.

SOLIVERES, S; ELDRIDGE, D. J; HEMMING, F; MAESTRE, F. T. Nurse plant effects on plant species richness in drylands: The role of grazing, rainfall and species specificity. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 14: 402-410, 2012.

SUNDERLAND, T; APGAUA, D; BALDAUF, C; BLACKIE, R; COLFER, C; CUNNINGHAM, A. B; DEXTER, K; ... & WILMÉ L. Global dry forest: a prologue. *International Forest Review*, v. 17, p. 1-9, 2015.

SUDING, K. N; LAVOREL, S; CHAPIN III, F. S; CORNELISSEN, J. H; DÍAZ, S; GARNIER, E; ... & NAVAS, M. L. Scaling environmental change through the community-level: a trait-based response-and-effect framework for plants. *Global Change Biology*, v. 14, p. 1125-1140, 2008.

SWENSON, N. G; ENQUIST, B. J. Ecological and evolutionary determinants of a key plant functional trait: wood density and its community-wide variation across latitude and elevation. *American Journal of Botany*, v. 94, p. 451-459, 2007.

TABARELLI, M; DE AGUIAR, A. V; RIBEIRO, M; METZGER, J. P; PERES, C. Prospects for biodiversity conservation in the Atlantic Forest: Lessons from aging human-modified landscapes. *Biological Conservation*, v. 143, p. 2328-2340, 2010.

TABARELLI, M. Perturbações Antrópicas, Mudanças Climáticas e a Biota Futura da Caatinga. Projeto do Programa de Pesquisa Ecológica de Longa Duração (p. 66). Recife, PE. 2012.

TABARELLI, M; SIQUEIRA, F. F. S; BACKÉ, J; WIRTH, R; LEAL, I. R. Ecology of leaf-cutting ants in human-modified landscapes. In: OLIVEIRA, P. S; KOPTUR, S. (editors): *Ant-Plant Interactions: Impacts of Humans on Terrestrial Ecosystems*, p 73-90. Cambridge University Press. 2017.

TILMAN, D. Mechanisms of plant competition. *Plant Ecology*, v. 2, p. 239-261, 1997.

TILMAN, D. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: a stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proceedings of the National academy of Sciences of the United States of America*, v. 101, p. 10854-10861, 2004.

TUCKER, J. M; BRONDIZIO, E. S; MORAN, E. F. Rates of forest regrowth in eastern Amazonia: a comparison of Altamira and Bragantina Regions, Pará State, Brazil. *Interciencia*, v. 23, p. 1-10, 1998.

TUCKER CM, CADOTTE MW, CARVALHO SB, DAVIES TJ, FERRIER S, FRITZ, S. A; ... & MAZEL, F. A guide to phylogenetic metrics for conservation, community ecology and macroecology. *Biological Reviews*, v. 92: p. 698-715, 2016.

UHL, C, CLARK, K; CLARK, H; MURPHY, P. Early plant succession after cutting and burning in the upper Rio Negro region of the Amazon basin. *Journal of Ecology*, v. 69, p. 631-649, 1981.

UHL, C. Factores controlling succession following slash-and-burn agriculture in Amazonia. *Journal of Ecology*, v. 75, p. 377-407, 1987.

VALIENTE-BANUET, A; VERDÚ, M. Facilitation can increase the phylogenetic diversity of plant communities. *Ecology Letters*, v. 10, p. 1029-1036, 2007.

VENAIL, P; GROSS, K; OAKLEY, T. H; NARWANI, A; ALLAN, E; FLOMBAUM, P; ISBELLL, F; JOSHI, J; REICH, P. B. TILMAN, D; RUIJVEN, J; CARDINALE, B. J. Species richness, but not phylogenetic diversity, influences community biomass production and temporal stability in a re-examination of 16 grassland biodiversity studies. *Functional Ecology*, v. 29, p. 615-626, 2015.

VENDRAMINI, F; DÍAZ, S; GURVICH, D. E; WILSON, P. J; THOMPSON, K; HODGSON, J. G. Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species. *New Phytologist*, v. 154, p. 147-157, 2002.

VIEIRA, D. L; SCARIOT, A. Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration. *Restoration Ecology*, v. 14, p. 11-20, 2006.

VIOLLE, C; JIANG, L. Towards a trait-based quantification of species niche. *Journal of Plant Ecology*, v. 2, p. 87–93, 2009.

WEBB, C. O. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. *The American Naturalist*, v. 156, p. 145-155, 2000.

WEBB, C. O; ACKERLY, D. D; MCPEEK, M. A; DONOGHUE, M. J. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v. 33, p. 475-505, 2002.

WEBB, C. O; ACKERLY, D. D; KEMBEL, S. W. *Phylocom: software for the analysis of community phylogenetic structure and trait evolution*. Version 4.0.1. 2008.
<http://www.phylodiversity.net/phylocom/>

WEIHER, E; KEDDY, P.A. Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. *Oikos*, v. 74, p. 159-164, 1995.

WEIHER, E; FREUND, D; BUNTON, T; STEFANSKI, A; LEE, T; BENTIVENGA, S. Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly

theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B, Biological Sciences*, v. 366, p. 2403–2413, 2011.

WESTOBY, M. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*, 199: p. 213-227, 1998.

WOLDA, H. Diversity, diversity indices and tropical cockroaches. *Oecologia*, v. 58, p. 290-298, 1983.

WRIGHT, I. J; REICH, P; WESTOBY, M; ACKERLY, D; BARUCH, Z; BONGERS, F; CAVENDER-BARES, J; CHAPIN, T; CORNELISSEN, J. H. C; ... & VILLAR, R. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, v. 428, p. 821-827, 2004.

ANEXO A - NORMAS PARA SUBMISSÃO DOS ARTIGOS NOS PERIÓDICOS DESEJADOS

Capítulo 1

Manuscrito a ser enviado ao periódico *Journal of Vegetation Science*

[http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/\(ISSN\)1654-1103](http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/(ISSN)1654-1103)

Capítulo 2

Manuscrito a ser enviado ao periódico *Ecology*

[http://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/hub/journal/10.1002/\(ISSN\)1939-9170/](http://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/hub/journal/10.1002/(ISSN)1939-9170/)