



UNIVERSIDADE FEDERAL DA BAHIA - UFBA

Programa de Pós-Graduação em Ecologia: Teoria, Aplicação e Valores

Mestrado em Ecologia: Teoria, Aplicação e Valores

ANA BEATRIZ SILVA

**EFEITOS DA AGRICULTURA DE CORTE-E-QUEIMA
SOBRE A REGENERAÇÃO DA CAATINGA**

Salvador, março de 2021

ANA BEATRIZ SILVA

**EFEITOS DA AGRICULTURA DE CORTE-E-QUEIMA
SOBRE A REGENERAÇÃO DA CAATINGA**

Dissertação apresentada ao Programa
de Pós-Graduação em Ecologia:
Teoria, Aplicação e Valores, como parte dos
requisitos exigidos para obtenção
do título de Mestre em
Ecologia.

Orientador: Prof^o Dr. Pavel Dodonov

Co-orientadora: Dra. Maria Fabíola Barros

Salvador, março de 2021

Silva, Ana Beatriz.

Efeitos da agricultura de corte-e-queima sobre a regeneração da caatinga / Ana Beatriz Silva. - 2021.

79 f.: il.

Orientador: Prof. Dr. Pavel Dodonov.

Coorientadora: Profa. Dra. Maria Fabíola Barros.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal da Bahia, Instituto de Biologia, Salvador, 2021.

1. Ecologia das florestas tropicais. 2. Florestas - Conservação. 3. Florestas - Reprodução. 4. Caatinga. 5. Parque Nacional do Catimbau (PE). I. Dodonov, Pavel. II. Universidade Federal da Bahia. Instituto de Biologia. III. Título.

CDD - 577.3

CDU - 574(81)

**“Maybe the man had taken the wrong turning, but at least he'd travelled
some extraordinary roads.”**

(Clive Barker)

*A todos que de alguma maneira me ajudaram a chegar até aqui. Este trabalho é tão
meu quanto de vocês.*

Agradecimentos

Agradeço ao CNPq, órgão que fomentou toda a minha pesquisa, também aos pesquisadores do PELD do Parque Nacional do Catimbau, lugar onde trabalho desde a graduação, e que se tornou (literalmente) minha segunda casa. A todos os mateiros que me ajudaram e que sem eles eu ainda estaria cavando buracos nas minhas parcelas. Agradeço ao laboratório de Ecologia Espacial da UFBA, coordenado pelo meu orientador e pelo professor Bruno Vilela. Obrigada pelo acolhimento imediato e por me proporcionar um ambiente maravilhoso de trabalho, com campos superlegais e um estoque infinito de chás (bom, não tão infinito, já que tomei quase a caixa inteira dos chás importados de Pavel). Aos meus amigos da pós, que me trouxeram momentos maravilhosos, desde almoços em grupo, pausas para café ou chá, até sessões de desabafo pra aguentarmos a rotina estressante da vida acadêmica. Aos meus amigos fora da academia, que tornaram a minha estadia em Salvador uma experiência incrível e enriquecedora. Agradeço por me receberem e por me fazerem sentir menos distante de casa. A todas as amigadas que encontrei no PELD, e que me proporcionaram campos maravilhosos, conversas inesquecíveis, noites de filmes depois do trabalho e tudo mais. Quero que a nossa amizade dure o infinito vezes dois. Obrigada Fabíola e Marcelo, por desde sempre me ajudarem a crescer, não só como pesquisadora, mas como pessoa. Ao meu orientador e amigo de sempre, Pavel, que antes de ser meu orientador (foi antes mesmo), foi (e tem sido) meu amigo e que tenho um carinho imenso. Aos meus amigos de Caruaru e à minha família, que sempre, mesmo sem entender muito bem o que eu estava fazendo, me apoiou e aguentou todas as semanas (e meses) longe da minha de casa. Eu amo vocês demaaaaais, e vou ser grata até um dia em que alguém descobrir exatamente para que serve o Universo e porque ele está aqui, e ele desaparecer instantaneamente e ser substituído por algo ainda mais estranho e inexplicável.

EFEITOS DA AGRICULTURA DE CORTE-E-QUEIMA SOBRE A REGENERAÇÃO DA CAATINGA

Ana Beatriz Silva

Florestas secundárias podem ser definidas como ambientes cuja vegetação foi alterada por distúrbio e/ou perturbação. Esse processo pode ser natural (como queimadas e enchentes) ou não (como a conversão de uma área para agricultura). Após a alteração, a floresta pode começar a se regenerar, com a atuação de mecanismos de regeneração: como chuva de sementes, o banco de sementes e a rebrota. As Florestas Tropicais Sazonalmente Secas, como a Caatinga, têm grande parte de suas áreas naturais modificadas pela agricultura de corte-e-queima. Esta prática, em larga escala e de forma intensa, pode prejudicar a floresta, podendo anular os mecanismos de regeneração, impedindo ou retardando a recuperação da floresta. O mecanismo de regeneração mais frequente em florestas secas é a rebrota, responsável pela manutenção da floresta principalmente quando esta está inserida em um contexto de intensas e frequentes perturbações, como práticas agrícolas, queimadas (naturais ou não), regime de seca ou herbivoria de grandes mamíferos, como os caprinos na Caatinga. O grande diferencial de plantas capazes de rebrotar é que elas não precisam passar pela etapa estabelecimento e germinação no ambiente, como das sementes, e conseguem persistir em situações desfavoráveis, como pouca chuva e solos pobres, pois apresentam uma reserva de nutrientes. Diante disso, buscamos investigar se existe diferença na estrutura de árvores em ambientes em diferentes estágios de regeneração, além da origem dessas plantas. A hipótese geral deste estudo é que as roças recém abandonadas e as áreas em regeneração apresentam diferenças estruturais e taxonômicas quando comparadas às áreas de floresta madura. E, nos estágios iniciais de regeneração, o rebrotamento é o mecanismo de regeneração mais frequente. Nosso estudo foi realizado no Parque Nacional do Catimbau, no sertão de Pernambuco. Foram selecionadas dez áreas de floresta madura (sem histórico recente de agricultura de corte-e-queima), dez áreas em processo de regeneração (mais de dez anos abandonadas) e dez roças recém-abandonadas (menos de um ano de abandono). Em cada área foram selecionadas 20 árvores (com exceção de algumas roças, onde este valor nem sempre era alcançado). Avaliamos suas alturas, diâmetro e número de troncos e raízes e o tipo de raiz. Como resultado, as áreas em regeneração e floresta madura apresentaram pouca diferença entre si, podendo ser um indicativo de que a regeneração na Caatinga ocorre de maneira rápida. A área basal acima do solo (parâmetro que indica cobertura da planta) variou em valores totais, mas não médios, indicando que nas roças havia menos árvores, mas em média eles tinham tamanho similar às árvores das outras áreas. Já a área basal abaixo do solo variou em valores médios (com a roça apresentando um valor maior que floresta madura) e não em valores totais, indicando que as espécies da roça emitem muito mais raízes para conseguirem se manter naquela área, mesmo com menos indivíduos. Calculamos também o número e calibre (médio e total) das raízes primárias,

encontrando diferença nos valores totais (com roça apresentando os menores valores) e diferença no valor médio do calibre das raízes, com o maior valor para roça quando comparado com floresta madura. As roças apresentaram menos espécies em relação à floresta, com espécies selecionadas principalmente pelos donos das roças. Outras espécies foram dominantes nas áreas de regeneração e floresta, como *Pityrocarpa moniliformis* e espécies do gênero *Senegalia*, que são espécies com alta capacidade de rebrota. É possível concluir que o mecanismo de rebrota não está ligado ao estágio de regeneração nesse ambiente, sendo indiretamente selecionado pelos agricultores da região. A regeneração parece ocorrer de forma rápida, porém, a prática de agricultura pode estar afetando consideravelmente a quantidade de espécies dessa área, permanecendo apenas aquelas capazes de persistir no ambiente.

Resumo

A agricultura de corte-e-queima é uma prática milenar que vêm promovendo mudanças na dinâmica de muitas florestas ao redor do mundo. Este cenário não é diferente nas florestas tropicais sazonalmente secas, como a Caatinga, onde essa prática tem levado a mudanças no curso da regeneração das comunidades vegetais. Nosso estudo buscou avaliar os componentes estruturais, a frequência de certos mecanismos de regeneração e a composição taxonômica da flora lenhosa (> 3cm DAS) em diferentes estágios de sucessão, além de alterações em componentes estruturais na Caatinga pernambucana. Para isso, diversos parâmetros foram aferidos (i.e., área basal, altura, número de raízes e riqueza de espécies, frequência dos mecanismos de regeneração e composição taxonômica) nos diferentes ambientes (i.e., roças recém abandonadas, áreas com mais de 10 anos de abandono e em regeneração natural e, áreas de floresta madura). Como resultado, exceto pela composição de espécies, as áreas em regeneração não diferiram das áreas de floresta madura em nenhuma das nossas métricas analisadas. O mecanismo de reprodução vegetativa (propagação vegetativa e rebrota) foi igualmente frequente em todas as áreas, e não como esperado (maior frequência nos estágios iniciais). A área basal acima do solo variou em valores totais, mas não médios, indicando que nas áreas de roça havia menos árvores, mas em média eles tinham tamanho similar aos indivíduos das outras áreas. Já a área basal abaixo do solo variou em valores médios (com a roça apresentando um valor maior que floresta madura) e não em valores totais, indicando que as espécies da roça emitem muito mais raízes para conseguir se manter naquela área, mesmo com menos indivíduos. A composição taxonômica foi dominada por alto grau de substituição de espécies, provavelmente ligadas à seleção de espécies pelos agricultores, além dos efeitos ambientais. A permanência desse tipo de manejo parece interferir diretamente na dinâmica florestal, criando cenários para intervenção e práticas de manejo.

Palavras-chave: Florestas secundárias; Floresta tropical sazonalmente seca; Mecanismos de regeneração; Perturbação antrópica crônica; Resiliência.

Abstract

Slash-and-burn agriculture is an ancient practice that promotes changes in the dynamics of many forests around the world. This scenario is no different in the seasonally tropical dry forests, such as the Caatinga, where this has been practiced due to changes during the regeneration of plant communities. Our study sought to evaluate the components that emerge, the frequency of certain mechanisms of regeneration, and taxonomic composition of the woody flora (> 3cm DAS) in different stages of succession, in addition to changes in previous components in the Caatinga of Pernambuco. For this, several parameters were measured (i.e., basal area, height, number of roots and species richness, frequency of regeneration mechanisms and taxonomic composition) in the different environments (that is, recently abandoned fields, areas over 10 years old) abandonment and natural regeneration, and mature forest areas). As a result, except for species composition, areas under regeneration did not differ from mature forest areas in any of our metrics analyzed. The vegetative reproduction mechanism (vegetative propagation and resprout) was equally frequent in all areas, and not as expected (more frequent in the initial stages). A basal area above-ground varied in total, but not average, indicating that in the swidden areas there was less, but on average they were similar in size to the others in the other areas. The basal area below-ground varied in average values (with the swidden a higher value than mature forest) and not in total values, that the swidden species emit much more roots to be able to maintain themselves in that area, even with less. A taxonomic composition was dominated by a high degree of species substitution, probably linked to species selection by farmers, in addition to environmental effects. The permanence of this type of management seems to directly interfere in the forest dynamics, creating new scenarios for intervention and management practices.

Keywords: Chronic anthropogenic disturbance; Secondary Forests; Regeneration mechanisms; Resilience; Tropical Seasonally Dry Forest.

Sumário

Sumário	19
Estrutura da dissertação.....	20
Capítulo I.....	21
Introdução geral.....	22
<i>Sucessão ecológica</i>	22
<i>Sucessão primária e secundária</i>	22
<i>Florestas secundárias</i>	22
<i>Mecanismos de regeneração</i>	23
<i>Chuva de sementes</i>	24
<i>Banco de sementes</i>	24
<i>Rebrota</i>	25
<i>Regeneração em Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (FTSS)</i>	26
<i>Agricultura de corte-e-queima</i>	28
<i>A Caatinga</i>	29
Objetivos.....	34
Metodologia geral.....	35
Resultados.....	39
Discussão.....	46
Conclusão.....	49
Referências Bibliográficas.....	50
Anexos.....	60

Estrutura da dissertação

A presente dissertação está estruturada em um capítulo único, como segue:

Capítulo I – *Efeitos da agricultura de corte-e-queima sobre a regeneração da Caatinga*

Trata-se da avaliação do potencial de diferentes mecanismos de regeneração em lenhas da Caatinga ao longo de diferentes estágios sucessionais, bem como mensuração de atributos estruturais da vegetação, como área basal acima e abaixo do solo, altura de indivíduos e riqueza de espécies. O capítulo se inicia com uma introdução geral sobre o tema, em formato de texto didático, seguida da descrição dos objetivos, métodos e resultados, e finalizando com a discussão e conclusão dos resultados e referências bibliográficas.

Capítulo I**EFEITOS DA AGRICULTURA DE CORTE-E-QUEIMA SOBRE A
REGENERAÇÃO DA CAATINGA**

Introdução geral

Sucessão ecológica

A sucessão ecológica é definida como um processo que ocorre ao longo do tempo, no qual as comunidades biológicas vão sendo gradativamente substituídas, geralmente resultando em uma comunidade estável e em equilíbrio com os fatores ambientais (Chazdon 2012; Aweto 2013; Delang & Li 2013). Esse processo é comumente entendido como seguindo uma trajetória direcional, com caminhos previsíveis em atributos estruturais, composição de espécies e grupos funcionais de plantas ao longo da regeneração (Barros et al. 2021). Essa trajetória tenderia ao aumento da complexidade estrutural e taxonômica ao longo do tempo (Chazdon 2012). Entretanto, a estrutura da comunidade é capaz de modificar os componentes ambientais (e vice-versa), podendo alterar o curso da sucessão processo (Lebrija-Trejos et al. 2010). Logo, apesar da trajetória mais comum dentro do processo de regeneração ser o de substituição de espécies e grupos funcionais (Brown & Lugo, 1982; Guariguata & Ostertag, 2001; Arroyo-Rodríguez et al., 2017; Poorter et al., 2019), a sucessão pode seguir diversas trajetórias, sob influência de fatores determinísticos e/ou estocásticos e interações de fatores bióticos e abióticos (ver Chang & Turner 2019). Um bom exemplo são os remanescentes florestais (florestas maduras e florestas secundárias), sujeitos às modificações antrópicas, como práticas da agricultura, corte seletivo de espécies madeireiras, introdução de pastagem e assim, a recuperação da biomassa vegetal pode estar diretamente ligada a rebrota (ver Barros et al. 2021).

Sucessão primária e secundária

É possível dividir a sucessão ecológica em dois tipos básicos: sucessão primária e sucessão secundária (Aweto 2013; Delang & Li 2013). A sucessão primária consiste na colonização de espécies em uma área nunca previamente habitada (e.g. *inselbergs* ou afloramentos rochosos oriundos de erosão e áreas com depósito de cinzas vulcânicas em terra). A sucessão secundária, por sua vez, é definida como o processo de substituição da vegetação após a ocorrência de um distúrbio (e.g. conversão de áreas, enchentes) e/ou perturbação (e.g. remoção de porções da vegetação) sobre a vegetação pré-existente (Chazdon 2012).

Florestas secundárias

As florestas que passaram pelo processo de regeneração são denominadas florestas secundárias e representam a maior parte dos remanescentes florestais do mundo (Wright 2005). Sujeitas a diversos processos de modificação, como catástrofes naturais, mudanças climáticas, colonizações humanas e outros fenômenos ambientais (Chazdon 2012) as florestas secundárias se tornam um mosaico de florestas com diferentes idades de abandono, incluindo a vegetação oriunda do desmatamento para agricultura de corte-e-queima, trechos de floresta não cortada, além de áreas de cultivo (Ohwaki et al. 2007; Kremen & Miles 2012; Lamb et al. 2012; Montes-Londoño 2017).

Em relação à conservação, exibem um potencial para refúgio da vida silvestre (Parry et al. 2007; McShea et al. 2009), provendo também serviços ecossistêmicos como sequestro de carbono (Sommer et al. 2000; Foley et al. 2007; Orihuela-Belmonte et al. 2013), regulação do ciclo hidrológico (MEA 2005), prevenção contra erosão, supressão de “ervas daninhas” e melhoria das condições do solo (ver Klemick 2011). Além disso, apresentam importantes fontes de recursos para os seres humanos, como madeira (Richards 1955; Budowski 1961; Velloso et al. 2002) e espécies com potencial medicinal (Voeks 1996; Chazdon & Coe 1999; Albuquerque et al. 2007).

A importância de estudos da sucessão nessas florestas vem sendo destacada há décadas. Em uma revisão realizada por Corlett e colaboradores (1995), eles destacaram que a crescente conversão da vegetação primária por florestas secundárias tem renovado o interesse científico sobre o potencial dessas florestas de fornecer os mesmos “suprimentos” ecológicos, como recursos para humanos e restauração da vegetação degradada. A maioria dos estudos relacionados à sucessão nos trópicos está concentrado nas florestas úmidas, mesmo essas representando apenas um terço da superfície total dos trópicos (Ewel 1980). As ferramentas e métodos de estudo da dinâmica de sucessão nas florestas úmidas muitas vezes foram generalizadas para florestas secas, no entanto, trata-se de ecossistemas distintos, com espécies com diferentes histórias de vida e diferentes exigências ambientais (Lohbeck et al. 2013; Poorter et al. 2019). Logo, generalizações ou a reprodução de protocolos não são aplicáveis.

A dinâmica de regeneração depende principalmente da interação de dois fatores: (1) o regime de perturbação, que varia em intensidade, escala e frequência (e.g. regime de seca e/ou fogo) e (2) as características das espécies, como história de vida e características fisiológicas como a habilidade de rebrota e plasticidade fenotípica (Kennard et al. 2002; Poorter et al. 2019). Outros fatores também podem atuar ao longo do processo de regeneração, como clima e propriedades edáficas (Guariguata & Ostertag 2001; Rozendaal et al. 2019), tamanho do fragmento (Liu et al. 2019), proximidade a áreas que possam atuar como fonte de propágulos e presença de agentes dispersores (Zanini et al. 2014). O tipo e tempo de uso da terra antes da regeneração também são fatores importantes que podem alterar a trajetória sucessional (Ferreira & Prance 1999; Vieira & Proctor 2007; Marinho et al. 2016).

Mecanismos de regeneração

Existem diferentes mecanismos de regeneração que podem determinar a composição florística inicial das áreas após perturbação e/ou distúrbio (Vieira & Proctor 2007). Em síntese, são eles: (1) chuva de sementes, caracterizada pela queda de sementes locais e sementes imigrantes dispersas por vetores bióticos e abióticos no solo (Martínez-Ramos & Soto-Castro 1993; Wang & Smith 2002); (2) banco de sementes, que consiste no reservatório de sementes viáveis e não germinadas em uma comunidade, localizada na superfície ou abaixo do solo (Roberts & Neilson 1981); (3) banco de plântulas, que ocorre após a produção, dispersão e germinação das sementes (Chami et al. 2011); e (4) rebrota, que é a

capacidade de um organismo vegetal de gerar novos ramos ou de indivíduos a partir de brotos dormentes logo após a ocorrência de um distúrbio que causou remoção da biomassa (i.e., fogo, seca, capina, consumo por herbívoros) (Pausas & Keeley 2014).

Chuva de sementes

A chuva de sementes é um dos processos de dispersão que marca o final do ciclo reprodutivo de plantas adultas para o estabelecimento de seus descendentes, consistindo na queda de sementes no solo (Wang & Smith 2002). Este mecanismo pode ser considerado a maior fonte de propágulos no processo de regeneração (Martínez-Ramos & Soto-Castro 1993), podendo afetar a estruturação da comunidade e a distribuição espacial dos indivíduos e promover o aumento da riqueza e abundância de indivíduos (Clark et al. 2001). É possível estabelecer dois tipos distintos de regeneração dentro de uma floresta por meio da chuva de sementes: a autorregeneração, caracterizada pela produção de sementes locais (autóctones), e a regeneração via sementes imigrantes, providas de outras árvores (alóctones) (Martínez-Ramos & Soto-Castro 1993). O primeiro tipo pode servir de indicativo de potencial de autorregeneração em florestas antropizadas (Hopkins & Graham 1983), já que estima a capacidade de produção de sementes das plantas locais, enquanto o segundo pode representar uma regeneração promovida por imigrantes trazidos pelos agentes dispersores. Essa regeneração pode homogeneizar ou criar uma heterogeneidade florística, dependendo do tipo de dispersão (amplamente dispersa ou irregular) (Martínez-Ramos & Soto-Castro 1993). Alguns fatores que governam a dinâmica da chuva de sementes são: o grau de limitação de dispersão da floresta (distância das sementes para a planta-mãe) (Li et al. 2012), densidade de indivíduos férteis das florestas adjacentes (no caso de clareiras), regularidade da produção de sementes, alcance da chuva de sementes, disponibilidade de dispersores (Hardwick et al. 1997; Clark et al. 2001) e estrutura da paisagem (Jesus et al. 2012; San-José et al. 2019).

Banco de sementes

Bancos de sementes são compostos pelas sementes viáveis e não germinadas enterradas no solo ou na camada superficial do mesmo (Fenner & Thompson 2005). Juntamente com a chuva de sementes, esse mecanismo atua como primeiro filtro dentro da regeneração vegetal, já que ambos tratam da viabilidade das sementes (Terborgh et al. 2011).

Além da síndrome de dispersão, outro fator que tem forte influência sobre a dinâmica do banco são as interações entre as espécies locais. Um exemplo disso é a interação entre espécies de dossel com as de sub-bosque em uma região de semiárido no sul da Espanha, onde as primeiras eram capazes de selecionar (seu dossel atuando como um filtro) quais espécies de sub-bosque se estabeleceriam na região (Pugnaire & Lázaro 2000).

A taxa na qual o banco de sementes retorna ao tamanho e composição pré-distúrbio é influenciada pelo grau de isolamento, tamanho, severidade do distúrbio e estratégia de regeneração das espécies colonizadoras (Garwood 1989). Um estudo realizado no Cerrado brasileiro (Dodonov et al. 2014) após uma queimada demonstrou como o fogo pode influenciar na heterogeneidade do banco de sementes assim como na estrutura da vegetação. No caso da agricultura de corte-e-queima, após o abandono, essa taxa depende da duração da atividade agrícola, severidade do distúrbio inicial, frequência dos distúrbios seguintes, distância das fontes de sementes pioneiras da floresta, assim como recuperação da vegetação (Purata 1986). Outros efeitos esperados estão associados a limitação do recrutamento de plântulas através da inviabilização e diminuição da disponibilidade de propágulos do banco ao longo dos ciclos de agricultura (Uhl et al. 1981; Kennard et al. 2002).

Rebrota

A capacidade de rebrotar é definida como a capacidade de gerar novos ramos ou indivíduos a partir de brotos dormentes quando a planta é submetida a um distúrbio que desencadeia na perda de biomassa (Pausas & Keeley 2014). Este atributo/estratégia de persistência possibilita a manutenção do indivíduo sob influência de diversos distúrbios (Clarke et al. 2013). Um exemplo são as espécies do Cerrado brasileiro, um ambiente que apresenta um regime natural de queimadas. Um experimento realizado por Hoffman e colaboradores (1998) demonstrou que a reprodução vegetativa (como rebrotas radiculares) se mostrou mais eficiente em regimes de alta frequência de queimadas, já que o fogo destruía as partes reprodutivas e sementes dos indivíduos. O estudo da ecologia de plantas direcionado ao recrutamento por sementes foi sempre mais recorrente, pois acreditava-se que esses mecanismos (oriundos da reprodução sexuada) eram a chave para o crescimento populacional das espécies vegetais. A mesma atenção não foi dada ao modo de persistência das plantas já estabelecidas (rebrotas e reprodução vegetativa) (Bond & Midgley 2001).

No entanto, este mecanismo vem sendo identificado como fator chave dentro do processo de regeneração de diversas florestas tropicais secas (Scariot & Vieira 2006; Vieira et al. 2006; Álvarez-Yépiz et al. 2008), pois além de acelerar o processo de regeneração a partir dos brotos e plântulas (Kammesheidt 1999), os indivíduos que apresentam esta estratégia não necessitam vencer algumas das barreiras impostas pelo ambiente, como é o caso daqueles oriundos de sementes que precisam germinar, desenvolver e se estabelecer e persistir (Del Tredici 2001). Em regiões com fogo frequente, como o Cerrado, as plantas maiores estão sujeitas à mortalidade da parte aérea (*topkill*), que faz com que o indivíduo não atinja o tamanho mínimo para reproduzir-se sexualmente. Para existir com essas limitações, é esperado que as espécies desse ambiente tenham casca grossa, rápida rebrota e sejam capazes de se reproduzir com um tamanho pequeno (Hoffmann & Solbrig 2003). A taxa de sobrevivência (nos estágios iniciais de desenvolvimento) para espécies que rebrotam geralmente é influenciada por

fatores internos, como tamanho ou idade do tronco original, altura e extensão do dano no tronco e número de brotos compartilhando o mesmo sistema radicular (Wenger 1953; Blake 1983). Este atributo também é influenciado pelas características ligadas ao banco de brotos (seu desenvolvimento, proteção e reservas) (Clarke et al. 2013). Espécies rebrotadoras acumulam biomassa adicional ao longo de múltiplos distúrbios, e suas raízes são frequentemente maiores e mais calibrosas (e.g., podem explorar um grande volume de solo) (Pausas et al. 2016). A rebrota é considerada um atributo capaz de aumentar o sucesso reprodutivo de indivíduos submetidos a diferentes tipos de distúrbios, além de ser um mecanismo encontrado em uma ampla variedade de ambientes, de forma generalizada em muitas famílias e morfológicamente muito diversificado (encontrado em diferentes partes da planta) (Keeley et al. 2012). Um fator que influencia diretamente o tipo de rebrota (i.e., rebrota do caule ou raiz) é o tipo e intensidade do distúrbio ambiental (e.g., seca, fogo, agricultura de corte-e-queima) (**Fig 1.**) (Bond & Midgley 2001).

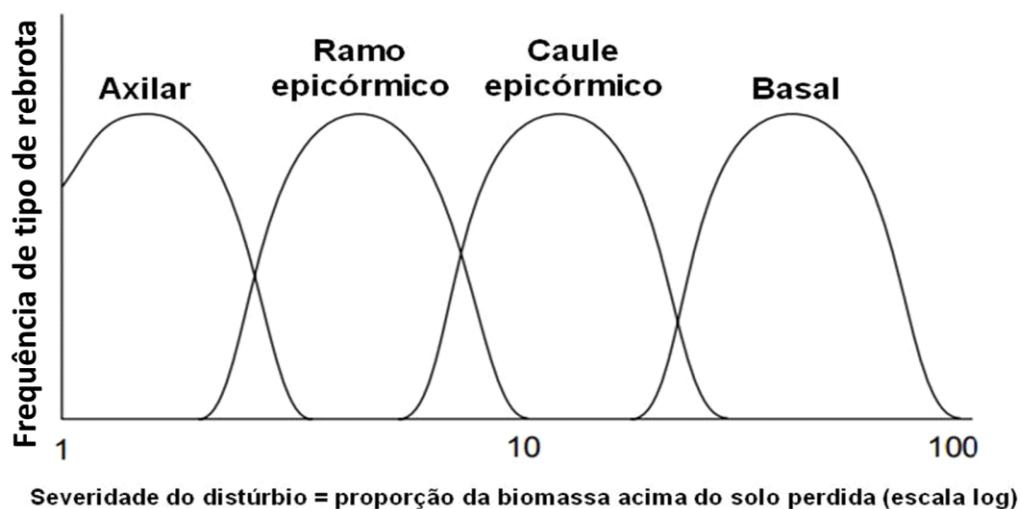


Figura 1. Relação entre frequência de tipo rebrota e severidade do distúrbio. Adaptado de: Bond and Midgley 2001.

Regeneração em Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (FTSS)

A regeneração em Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (FTSS), tais como a Caatinga, apresenta características singulares, com informações ainda pouco consolidadas (Scariot & Vieira 2006). Nas Américas, as FTSS têm uma distribuição descontínua e se estendem em grandes áreas desde a Caatinga do Nordeste do Brasil até o Vale do Rio Uruguai e em áreas menores circundando a Bacia Amazônica e se estendendo pela América Central, México e Caribe. As maiores áreas referidas como “núcleos” (Prado & Gibbs 1993; Prado 2000) são encontradas no nordeste do Brasil (o “Núcleo Caatinga”, 1), ao longo do sistema dos rios Paraguai-Paraná (o “Núcleo Misiones”, 2) e no sudoeste da Bolívia e

noroeste da Argentina (o “núcleo subandino do Piemonte”, 3) (**Fig. 2**). Porções significativas de FTSS também ocorrem na floresta Boliviana Chiquitano e ao longo da costa caribenha da Colômbia e Venezuela, enquanto fragmentos menores ocorrem em vales secos nos Andes da Bolívia, Peru, Equador e Colômbia, e também em áreas costeiras do Equador e norte do Peru. Eles também aparecem espalhados em áreas de condições edáficas favoráveis em todo o bioma Cerrado (savana), no Planalto Central do Brasil.

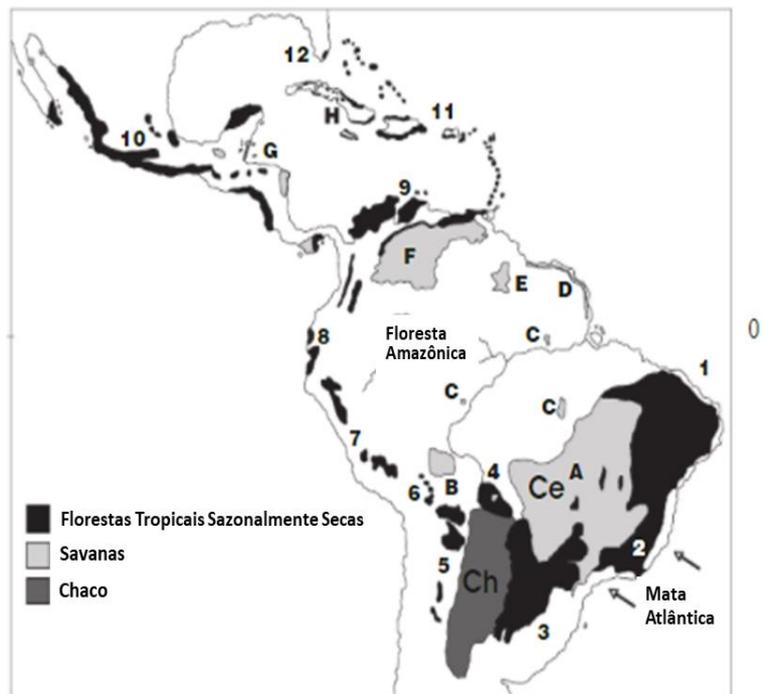


Figura 2. Distribuição das florestas úmidas (Amazônia e Atlântica), Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (SDTFs) e outras formações de vegetação seca da América do Sul. FTSS: 1) Nordeste do Brasil (Caatinga); 2) Florestas sazonais do sudeste brasileiro; 3) Núcleo Misiones; 4) Região Boliviana Chiquitano; 5) Núcleo do Piemonte; 6) Vales interandinos bolivianos; 7) Vales interandinos do Peru e do Equador; 8) Litoral do Pacífico Peru e Equador; 9) Costa caribenha da Colômbia e Venezuela; 10) México e América Central; 11) Ilhas do Caribe (pequenas ilhas coloridas de preto não são necessariamente cobertas por FTSS); 12) Flórida. Savanas: A, Cerrado; B, Savanas bolivianas; C, Savanas (áreas menores não representadas); D, Litoral (Amapá, Brasil à Guiana); E, Rio Branco-Rupununi; F, Llanos; G, México e América Central; H, Cuba. Ch: Chaco. (Modificado de Pennington et al. 2006, traduzido de Werneck et al. 2011).

Para essas florestas, um fator determinante para a regeneração não é a disponibilidade de luz, como nas florestas úmidas, mas sim a disponibilidade hídrica, sendo o momento e a duração das chuvas cruciais para uma regeneração “bem-sucedida” (Ewel 1980). Enquanto a abertura de clareiras em florestas úmidas é fundamental para a chegada de espécies tardias dentro do processo de colonização (Guariguata & Ostertag 2001), para as florestas secas isto não é tão relevante, já que a maioria das árvores permanecem em pé mesmo depois de mortas (Segura et al. 2002). A sazonalidade também é um componente crucial, já que cria condições mais severas de sobrevivência para as espécies, afetando os padrões de produção de sementes, germinação, sobrevivência e estabelecimento

(ver Ceccon et al. 2006). Outra diferença em relação ao processo de regeneração entre estas florestas está na densidade da madeira dos indivíduos (Poorter et al. 2019). As florestas úmidas seguem um padrão de transição de uma comunidade com baixa densidade da madeira para alta densidade (transição de características aquisitivas para conservativas, como suposto pelo modelo clássico de regeneração), enquanto para florestas secas acontece o contrário (traços conservativos para aquisitivos). Isto ocorre provavelmente porque as espécies destas segundas florestas necessitam de uma maior tolerância à seca durante os estágios iniciais, na fase de estabelecimento (Poorter et al. 2019, Ewel 1980).

Agricultura de corte-e-queima

Um fator capaz de alterar significativamente a dinâmica de regeneração é a agricultura de corte-e-queima, também chamada de cultura de rotação ou agricultura itinerante e roçado. Esta técnica marca o período de transição de uma sociedade coletora para uma sociedade que cultiva seus próprios alimentos (Goswami et al. 2012). Apesar de muito antigo, esse sistema de manejo ainda é muito praticado nas regiões do semiárido da Caatinga (Sampaio et al. 2005) e em outras regiões ao redor do mundo (Ribeiro Filho et al. 2013). Em escala global, esse motor de perda de habitat ocupa 28% do recurso global do solo. Os produtos agrícolas cultivados alimentam entre 35 milhões e 1 bilhão de pessoas no mundo (Curtis et al. 2018). Neste processo de manejo da terra, existem quatro etapas principais: (1) a conversão, onde é feita a abertura de clareiras, com queima e remoção de detritos lenhosos para início do processo de (2) corte da biomassa vegetal, seguido do (3) cultivo da terra (4) colheita e (5) pousio, que consiste no abandono temporário da área, para que ela possa se restabelecer e ser futuramente manejada (Kleinman et al. 1995; Jääts et al. 2011; Hauser & Norgrove 2013). Este tempo de pousio pode variar bastante, dependendo do interesse do proprietário, do quanto ele pode investir na recuperação da área e do tamanho de sua área (Hauser & Norgrove 2013). Dependendo das razões que levaram ao pousio (e.g. declínio no rendimento da colheita, alta biomassa de herbáceas, presença de pragas), o proprietário da terra pode achar mais “vantajoso” limpar uma nova área do que manter um campo antigo (Hauser & Norgrove 2013).

Parte dos estudos entende este sistema como sendo de baixa produtividade, responsável pela degradação ambiental e contribuição para a manutenção da pobreza rural (Cramb 1988; Ziegler et al. 2009). Em contraponto, outros autores defendem que este sistema pode ser economicamente e ecologicamente viável, contanto que haja uma baixa pressão demográfica na região e um tempo longo de pousio (Nye & Greenland 1960; Juo & Manu 1996; van Vliet et al. 2012) (i.e., tempo para recuperação dos componentes edáficos e cobertura vegetal (Delang & Li 2013)). Ribeiro Filho e colaboradores (2013; 2015) defendem que para tornar esse sistema sustentável, é necessário que haja equilíbrio entre a entrada e saída de nutrientes no solo/vegetação no ambiente. Isso quer dizer que deve haver uma compensação entre as etapas onde há saída de nutrientes (conversão e cultivo) e de entrada, como o pousio e a queima, que é a principal fonte de entrada de nutrientes nesse sistema (Kleinman et al. 1995). Para que haja uma maior

rotatividade e um tempo de pousio adequado (que é muito maior quando comparado aos poucos anos de corte e cultivo), a prática de corte-e-queima necessita de vários lotes de terras para ser considerada sustentável (Delang 2013). No entanto, o tempo de pousio geralmente é bem menor que o adequado e o campo só é abandonado por causa do declínio da safra ou alta biomassa de ervas daninhas, onde o “custo” de manutenção da área é bem maior que o de abertura de uma nova (Hauser & Norgrove 2013). Também existe o controle externo das safras comerciais, no qual o rendimento financeiro depende diretamente do sistema de oferta-demanda. Sobreposto a isso está o costume social de cuidar menos dos campos cultivados quando eles produzem menos, o que acentua e acelera o processo de degradação da área (Hauser & Norgrove 2017).

A prática de corte-e-queima tem efeitos significativos sobre a dinâmica de regeneração (Aide et al. 2000), alterando a produtividade do solo (ciclagem de nutrientes) assim como a dinâmica dos organismos presentes nele e o estoque de propágulos. Todos esses fatores interferem na qualidade e cobertura florestal em longo prazo (Ewel et al. 1981). Além de fatores ligados ao manejo da terra, como duração do pousio, número de ciclos de corte-e-queima e intensidade do cultivo (ou seja, aumento da produção numa mesma área por meio da aplicação de insumos, como água e fertilizantes), os fatores ambientais também afetam a regeneração, como o tipo de solo e características da vegetação (Delang & Li 2013). A agricultura de corte-e-queima também promove mudanças na estrutura e composição das comunidades vegetais durante a sucessão: A taxa de colonização por espécies lenhosas é muito mais lenta, e com uma população muito menor em áreas cultivadas durante um longo período do que em áreas recém-abertas dentro de uma floresta madura (Aweto 2013).

Assim como outras perturbações, a extensão, duração e intensidade da agricultura são fatores potenciais para alteração da dinâmica de regeneração da comunidade (Vieira & Proctor 2007; Cramer et al. 2008; Marinho et al. 2016). Estudos que avaliaram os impactos (negativos e positivos) da agricultura de corte-e-queima sobre a dinâmica do solo também sugerem que fatores de escala e tempo devem sempre ser considerados (Pedroso Júnior et al. 2008; 2009). Podemos citar como efeitos positivos (a depender da floresta) o aumento da entrada de certos nutrientes no solo durante a fase de conversão, com um aumento dos macronutrientes P, Ca e Mg (Ribeiro Filho et al. 2013). Quanto aos efeitos negativos, há o aumento da erosão e alteração na dinâmica de nutrientes concomitante com o aumento dos ciclos dessa agricultura (ver Ribeiro Filho et al. 2013). Essa prática também pode afetar o banco de sementes com o fogo utilizado durante o período de conversão, resultando na perda de diversidade desse banco, que pode diminuir a biodiversidade daquele ecossistema (Mamede & de Araújo 2008).

A Caatinga

A Caatinga é um tipo de Floresta Tropical Sazonalmente Seca, com uma fitofisionomia (e.g., vegetação mais esparsa e de menor porte, quando comparada

a outras florestas secas) e características edáficas (e.g., solo mais heterogêneo e muitas vezes fértil) atrativas para o assentamento humano e uso da terra para agricultura e criação de pastagens (Murphy & Lugo 1986; Sánchez-Azofeifa et al. 2005). É considerada um núcleo de floresta seca biologicamente importante, com uma área de aproximadamente 912.529 km² de abrangência (Silva et al. 2017), além de ser denominada o único patrimônio biológico exclusivamente brasileiro e que vem sofrendo um intenso processo de desertificação, principalmente pelas ações antrópicas sobre este (Freire & Pacheco 2003). Sua fitofisionomia abrange enclaves de floresta tropical úmida, tipos de vegetação transicional, pradarias e campos rupestres (Sunderland et al. 2015). Em relação às características edáficas, essa região apresenta basicamente dois tipos de unidades geológicas: embasamento cristalino do Proterozóico e bacias sedimentares do Paleozoico e Mesozoico, sendo o embasamento cristalino (70%) o predominante para o ecossistema (Cole 1987; Sampaio 1995).

Essa floresta situa-se no chamado "Polígono das Secas", região do Nordeste brasileiro que compreende ecossistemas frágeis e vulneráveis à desertificação, devido às condições climáticas, às características dos solos, à exploração inadequada dos recursos naturais, e ao superpastoreio (Araújo & Sousa 2011). O ecossistema Caatinga está inserido em um intenso processo de alteração e deterioração, frutos do manejo insustentável (i.e., uso intensivo da terra), com cerca de 63,3% da sua vegetação nativa modificada pela atividade humana (da Silva & Barbosa 2018). Como resultante, temos a perda de espécies endêmicas e de processos ecológicos chave (como a própria regeneração) e um crescente aumento de núcleos de desertificação (Leal, Tabarelli e Silva 2003). A Caatinga também está ameaçada pelas mudanças climáticas, com um aumento da temperatura média anual previsto para o final do século XXI entre 1,7 ° C e 6,7 ° C e uma redução na precipitação de 22 a 40% (IPCC 2014). Em 2010, a população residente na Caatinga era de aproximadamente 28,6 milhões de habitantes, com parte dessa população vivendo com um a dois salários mínimos (que nessa época era de R\$ 510,00 - IPEA 2010). Uma região superpopulosa e com boa parte dos habitantes de baixa renda, forçou as comunidades locais a utilizarem os recursos animais e vegetais da área para sua subsistência, criando cenário de dependência intrínseca das populações humanas e recursos naturais (Albuquerque et al. 2017). A população local costuma fazer uso das plantas para combustível, construções rurais, uso medicinal e alimentação. Quanto ao uso animal, estas populações humanas têm criações de ovinos, bovinos e caprinos, além de ainda praticarem caça (para mais informações, vide Albuquerque et al. 2017).

Um mecanismo frequentemente associado às FTSS é a rebrota (Vieira et al. 2006; Vieira et al. 2006; Álvarez-Yépez et al. 2008). A regeneração via rebrota pode ser favorecido por pressões seletivas, tanto aquelas relacionadas à intensidade e frequência de distúrbios naturais, como regime de seca e fogo (além do corte, que pode estimular o rebrotamento; Ewel 1986), como qualquer fator de abertura de copa que promova maior estresse por seca e mortalidade de mudas (oriundas de sementes) (McDonald et al. 2010). Estudos em florestas

tropicais secas que se propuseram a inventariar mecanismos de regeneração (plântulas/rebrotas) em diferentes estágios de regeneração pós-distúrbio encontraram uma maior proporção de plântulas em florestas mais antigas, e o contrário para os estágios iniciais de regeneração (ver McDonald et al. 2010) (**Tabela 1**).

Tabela 1. Proporção (%) de regeneração por mudas (semente) ou rebrotas. Onde não há dados de semeadura, a porcentagem é de espécies que regeneraram apenas por rebrota. Os estudos em negrito são aqueles que comparam floresta madura vs ambiente perturbado. Os outros estudos são de regeneração pós-perturbação ou uma cronossequência (traduzido de McDonald et al. 2010).

Estudo	Semente (%)	Rebrota (%)	Distúrbio	Tempo desde o distúrbio	Precipitação
Ceccon et al. 2004	80-86	35	Corte-e-queima	10-60 anos	986
Dickinson et al. 2000	84	16	Clareiras naturais e derrubadas	4-11 anos	1500
Gould et al. 2002	89	11	Corte seletivo e queima	5 anos	1110
Kammesheidt 1999	14	76	Pousio recente	2 anos e meio	1300
Kammesheidt 1999	47	53	Pousio antigo	10-15 anos	1300
Kammesheidt 1999	80	20	Floresta madura		1300
Kammesheidt 1999	62	38	Floresta degradada pelo fogo	3 anos	1300
Kennard et al. 2002	40	60	Queimada intensa	18 meses	1129
Kennard et al. 2002	10	90	Queimada pouco intensa	18 meses	1129
Kennard et al. 2002	7	93	Remoção da vegetação	18 meses	1129
Kennard et al. 2002	0	100	Clareira controlada	18 meses	1129
Marod et al. 2002	25	75	Queimada	20 meses	1650
McLaren and McDonald 2003	20	80	Corte	14 meses	780
Miller and Kauffman 1998 (a)	25	75	Corte-e-queima	15 meses	750
Miller and Kauffman 1998 (b)		39	Corte-e-queima	15 meses	750
Mizrahi et al. 1997	71	29	Corte-e-queima	12 anos	800-1000
Mizrahi et al. 1997	46	54	Corte-e-queima	26 anos	800-1000
Otterstrom and Schwartz 2006		45	Queimada	3 anos	1407
Sampaio et al. 1993		94	Corte	6 meses e meio	803
Sampaio et al. 1993		43	Baixa intensidade de queimada	2 meses	803
Sampaio et al. 1993		21	Média intensidade de queimada	2 meses	803
Sampaio et al. 1993		10	Queimada intensa	2 meses	803
Vieira et al. 2006		77	Floresta		1236

Traduzido de: McDonald et al. 2010

Diante desse cenário, estudos ligados à regeneração em Florestas Secas se mostram essenciais para servirem de subsídio para criação de políticas de

conservação, de planos de manejo e de protocolos de regeneração mais direcionados a esses ecossistemas tão singulares. Nosso estudo se propôs a entender melhor o processo de regeneração na Caatinga, uma floresta que vem sendo modificada pelo homem desde o Neolítico, buscando entender de que maneira a agricultura de corte-e-queima é capaz de modificar a estrutura da vegetação, e os mecanismos de regeneração utilizados por essas espécies para persistirem no ambiente. Também objetivamos comparar a estrutura e composição da vegetação em áreas com diferentes históricos de perturbação para inferir sobre o potencial de regeneração deste ambiente.

Objetivos

Objetivo Geral

Avaliar o potencial de regeneração em áreas de Caatinga após agricultura de corte-e-queima.

Objetivos específicos

- Quantificar a frequência de reprodução vegetativa em diferentes ambientes; i.e., áreas com diferentes idades de abandono após o uso agrícola e áreas de floresta madura, sem histórico recente de uso agrícola;
- Comparar a estrutura da vegetação aérea e subterrânea e a composição taxonômica entre áreas recém-abandonadas, áreas em regeneração e áreas de floresta madura para fazer inferências sobre o processo de regeneração;
- Verificar se existe seleção direta de espécies que irão permanecer nas roças recém-abandonadas por parte dos agricultores, e de que maneira isso contribui para a ocorrência dos mecanismos de regeneração.

Metodologia geral

Área de estudo

O estudo foi realizado no Parque Nacional do Catimbau (PARNA Catimbau; 8°30'57"S - 37°20'59"W; Fig. 3), uma unidade de conservação integral localizada no estado de Pernambuco, Nordeste do Brasil. Essa região apresenta alta variação no relevo e precipitação (500 e 1100 mm), e a temperatura média anual é de 25 °C (Rito et al. 2017). Aproximadamente 70% da região apresenta solo do tipo sedimentar e a vegetação é dominada pelas famílias botânicas Fabaceae e Euphorbiaceae (Rito et al. 2017).

O Parque foi criado em 2002 e ainda enfrenta problemas de regularização fundiária, com agricultores que ainda permanecem na área por não terem sido indenizados (Specht et al. 2019). Está inserido em um contexto social de baixo dinamismo econômico e alta vulnerabilidade social (Freire et al. 2015), onde a maioria das famílias residentes no parque (76%) vivem abaixo da linha da pobreza, com baixa infraestrutura doméstica, pouca disponibilidade de água, sendo altamente dependentes dos recursos oriundos da terra e de condições ambientais favoráveis para manejo, bem como de financiamentos externos como o de ONGs (Specht et al. 2019). A maior parte da vegetação local está sendo substituída por áreas ligadas à agricultura de corte-e-queima e às perturbações antrópicas crônicas, como retirada de madeira para produção de lenha e confecção de cercas e criação extensiva de caprinos e bovinos (Freire et al. 2015). Segundo Cavalcante (2015), se o consumo per capita de lenha fosse extrapolado para toda a população local do Parque (1200 pessoas), o consumo seria de cerca 720 toneladas/ano de madeira utilizada como combustível. Isso equivale a cerca de 10 ha de desmatamento da vegetação por ano. E sabemos que esta pressão não é distribuída para todas as espécies vegetais, mas sim entre aquelas com potencial para combustível e, logo, é esperado que haja mudanças na abundância e composição taxonômica da vegetação de caatinga restante (da Silva & Barbosa 2018). Como resultado dessas práticas na região (como em todas as áreas de Caatinga), o Parque apresenta uma paisagem com mosaicos formados por áreas de cultivo, florestas secundárias com diferentes idades de regeneração e florestas maduras (Leal et al. 2003). Um estudo que se propôs avaliar a vulnerabilidade das áreas de caatingas no parque (Garcia et al. 2020) constatou um aumento de temperatura superficial desde o ano de 1995 e que a contínua atividade

antrópica (oriunda da não regulamentação fundiária) vêm promovendo o aumento dessa vulnerabilidade que pode comprometer a sustentabilidade ecossistêmica da área.

Desenho amostral

Para o experimento, trinta áreas foram selecionadas: 1) 10 áreas recém-abandonadas (roças com até 1 ano de abandono após agricultura), 2) 10 áreas em regeneração natural (com mais de 10 anos de abandono) e 3) 10 áreas de floresta madura (sem histórico de uso recente para agricultura) (Fig. 3). O critério para seleção das roças e áreas em regeneração foi apresentarem o mesmo histórico de uso (i.e., áreas voltadas para as práticas de agricultura de corte-e-queima). Para as áreas de floresta madura, o critério era a ausência de histórico de uso voltado para a agricultura nos últimos 30. Estas informações foram obtidas a partir de entrevistas, (Rito et al. 2017; Souza et al. 2019; Barros et al. 2021). Entrevistas também foram realizadas durante o processo de seleção das roças, onde foram verificadas as práticas usadas pelo agricultor/dono da área, como a limpeza da área antes da agricultura (e.g., se foi realizada destoca ou não; se ele manteve indivíduos intencionalmente; se a limpeza foi realizada manualmente ou com o auxílio de máquinas e as culturas que foram plantadas durante o último cultivo).

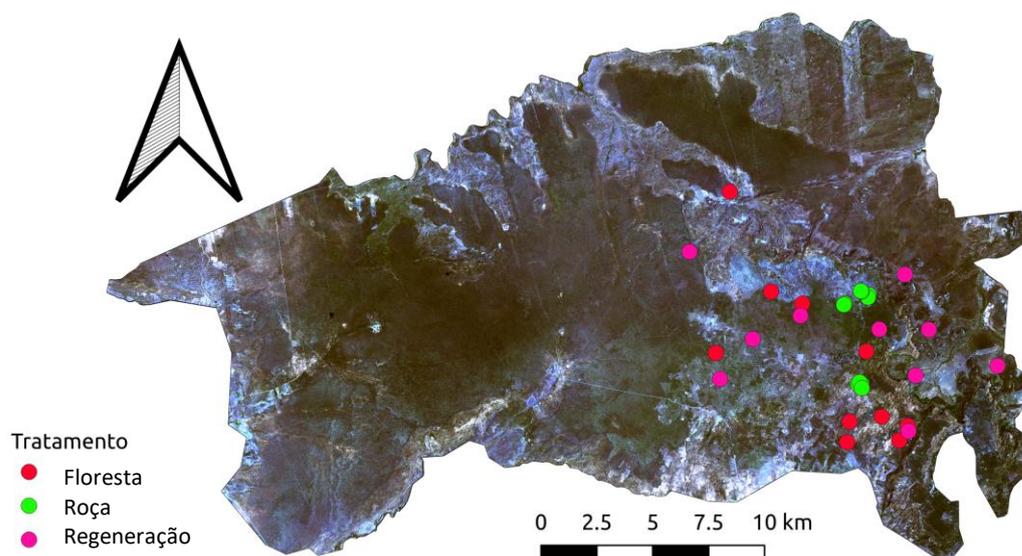


Figura 3. Localização dos diferentes tratamentos no Parque Nacional do Catimbau-PE (B). Obs: Os pontos coletados nas áreas de roça encontram-se sobrepostos devido a sua proximidade geográfica.

Cada área apresentava delimitações de 20 m x 50 m (as áreas de regeneração e floresta madura são parcelas pertencentes ao PELD. Já as roças foram delimitadas durante a execução deste estudo) e nela foram amostrados, de forma aleatória, 20 indivíduos

lenhosos adultos (≥ 1 m de altura e ≥ 3 cm de DAS). Nas áreas de roça, foram amostrados todos os indivíduos adultos que estivessem dentro das dimensões pré-estabelecidas, já que na maioria dos casos o número de árvores não chegava a 20 indivíduos. Medimos o diâmetro no nível do solo (DAS; cm) de cada perfilho (tronco), a altura total (m) e número de perfilhos em todas as árvores selecionadas. Também escavamos as árvores até 30 cm de profundidade e 50 cm de raio para verificar o tipo de mecanismo de regeneração (i.e., rebrota/propagação vegetativa ou oriunda de semente) e medir o diâmetro das raízes primárias, secundárias e terciárias para obtenção da área basal total da raiz.

Usamos o critério de presença/ausência de raiz pivotante e/ou presença/ausência de raiz lateral para inferir se a árvore se originou de propagação vegetativa abaixo do solo (nestes casos, a planta estaria conectada a um outro indivíduo próximo por meio de uma raiz lateral, e não apresentaria raiz pivotante). Também utilizamos dados coletados em outros trabalhos de campo e consulta bibliográfica. O número e o calibre das raízes primárias também foram usados como critério de potencial de rebrotamento/propagação. A partir de observação em campo e dados da literatura, também classificamos o mecanismo presente em cada espécie (semente, rebrota, ambos mecanismos). A partir de entrevistas com os agricultores (realizada de forma semi-estruturada), obtivemos o perfil de cada roça, ou seja, se havia de fato uma escolha de permanência de certas espécies, o tipo de limpeza utilizada na área (corte raso, destoca manual ou abertura com trator).

Análise de dados

Para avaliar a proporção de plantas com raiz pivotante por tratamento, foi feito um modelo linear generalizado (GLM) com distribuição binomial. Para área basal total e média abaixo e acima do solo, assim como número total de raízes e de perfilhos, foi feito um GLM com distribuição Gamma. Para avaliar a altura e riqueza de espécies, realizamos GLM com distribuição gaussiana e Poisson, respectivamente. Para número e diâmetro de raízes primárias, realizamos um GLM com distribuição binomial negativa. A variável explanatória em todas as análises era o tratamento (roça, regeneração e floresta madura). Para relações significativas para os tratamentos ($p < 0.05$), realizamos comparações par-a-par com o pacote ‘multcomp’ no ambiente R (Hothorn et al. 2008). Para calcular o grau de similaridade taxonômica entre os tratamentos, foram utilizados os pacotes ‘BiodiversityR’ e o ‘vegan’, no ambiente R (Kindt & Coe 2005, Oksanen et

al. 2019), com os índices de Jaccard e Bray Curtis. Para calcular nível de substituição (*turnover*) e aninhamento, foi utilizado o pacote ‘betapart’ no ambiente R (Baselga et al. 2020). Foi feita a análise de escalonamento multidimensional não-métrico (nMDS) para avaliar a semelhança de composição de espécies entre os tratamentos e para comparação par-a-par, realizamos uma PERMANOVA. Para mais detalhes sobre as análises dos dados, conferir a sessão [Anexos](#).

Resultados

Foram encontrados um total de 415 indivíduos, pertencentes a 16 famílias botânicas, 50 espécies e 22 morfotipos. As espécies mais abundantes nas áreas de roça foram *Senegalia piauhiensis* (Benth.) Seigler & Ebinger, *Handroanthus impetiginosus* (Mart. ex DC.) Mattos e *Solanum mauritianum* Scop. Nas áreas de regeneração, as espécies mais encontradas foram *Senegalia sp.*, *Pityrocarpa moniliformis* (Benth.) Luckow & R.W. Jobson e *Capparis yco* Mart. Nas áreas de floresta madura, *P. moniliformis*, *Senegalia sp.* e *Jatropha mutabilis* (Pohl) Baill foram as mais abundantes (**Fig. 4**). As famílias mais abundantes foram Fabaceae, Euphorbiaceae e Myrtaceae. Dessas 50 espécies, ao menos 30 tiveram o potencial para rebrota observado (4 com apenas rebrota/propagação vegetativa e 26 apresentando ambos os mecanismos em campo) e 20 com reprodução apenas por semente. (**Tab. 2**).

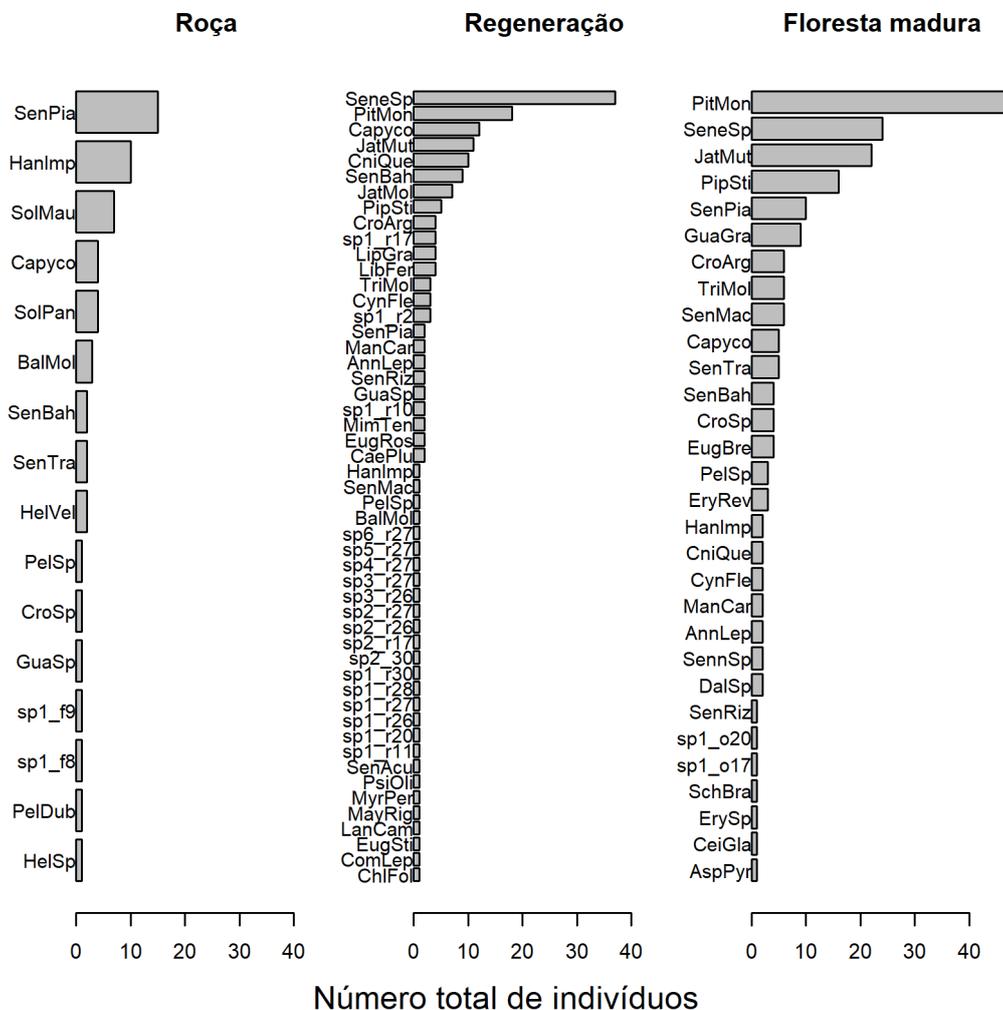


Figura 4. Número total de indivíduos por espécie encontrado em cada tratamento. AnnLep= *Annona leptopetala*; AspPyr= *Aspidosperma pyrifolium*; BalMol= *Balfourodendron molle*; CaePlu= *Caesalpinia pluviosa*; Capycoc= *Capparis yco*; CeiGla= *Ceiba glaziovii*; ChlFol= *Chloroleucon foliosum*; CniQue=

Cnidoscolus quercifolius; ComLep= *Commiphora leptophloeus*; CroArg= *Croton argyrophyloides*; CroSp= *Croton* sp.; CynFle= *Cynophalla flexuosa*; DalSp= *Dahlstedtia* sp.; EryRev= *Erythroxylum revolutum*; ErySp= *Erythroxylum* sp.; EugBre= *Eugenia brejoensis*; EugRos= *Eugenia rostrifolia*; EugSti= *Eugenia stictopetala*; GuaGra= *Guapira graciliflora*; GuaSp= *Guapira* sp.; HanImp= *Handroanthus impetiginosus*.; HelSp= *Helicteres* sp.; HelVel= *Helictetes velutina*; JatMol= *Jatropha mollissima*; JatMut= *Jatropha mutabilis*; LanCam= *Lantana camara*; LibFer= *Libidibia ferrea*; LipGra= *Lippia gracilis*; ManCar= *Manihot carthagenensis*; MayRig= *Maytenus rigida*; MimTen= *Mimosa tenuiflora*; MyrPer= *Myroxylon peruiferum*; PelDub= *Peltophorum dubium*; PelSp= *Peltogine* sp.; PipSti= *Piptadenia stipulacea*; PitMon= *Pityrocarpa moniliformis*; PsiOli= *Psidium oligospermum*; SchBra= *Schinopsis brasiliensis*; SenAcu= *Senna acuruensis*; SenBah= *Senegalia bahiensis*; SenCan= *Senna cana*; SeneSp= *Senegalia* sp.; SenMac= *Senna macranthera*; SennSp= *Senna* sp.; SenPia= *Senegalia piauiensis*; SenRiz= *Senna rizzinii*; SenTra= *Senna trachypus*; SolMau= *Solanum mauritanum*; SolPan= *Solanum paniculatum*; TriMol= *Trischidium molle*. As espécies que não foram identificadas eram codificadas como sp+número de identificação+código da parcela em que foi coletada (exemplo: sp6_r27 = espécie 6 coletada na parcela r27).

Tabela 2. Listagem das espécies encontradas nos diferentes ambientes, suas famílias botânicas e os mecanismos de regeneração observados (tanto na literatura quanto em campo). Foram identificadas 50 espécies, distribuídas em 16 famílias. S= Semente; R= Rebrotamento e S/R= Ambos os mecanismos observados.

Espécie	Família	Mecanismo
<i>Annona leptopetala</i>	Annonaceae	S/R
<i>Aspidosperm pyrifolium</i>	Apocynaceae	S
<i>Balfourodendron molle</i>	Rutaceae	S
<i>Caesalpinia pluviosa</i>	Fabaceae	S
<i>Capparis yco</i>	Capparaceae	S/R
<i>Ceiba glaziovii</i>	Malvaceae	R
<i>Chloroleucon foliosum</i>	Fabaceae	S
<i>Cnidoscolus quercifolius</i>	Euphorbiaceae	S/R
<i>Commiphora leptophloeus</i>	Burseraceae	S
<i>Croton argyrophyloides</i>	Euphorbiaceae	S/R
<i>Croton</i> sp.	Euphorbiaceae	S/R
<i>Cynophalla flexuosa</i>	Capparaceae	S/R
<i>Erythroxylum revolutum</i>	Erythroxylaceae	R
<i>Erythroxylum</i> sp.	Erythroxylaceae	S/R
<i>Dahlstedtia</i> sp.	Fabaceae	R
<i>Eugenia brejoensis</i>	Myrtaceae	S/R
<i>Eugenia rostrifolia</i>	Myrtaceae	S

<i>Eugenia stictopetala</i>	Myrtaceae	S
<i>Guapira graciliflora</i>	Nyctaginaceae	S/R
<i>Guapira</i> sp.	Nyctaginaceae	S
<i>Handroanthus impertiginosus</i>	Bignoniaceae	S/R
<i>Helicteres</i> sp.	Malvaceae	S
<i>Helictetes velutina</i>	Malvaceae	S/R
<i>Jatropha mollissima</i>	Euphorbiaceae	S
<i>Jatropha mutabilis</i>	Euphorbiaceae	S
<i>Lantana camara</i>	Verbenaceae	S
<i>Libidibia ferrea</i>	Fabaceae	S/R
<i>Lippia gracilis</i>	Verbenaceae	S/R
<i>Manihot carthagenensis</i>	Euphorbiaceae	S
<i>Maytenus rigida</i>	Celastraceae	S
<i>Mimosa tenuiflora</i>	Fabaceae	S
<i>Myroxylon peruiferum</i>	Fabaceae	S
<i>Peltophorum dubium</i>	Fabaceae	S
<i>Peltogine</i> sp.	Fabaceae	S/R
<i>Piptadenia stipulacea</i>	Fabaceae	S/R
<i>Pityrocarpa moniliformis</i>	Fabaceae	S/R
<i>Psidium oligospermum</i>	Myrtaceae	R
<i>Schinopsis brasiliensis</i>	Anacardiaceae	S
<i>Senna acuruensis</i>	Fabaceae	S
<i>Senegalia bahiensis</i>	Fabaceae	S/R
<i>Senna cana</i>	Fabaceae	S
<i>Senegalia</i> sp.	Fabaceae	S/R
<i>Senna macranthera</i>	Fabaceae	S/R
<i>Senna</i> sp.	Fabaceae	S/R
<i>Senegalia piauhiensis</i>	Fabaceae	S/R
<i>Senna rizzinii</i>	Fabaceae	S/R
<i>Senna trachypus</i>	Fabaceae	S/R
<i>Solanum mauritianum</i>	Solanaceae	S/R

<i>Solanum paniculatum</i>	Solanaceae	S/R
<i>Trischidium molle</i>	Fabaceae	S/R

Não houve diferença entre a proporção de pivotantes e rebrotas/propagação vegetativa entre os tratamentos ($p = 0.057$, **Fig. 5**).

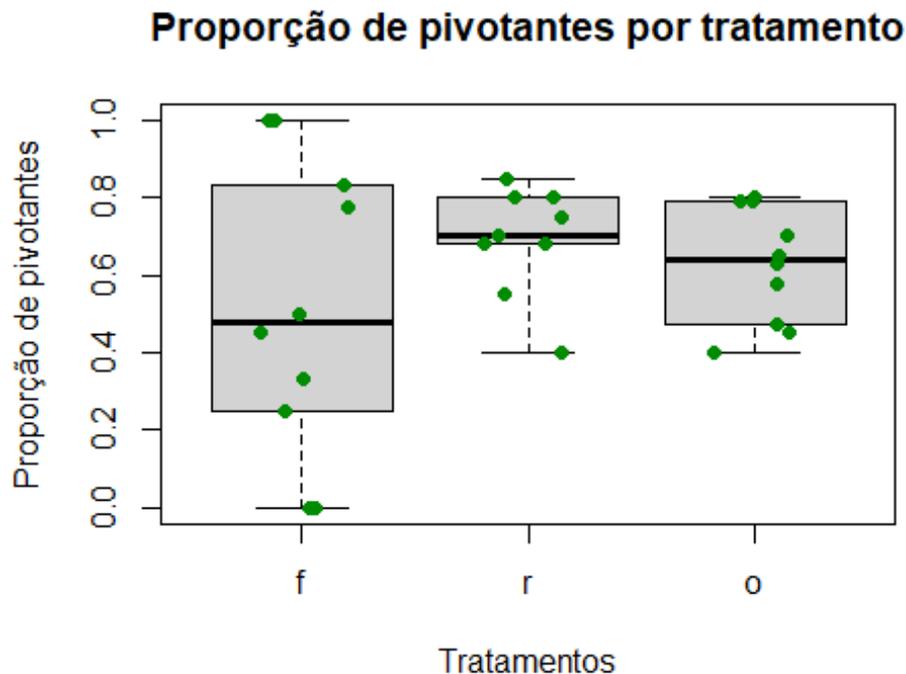


Figura 5. Proporção de plantas com raiz pivotante encontradas nos tratamentos de roça, indicado pela letra f (*field*), regeneração, indicado pela letra r (*regeneration*) e floresta madura, indicado pela letra o (*old-growth*). Os valores não diferiram ($p= 0.0572$).

Para área basal acima do solo, houve variação significativa para os valores totais (e nenhuma variação para os valores médios), com a roça apresentando os menores valores ($p = 0.0005$), enquanto regeneração e floresta madura não variaram entre si (**Fig. 6- A, B**). Em relação a área basal média abaixo do solo, as roças diferiram da floresta, com os maiores valores ($p = 0.002$). No entanto, as roças não diferiram das áreas em regeneração, que por sua vez, não diferiram das áreas de floresta madura (**Fig. 6- C**).

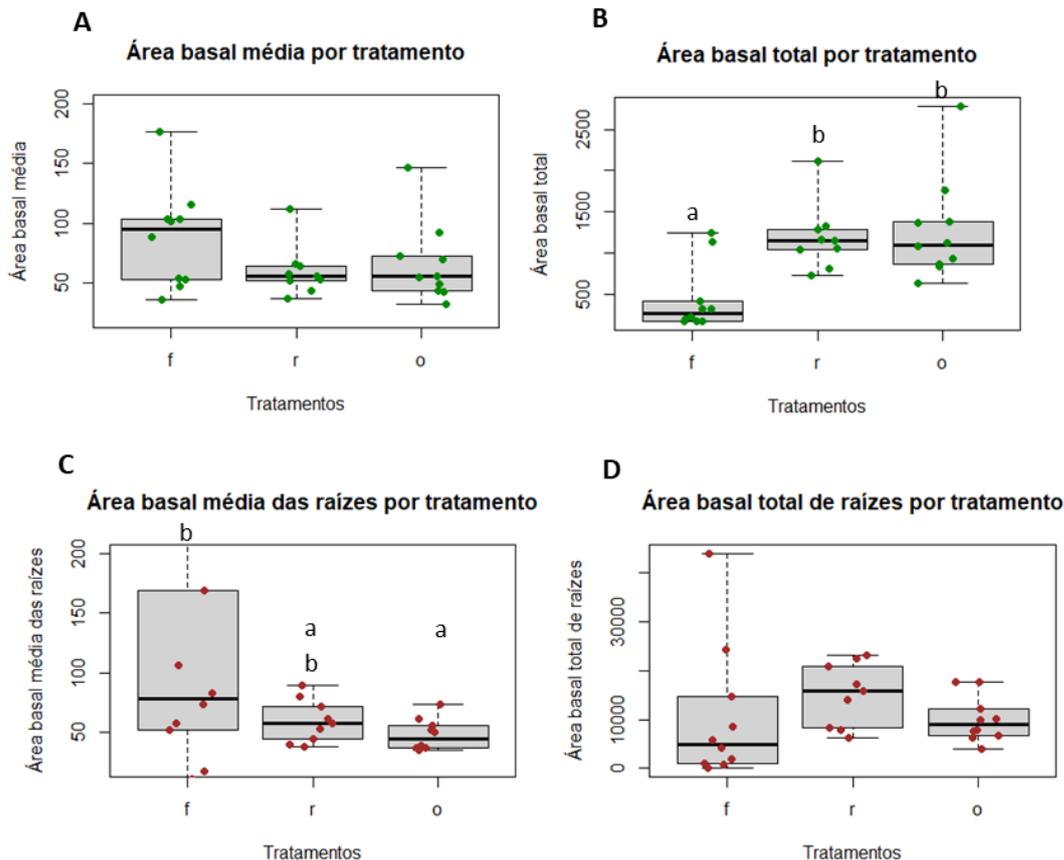


Figura 6. Área basal total e média (m²), dos caules e raízes dos indivíduos em cada ambiente. As letras acima do *boxplot* indicam as diferenças estatísticas. A- Área basal média acima do solo, onde não foi encontrada diferença significativa ($p=0.1517$); B- Área basal total acima do solo, com roça apresentando os menores valores em relação aos outros tratamentos ($p=0.0005$); C- Área basal média abaixo do solo, com as roças diferindo das áreas de floresta madura ($p=0.002$); D- Área basal total abaixo do solo, onde os valores não diferiram entre si ($p=0.5205$).

O número médio de todas as raízes não apresentou diferença significativa ($p > 0.05$) entre os tratamentos, bem como o número médio de perfilhos ($p > 0.05$) (**Fig. 7- E, F**). No entanto, houve uma variação no número de raízes primárias entre a roça e os demais tratamentos ($p < 0.05$), com as roças apresentando um valor menor (**Fig. 7- H**). O mesmo aconteceu para área basal média de raízes primárias ($p < 0.05$, **Fig. 7- G**). A altura não apresentou diferença entre os tratamentos ($p > 0.05$, **Fig. 7- I**). A roça apresentou os menores valores de riqueza quando comparados aos dos outros tratamentos ($p < 0.05$ **Fig. 7- J**).

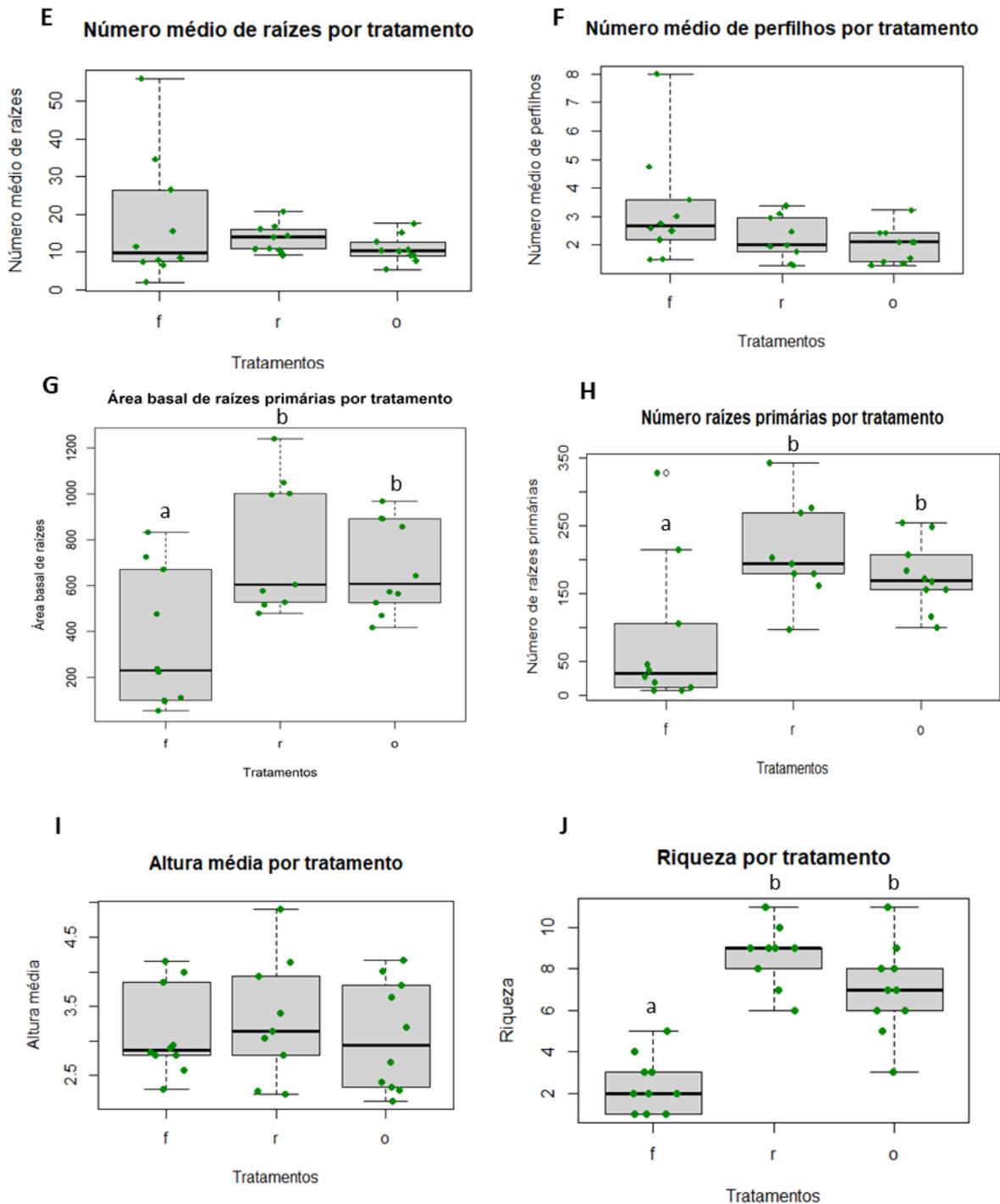


Figura 7. Número médio de perfilhos e raízes por ambiente, área basal e número de raízes primárias, altura e riqueza por tratamento. As letras acima do *boxplot* indicam as diferenças estatísticas. E- Número de raízes por tratamento, com diferenças não significativas ($p= 0.2047$); F- Número médio de perfilhos por tratamento, com diferenças entre os tratamentos ($p= 0.0332$); G- Área basal média de raízes primárias por tratamento, com roças apresentando menor valor que os demais tratamentos ($p= 0.0065$); H- Número médio de raízes primárias por tratamento, com roças apresentando o menor valor que os demais tratamentos ($p= 0.0135$); I- Altura média por tratamento, com valores de diferença não significativos ($p= 0.7334$).

Em relação à diversidade beta, os tratamentos apresentaram um alto valor de turnover (0.96) e baixo valor de aninhamento (0.02). Em relação a dissimilaridade, houve um alto valor de dissimilaridade entre eles (Jaccard = [0.07](#), Bray Curtis = [0.91](#)) (**Fig. 8**):

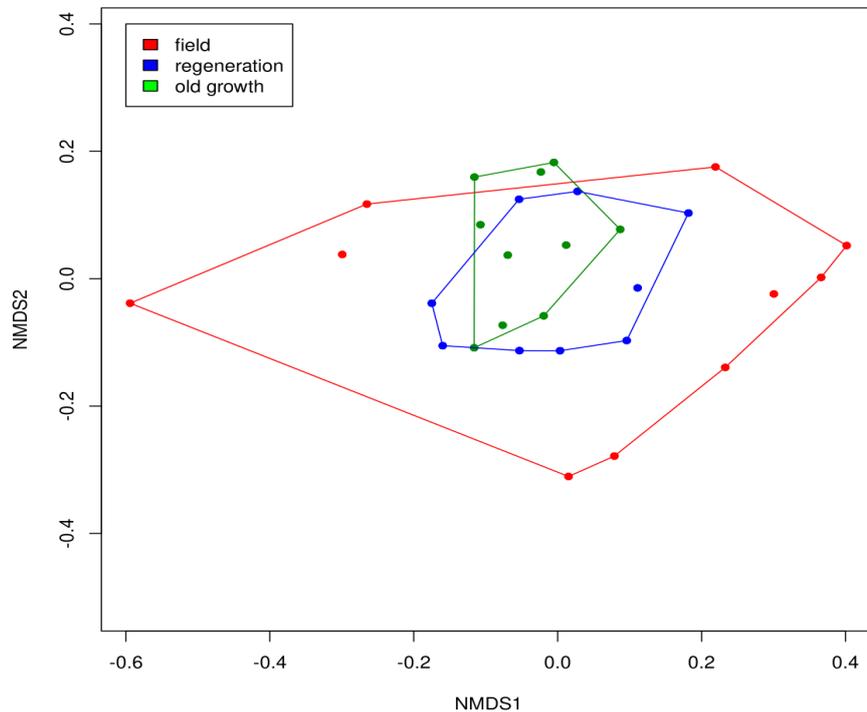


Figura 8. Análise de escalonamento multidimensional não-métrico (NMDS) para comparar as composições taxonômicas de espécies em cada tratamento. Os valores das roças (*Field*) estão representados em vermelho, enquanto os valores de regeneração (*Regeneration*) estão em azul e os de floresta madura (*Old-growth*) em verde. Todos os resultados da PERMANOVA foram iguais a $p = 0.001$.

Discussão

Nossos resultados sugerem que a proporção de plantas oriundas de sementes e de propagação vegetativa, em uma região de Caatinga, não variou em relação ao estágio sucessional, e a reprodução vegetativa mostrou-se frequente em todos os tratamentos. As espécies mais abundantes nas parcelas demonstraram que de fato, este mecanismo está sendo selecionado pelas práticas de agricultura de corte-e-queima, talvez mais do que filtros ambientais e bióticos. Nas áreas de roça, por exemplo, *Senegalia piauhiensis* foi a espécie mais abundante, e sua abundância parece estar diretamente relacionada à escolha dos agricultores, pela utilidade da sua madeira, especialmente para construção de cercas e queima para lenha (dados observacionais). As áreas em regeneração e floresta madura diferiram muito pouco entre si em relação a atributos estruturais e riqueza, diferindo apenas em composição. Esse resultado sugere que a regeneração na Caatinga ocorre de maneira rápida, com altas taxas de substituição, mas com pouca mudança líquida no número de espécies. No entanto, essa rápida recuperação parece ser favorecida apenas nas áreas com maior proporção de mecanismos de regeneração vegetativa, como reportado por Barros et al. (2021) e Chazdon & Guariguata (2016).

A regeneração não segue o padrão clássico linear, com aumento da complexidade da floresta, ou seja, aumento no número de espécies e mudanças na estrutura da vegetação. Na verdade, as espécies que são capazes de coexistir durante todo o processo de regeneração apresentam estratégias bastante distintas de exploração de recursos, bem como distintas características funcionais, como a *Jatropha mutabilis* (Pohl) Baill., uma espécie com baixa densidade de madeira e que apresenta reprodução apenas por semente e espécies do gênero *Senegalia* e *Pityrocarpa moniliformis*, que são capazes de rebrotar (Barros et al. 2021).

Ainda em relação a composição, a persistência de espécies dominantes com potencial de rebrotamento pode ser um indicativo de que a agricultura de corte-e-queima atua como filtro sobre as espécies, interferindo na composição florística inicial, alterando ou mesmo interrompendo curso da sucessão (Whitmore, 1983). Como já reportado, a abundância dessas espécies pode ser o fator chave para conferir resiliência a este tipo de ambiente submetido à perturbação antrópica (Figueirôa et al., 2006; Sampaio et al., 2010) além de serem as mais abundantes durante o recrutamento em áreas iniciais de regeneração (Barros et al. 2021).

A área basal acima do solo varia em valores totais, mas não em valores médios. Isso pode ser justificado pelo baixo número de indivíduos encontrados nas roças, que, no entanto, são indivíduos remanescentes que apresentam a mesma cobertura florestal média em relação aos indivíduos dos outros tratamentos. Assim como em florestas úmidas, a área basal é um atributo de rápido incremento, sendo uma boa métrica de regeneração em comunidades submetidas

à um regime de baixa e média intensidade de práticas agrícolas (Chazdon et al. 2007). O número médio de perfilhos difere entre todos os tratamentos, com as roças apresentando os maiores valores, seguidos das áreas em regeneração e por último a floresta. Esse resultado pode estar diretamente ligado à prática de corte raso mais frequente nas roças e áreas em regeneração, estimulando a produção de perfilhos (Ferreira et al. 2017).

Quanto a área basal abaixo do solo, os valores médios variaram, com as roças apresentando um maior valor em relação as áreas de floresta madura. Já os valores totais não diferiram. Além das características das espécies presentes na área, como *S. piauiensis* que emite diversas raízes naturalmente, é provável que as espécies encontradas nessas áreas emitam mais raízes para aproveitar melhor os recursos escassos do ambiente. Esse mecanismo de desenvolvimento de raízes superficiais e alastrantes pode ser considerado uma estratégia de competição para com as espécies oriundas de sementes, já que esse tipo de sistema radicular prejudica o desempenho de mudas “verdadeiras” (Tyler & D’Antonio 1995).

O número médio de raízes primárias, bem como sua área basal média não foram maiores em áreas de roças, mas apresentaram menor valor. É provável que a área basal só diferiu graças às ramificações dessas raízes, ou seja, raízes secundárias e terciárias. Raízes intensamente ramificadas, que têm raízes abundantes nas pontas, são altamente eficientes para o transporte de água por causa de sua baixa distância geral das pontas até a coroa da raiz (Fitter 1986). As pontas são as partes da raiz com maior capacidade de absorção devido à presença de pelos da raiz e tecidos não lignificados, enquanto as principais funções das raízes mais velhas são ancoragem, armazenamento e transporte (Fahn 1985; Wells & Eissenstat 2003; Guo et al. 2008; Valenzuela-Estrada et al. 2008). Conseqüentemente, o número de pontas por unidade de biomassa da raiz (ou seja, densidade específica da ponta da raiz) é uma medida relativa de alocação para os tecidos mais absorventes, o que é particularmente relevante em plantas lenhosas (Paula & Pausas 2011). Neste segmento, sugerimos que próximos estudos avaliem métricas ligadas à história de vida e fisiologia das espécies, como proporção de gemas radiculares, quantidade de carboidratos estruturais e tipos de rebrotamento respondendo a diferentes combinações de perturbação (i.e., corte raso, corte raso seguido de queima etc.). Essas métricas têm mostrado potencial para responder questões ligadas ao potencial de rebrotamento de lenhosas na Caatinga (Vanderlei et al., *em processo*).

A altura não difere entre os tratamentos, provavelmente pelos indivíduos das roças serem mais antigos que a própria abertura das roças. Além disso, a altura também é um atributo ligado aos processos iniciais de alocação de recursos, apresentando um rápido incremento logo nos estágios iniciais, e em seguida se estabiliza (Lebrija-Trejos et al. 2008).

A composição de espécies arbóreas é dominada por turnover neste ambiente, sendo o único parâmetro que diferiu entre as áreas de regeneração e floresta. O alto nível de turnover já era esperado, por ser comum na maior parte das florestas tropicais secas (Banda et al 2016). Ao mesmo tempo, as espécies encontradas abundantemente na região são mais tolerantes e parecem ser favorecidas pela perturbação promovida por atividade antrópica (Barros et al. 2021). Além da prática de corte-e-queima, a Caatinga está inserida em um contexto de múltiplos distúrbios, como a criação extensiva de bodes, retirada de madeira para lenha e construção de cercas (Albuquerque et al. 2017; Rito et al. 2017). Todas essas perturbações são determinantes para mudança da composição florística e turnover de espécies em florestas tropicais secas (Larking et al. 2012). Sfair et al. (2018) demonstraram que a retirada de madeira parece influenciar de maneira positiva no turnover de espécies, pois aparentemente esta atividade promove a seleção de espécies com atributos associados com a resistência à perda de água, como espécies com menor área foliar e alto investimento em massa foliar.

É sabido que os parâmetros estruturais em regiões de floresta seca tendem a apresentar um incremento mais rápido. Contudo, a recuperação da composição taxonômica pode levar centenas de anos. E com a intervenção humana, isso pode nunca ocorrer. O mecanismo de rebrota e propagação vegetativa sendo os predominantes, garantem a recuperação de biomassa (ou outros parâmetros estruturais, como altura ou área basal), mas podem atuar como um filtro, limitando a ocorrência de outras espécies, já que apenas uma parcela destas apresentam este atributo. As espécies que dependem de dispersores, germinação e estabelecimento, por exemplo, podem estar ameaçadas, resultando em uma simplificação taxonômica ao longo do tempo. Manter certas espécies nas roças parece contribuir para o aumento da diversidade beta, no entanto, os atributos a nível de comunidade podem estar sendo mantidos graças à uma dinâmica compensatória (substituição vencedor-perdedor), onde a perda de espécies dependentes da floresta pode ser compensada pela proliferação de espécies adaptadas aos distúrbios. Apesar de haver essa compensação, não se sabe ainda qual o papel ecológico desempenhado por estas espécies, nem se são capazes de prover toda diversidade funcional e serviços ecossistêmicos de uma floresta preservada.

Conclusão

Nossos resultados contribuem para o melhor entendimento do processo de regeneração da Caatinga, um ambiente inserido em um contexto de uso da terra por meio da agricultura de corte-e-queima. Destacamos que:

- 1) Os estágios sucessionais apresentaram diferenças entre si, em estrutura e composição, e à medida que a floresta amadurece, há uma tendência para o aumento dos parâmetros estruturais. No entanto, a regeneração parece acontecer de maneira rápida, com as áreas de regeneração apresentando pouca ou nenhuma diferença das áreas de floresta madura. Isso pode indicar uma alta resiliência da floresta, com rápida recuperação de biomassa. Em contraponto, é importante ressaltar que essa resiliência pode não ser verdadeira, já que existe uma dominância de um pequeno número de espécies tolerantes sobrepujando outras menos abundantes.
- 2) Em paisagens modificadas pelo homem, como em regiões da Caatinga onde ocorre o manejo de corte-e-queima, a rebrota e propagação vegetativa são mecanismos que persistem em todos os estágios sucessionais, sendo selecionados pelo ambiente e pelos próprios agricultores da região. Os indivíduos remanescentes que possuem essa capacidade parecem contribuir para a composição florística das áreas mais tardias e auxiliar na recuperação da floresta.
- 3) É importante considerar as implicações que as práticas agrícolas geram sobre a dinâmica dessas florestas, como a capacidade para conservação da biodiversidade e fornecimento de serviços ecossistêmicos, para que assim possamos fazer previsões mais assertivas sobre o cenário que nos espera caso não haja alguma intervenção.

Referências Bibliográficas

- Aide, M.T., Zimmerman, J.K., Pascarella, J.B., Rivera, L., & Marcano-Vega, H. 2000. Forest regeneration in a chronosequence of tropical abandoned pastures: Implications for restoration ecology. *Restoration Ecology* 8: 328–338.
- Albuquerque, U.P., Medeiros, P.M., Almeida, A.L.S., Monteiro, J.M., Freitas Lins Neto, E.M., Melo, J.G., Santos, J.P. 2007. Medicinal plants of the caatinga (semi-arid) vegetation of NE Brazil: a quantitative approach. *J. Ethnopharmacol.* 114:325–354.
- Albuquerque, U.P., Araújo, E. de L., de Castro, C.C., & Alves, R.R.N. 2017. People and natural resources in the Caatinga.
- Álvarez-Yépez, J.C., Martínez-Yrizar, A., Búrquez, A., & Lindquist, C. 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.
- Araújo, C. de S.F., & Sousa, A.N. de. 2011. Estudo do processo de desertificação na Caatinga: uma proposta de educação ambiental. *Ciência & Educação (Bauru)* 17: 975–986.
- Aweto, O.A. 2013. *Shifting Cultivation and Secondary Succession in the Tropics*.
- Banda, K., Delgado-Salinas, A., Dexter, K. G., Linares-Palomino, R., Oliveira-Filho, A., Prado, D., ... & Pennington, R. T. 2016. Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. *Science* 353(6306): 1383-1387.
- Barros, M.F., Ribeiro, E.M.S., Vanderlei, R.S., de Paula, A.S., Silva, A.B., Wirth, R., Cianciaruso, M. V., & Tabarelli, M. 2021. Resprouting drives successional pathways and the resilience of Caatinga dry forest in human-modified landscapes. *Forest Ecology and Management* 482: 118881.
- Baselga A., Orme D., Villeger S., De Bortoli J., Leprieur F. & Logez M. 2020. betapart: Partitioning Beta Diversity into Turnover and Nestedness Components. R package version 1.5.2.
- Bellingham, P.J., & Sparrow, A.D. 2000. Resprouting as a life history strategy in woody plant communities. *Oikos* 89: 409–416.
- Blake, T.J. 1983. Coppice systems for short-rotation intensive forestry: the influence of cultural, seasonal and plant factors. *Australian Forest Research* 13: 279–291.
- Bond, W.J., & Midgley, J.J. 2001. Ecology of sprouting in woody plants: The persistence niche. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 45–51.
- Budowski, G. 1961. *Studies on forest succession in Costa Rica and Panama*.
- Cavalcante, B.F. da S. 2015. *Uso doméstico de recursos madeireiros em comunidades rurais em uma paisagem do semiárido nordestino*.
- Ceccon, E., Huante, P., & Rincón, E. 2006. Abiotic factors influencing tropical dry forests regeneration. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 49: 305–312.
- Chami, L.B., Araujo, M.M., Longhi, S.J., Kielse, P., & Lúcio, A.D. 2011. Mecanismos de regeneração natural em diferentes ambientes de remanescente de Floresta Ombrófila Mista, São Francisco de Paula, RS. *Ciência Rural* 41: 251–259.

- Chang, C.C., & Turner, B.L. 2019. Ecological succession in a changing world. *Journal of Ecology* 107: 503–509.
- Chazdon, R.L., & Coe, F.G. 1999. Ethnobotany of Woody Species Forests Selectively Logged Northeastern Costa. *Conservation Biology* 13: 1312–1322.
- Chazdon, R.L., Peres, C.A., Dent, D., Sheil, D., Lugo, A.E., Lamb, D., Stork, N.E., & Miller, S.E. 2009. The potential for species conservation in tropical secondary forests. *Conservation Biology* 23: 1406–1417.
- Chazdon, R. L. 2012. Regeneração de florestas tropicais Tropical forest regeneration. *The Encyclopedia of Biodiversity* 7: 195–218.
- Chazdon, R.L., Broadbent, E.N., Rozendaal, D.M.A., Bongers, F., Zambrano, A.M.A., Aide, T.M., Balvanera, P., Becknell, J.M., Boukili, V., Brancalion, P.H.S., Craven, D., Almeida-Cortez, J.S., Cabral, G.A.L., De Jong, B., Denslow, J.S., Dent, D.H., DeWalt, S.J., Dupuy, J.M., Durán, S.M., Espírito-Santo, M.M., Fandino, M.C., César, R.G., Hall, J.S., Hernández-Stefanoni, J.L., Jakovac, C.C., Junqueira, A.B., Kennard, D., Letcher, S.G., Lohbeck, M., Martínez-Ramos, M., Massoca, P., Meave, J. A., Mesquita, R., Mora, F., Muñoz, R., Muscarella, R., Nunes, Y.R.F., Ochoa-Gaona, S., Orihuela-Belmonte, E., Peña-Claros, M., Pérez-García, E.A., Piotta, D., Powers, J.S., Rodríguez-Velazquez, J., Romero-Pérez, I.E., Ruíz, J., Saldarriaga, J.G., Sánchez-Azofeifa, A., Schwartz, N.B., Steininger, M.K., Swenson, N.G., Uriarte, M., Van Breugel, M., Van Der Wal, H., Veloso, M.D.M., Vester, H., Vieira, I.C.G., Bentos, T.V., Williamson, G.B., Poorter, L. 2016. Carbon sequestration potential of second-growth forest regeneration in the Latin American tropics. *Sci. Adv.* 2, e1501639.
- Chazdon, R.L., Guariguata, M.R. 2016. Natural regeneration as a tool for large-scale forest restoration in the tropics: prospects and challenges. *Biotropica* 48: 716–730.
- Clark, C.J., Poulsen, J.R., & Parker, V.T. 2001. The role of arboreal Seed dispersal groups on the Seed rain of a lowland tropical forest. *Biotropica* 33: 606–620.
- Clark, C.J., Poulsen, J.R., & Parker, V.T. 2001. The role of arboreal Seed dispersal groups on the Seed rain of a lowland tropical forest. *Biotropica* 33: 606–620.
- Clarke, P.J., Lawes, M.J., Midgley, J.J., Lamont, B.B., Ojeda, F., Burrows, G.E., Enright, N.J., & Knox, K.J.E. 2013. Resprouting as a key functional trait: How buds, protection and resources drive persistence after fire. *New Phytologist* 197: 19–35.
- Cole, M. 1987. The savannas. *Progress in Physical Geography* 11: 334–355.
- Corlett, R.T., Chazdon, R.L., Coe, F.G., Peres, C.A., Dent, D., Sheil, D., Lugo, A.E., Lamb, D., Stork, N.E., Miller, S.E., Corlett, R.T., Ewel, J.J., Foley, J.A., Asner, G.P., Costa, M.H., Coe, M.T., DeFries, R., Gibbs, H.K., Howard, E.A., Olson, S., Patz, J., Ramankutty, N., Snyder, P., Guariguata, M.R., Ostertag, R., Klemick, H., McShea, W.J., Stewart, C., Peterson, L., Erb, P., Stuebing, R., Gimán, B., Ohwaki, A., Tanabe, S.I., Nakamura, K., Orihuela-Belmonte, D.E., De Jong, B.H.J., Mendoza-Vega, J., Van der Wal, J., Paz-Pellat, F., Soto-Pinto, L., & Flamenco-Sandoval, A. 1995. Tropical secondary forests. *Progress in Physical Geography* 19: 159–172.

- Cramb, R.A. 1988. Shifting Cultivation and Resource Degradation in Sarawak: Perceptions and Policies. *RIMA. Review of Indonesian and Malayan Affairs* 22: 115–149.
- Cramer, V.A., Hobbs, R.J., & Standish, R.J. 2008. What's new about old fields? Land abandonment and ecosystem assembly. *Trends in Ecology and Evolution* 23: 104–112.
- Curtis, P. G., Slay, C. M., Harris, N. L., Tyukavina, A., & Hansen, M. C. 2018. Classifying drivers of global forest loss. *Science* 361(6407): 1108–1111.
- da Silva, J.M.C., & Barbosa, L.C.F. 2018. Impact of human activities on the Caatinga. In *Caatinga: The Largest Tropical Dry Forest Region in South America*, pp. 359–368.
- Del Tredici, P. 2001. Sprouting in temperate trees: A morphological and ecological review. *Botanical Review* 67: 121–140.
- Delang, C.O., & Li, W.M. 2013. Ecological Succession on Fallowed Shifting Cultivation Fields.
- Dodonov, P., Xavier, R. de O., Tiberio, F.C. dos S., Lucena, I.C. de, Zanelli, C.B., & Silva Matos, D.M. da. 2014. Driving factors of small-scale variability in a savanna plant population after a fire. *Acta Oecologica* 56: 47–55.
- Ewel, J. 1980. Tropical Succession: Manifold Routes to Maturity. *Biotropica* 12: 2–7.
- Ewel, J., Berish, C., Brown, B., Price, N., & Raich, J. 1981. Slash and Burn Impacts on a Costa Rican Wet Forest Site. *Ecology* 62: 816–829.
- Ewel, J.J. 1986. Designing agricultural ecosystems for the humid tropics. *Annual review of ecology and systematics* 17: 245–271.
- Fahn A. 1985. Anatomía vegetal, 3rd edn. Pirámide, Madrid, Espanha.
- Fenner, M.K., & Thompson, K. 2005. The ecology of seeds.
- Ferreira, L. V., & Prance, G.T. 1999. Ecosystem recovery in terra firme forests after cutting and burning: a comparison on species richness, floristic composition and forest structure in the Jaú National Park, Amazonia. *Botanical Journal of the Linnean Society* 130: 97–110.
- Figueirôa, J.M. de, Pareyn, F.G.C., Araújo, E. de L., Silva, C.E. da, Santos, V.F. dos, Cutler, D.F., Baracat, A., 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. *For. Ecol. Manage.* 229: 294–303.
- Fitter A.H. 1986. The topology and geometry of plant root systems: influence of watering rate on root system topology in *Trifolium pratense*. *Ann Bot* 58:91–101.
- Foley, J.A., Asner, G.P., Costa, M.H., Coe, M.T., DeFries, R., Gibbs, H.K., Howard, E.A., Olson, S., Patz, J., Ramankutty, N., & Snyder, P. 2007. Amazonia revealed: Forest degradation and loss of ecosystem goods and services in the Amazon Basin. *Frontiers in Ecology and the Environment* 5: 25–32.
- Freire, N. C.; Pacheco, A. P. 2003. Desertificação na região de Xingó: análise e mapeamento espectro-temporal. *Colóquio brasileiro de ciências geodésicas* 3: 11

- Freire, N.C.F., Silva, J.B., & Moura, D.C. 2015. Mapeamento e Análise Espectro-Temporal das Unidades de Conservação de Proteção Integral da administração federal no bioma Caatinga - Parque Nacional do Catimbau.
- Garcia, A.C.S. de M., de Andrade, L.C., Cruz, A.F. da S., de Moura, A.E.S., & dos Santos, P.R. 2020. Vulnerabilidade ambiental em áreas de caatingas na unidade de conservação PARNA do Catimbau, Pernambuco, Semiárido brasileiro. *Holos Environment* 20: 625–640.
- Garwood, N.C. 1989. *Tropical Soil Seed Banks: A Review*. ACADEMIC PRESS, INC.
- Goswami, K., Choudhury, H.K., & Saikia, J. 2012. Factors influencing farmers' adoption of slash and burn agriculture in North East India. *Forest Policy and Economics* 15: 146–151.
- Guariguata, M.R., & Ostertag, R. 2001. Neotropical secondary forest succession: Changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* 148: 185–206.
- Guo D., Xia M., Wei X., Chang W., Liu Y., Wang Z. 2008. Anatomical traits associated with absorption and mycorrhizal colonization are linked to root branch order in twenty-three Chinese temperate tree species. *New Phytol* 180:673–683.
- Hardwick, K., Healey, J., Elliott, S., Garwood, N., & Anusarnsunthorn, V. 1997. Understanding and assisting natural regeneration processes in degraded seasonal evergreen forests in northern Thailand. *Forest Ecology and Management* 99: 203–214.
- Hauser, S., & Norgrove, L. 2013. *Slash-and-Burn Agriculture, Effects of*. *Encyclopedia of Biodiversity: Second Edition* 6: 551–562.
- Hoffmann, W.A. 1998. Post-burn reproduction of woody plants in a neotropical savanna: The relative importance of sexual and vegetative reproduction. *Journal of Applied Ecology* 35: 422–433.
- Hoffmann, W.A., & Solbrig, O.T. 2003. The role of topkill in the differential response of savanna woody species to fire. *Forest Ecology and Management* 180: 273–286.
- Hopkins, M.S., & Graham, A.W. 1983. *The Species Composition of Soil Seed Banks Beneath Lowland Tropical Rainforests in North America*. Author (s): Mike S . Hopkins and Andrew W . Graham Published by: Association for Tropical Biology and Conservation Stable URL : <http://www.jstor.org/stable/2387950>. *Biotropica* 15: 90–99.
- Hothorn T., Bretz F. & Westfall P. 2008. Simultaneous Inference in General Parametric Models. *Biometrical Journal* 50(3): 346-363.
- Jääts, L., Konsa, M., Kihno, K., & Tomson, P. 2011. Fire cultivation in Estonian cultural landscapes. *The Space of Culture – the Place of Nature in Estonia and Beyond* 165–180.
- Jesus, F.M., Pivello, V.R., Meirelles, S.T., Franco, G.A.D.C., & Metzger, J.P. 2012. The importance of landscape structure for seed dispersal in rain forest fragments. *Journal of Vegetation Science* 23: 1126–1136.
- Juo, A.S.R., & Manu, A. 1996. Chemical dynamics in slash-and-burn agriculture. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 58: 49–60.

- 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.
- Keeley, J.E., Bond, W.J., Bradstock, R.A., Pausas, J.G., & Rundel, P.W. 2012. *Fire in Mediterranean Ecosystems: Ecology, Evolution and Management* Authors.
- Kennard, D.K., Gould, K., Putz, F.E., Fredericksen, T.S., & Morales, F. 2002. Effect of disturbance intensity on regeneration mechanisms in a tropical dry forest. *Forest Ecology and Management* 162: 197–208.
- Kindt, R. & Coe, R. 2005. *Tree diversity analysis. A manual and software for common statistical methods for ecological and biodiversity studies.* World Agroforestry Centre (ICRAF), Nairobi.
- Kleinman, P.J.A., Pimentel, D., & Bryant, R.B. 1995. The ecological sustainability of slash-and-burn agriculture. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 52: 235–249.
- Klemick, H. 2011. Shifting cultivation, forest fallow, and externalities in ecosystem services: Evidence from the Eastern Amazon. *Journal of Environmental Economics and Management* 61: 95–106.
- Kremen, C., & Miles, A. 2012. Ecosystem services in biologically diversified versus conventional farming systems: Benefits, externalities, and trade-offs. *Ecology and Society* 17:.
- Lamb, D., Stanturf, J., & Madsen, P. 2012. What Is Forest Landscape Restoration? In *Forest landscape restoration*, pp. 3–23.
- Larkin C. C., Kwit C., Wunderle J. M. Jr., Helmer E. H., Stevens M. H. H., Roberts M. T. K. & Ewert D. N. 2012. Disturbance type and plant successional communities in Bahamian dry forests *Biotropica* 44: 10–8.
- Leal, I.R., Da Silva, J.M.C., Tabarelli, M., & Lacher, T.E. 2005. Changing the course of biodiversity conservation in the caatinga of northeastern Brazil. *Conservation Biology* 19: 701–706.
- Leal, I.R., Tabarelli, M., & Da Silva, J.M.C. 2003. *Caatinga*.
- 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., & Poorter, L. 2010. Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. *Ecology* 91: 386–398.
- Li, B., Hao, Z., Bin, Y., Zhang, J., & Wang, M. 2012. Seed rain dynamics reveals strong dispersal limitation, different reproductive strategies and responses to climate in a temperate forest in northeast China. *Journal of Vegetation Science* 23: 271–279.
- Li, B., Hao, Z., Bin, Y., Zhang, J., & Wang, M. 2012. Seed rain dynamics reveals strong dispersal limitation, different reproductive strategies and responses to climate in a temperate forest in northeast China. *Journal of Vegetation Science* 23: 271–279.
- Liu, J., Coomes, D.A., Hu, G., Liu, J., Yu, J., Luo, Y., & Yu, M. 2019. Larger fragments have more late-successional species of woody plants than smaller fragments after 50 years of secondary succession. *Journal of Ecology* 107: 582–594.

- Lohbeck, M., Poorter, L., Lebrija-Trejos, E., Martínez-Ramos, M., A. Meave, J., Paz, H., Pérez-García, E.A., Romero-Pérez, I.E., Tauro, A., & Bongers, F. 2013. Successional changes in functional composition contrast for dry and wet tropical forest 2. *Ecology* 94: 1211–1216.
- Mamede, M. de A., & de Araújo, F.S. 2008. Effects of slash and burn practices on a soil seed bank of caatinga vegetation in Northeastern Brazil. *Journal of Arid Environments* 72: 458–470.
- Marinho, F.P., Mazzochini, G.G., Manhães, A.P., Weisser, W.W., & Ganade, G. 2016. Effects of past and present land use on vegetation cover and regeneration in a tropical dryland forest. *Journal of Arid Environments* 132: 26–33.
- Martínez-Ramos, M., & Soto-Castro, A. 1993. Seed rain and advanced regeneration in a tropical rain forest. *Vegetatio* 107–108: 299–318.
- McDonald, M., McLaren, K.P., & Newton, A.C. 2010. What are the mechanisms of regeneration post-disturbance in tropical dry forest? *CEE Review* 7: 13.
- McShea, W.J., Stewart, C., Peterson, L., Erb, P., Stuebing, R., & Gimán, B. 2009. The importance of secondary forest blocks for terrestrial mammals within an *Acacia*/secondary forest matrix in Sarawak, Malaysia. *Biological Conservation* 142: 3108–3119.
- MEA. 2005. Millennium Ecosystem Assessment. "Ecosystems and human well-being: synthesis.
- Miles, L., Newton, A.C., DeFries, R.S., Ravilious, C., May, I., Blyth, S., Kapos, V., & Gordon, J.E. 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography* 33: 491–505.
- Montes-Londoño, I. 2017. Tropical Dry Forests in Multi-functional Landscapes: Agroforestry Systems for Conservation and Livelihoods.
- Murphy, P.G., & Lugo, A.E. 1986. Ecology of tropical dry forest. Annual review of ecology and systematics. Vol. 17 17: 67–88.
- Nye, P.H., & Greenland, D.J. 1960. The Soil Under Shifting Cultivation no. 51.
- Odum, E.P. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science* 164: 262–270.
- Ohwaki, A., Tanabe, S.I., & Nakamura, K. 2007. Butterfly assemblages in a traditional agricultural landscape: Importance of secondary forests for conserving diversity, life history specialists and endemics. *Biodiversity and Conservation* 16: 1521–1539.
- Oksanen J., F. Blanchet G., Friendly M., Kindt R., Legendre P., McGlenn D., Minchin P. R., O'Hara R. B., Simpson G. L., Solymos P., Stevens M. H. H., Szoecs E. & Wagner H. 2019. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5-6.
- Oliveira, R.R. 2008. When the shifting agriculture is gone : functionality of Atlantic Coastal Forest in abandoned farming sites. *Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi. Ciências Humanas* 3: 213–226.
- Orihuela-Belmonte, D.E., De Jong, B.H.J., Mendoza-Vega, J., Van der Wal, J., Paz-Pellat, F., Soto-Pinto, L., & Flamenco-Sandoval, A. 2013. Carbon stocks and accumulation rates in tropical secondary forests at the scale of community, landscape and forest type. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 171: 72–84.

- Parry, L., Barlow, J., & Peres, C.A. 2007. Large-vertebrate assemblages of primary and secondary forests in the Brazilian Amazon. *Journal of Tropical Ecology* 23: 653–662.
- Pausas, J.G., & Keeley, J.E. 2014. Evolutionary ecology of resprouting and seeding in fire-prone ecosystems. *New Phytologist* 204: 55–65.
- Pausas, J.G., Pratt, R.B., Keeley, J.E., Jacobsen, A.L., Ramirez, A.R., Vilagrosa, A., Paula, S., Kaneakua-Pia, I.N., & Davis, S.D. 2016. Towards understanding resprouting at the global scale. *New Phytologist* 209: 945–954.
- Pedroso Júnior, N.N., Murrieta, R.S.S., & Adams, C. 2008. A agricultura de corte e queima: um sistema em transformação. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Ciências Humanas* 3: 153–174.
- Pedroso-Junior, N.N., Adams, C., & Murrieta, R.S. 2009. Slash-and-burn agriculture: a system in transformation. In *Current Trends in Human Ecology*, pp. 12–34.
- Poorter, L., Rozendaal, D.M.A., Bongers, F., de Almeida-Cortez, J.S., Almeyda Zambrano, A.M., Álvarez, F.S., Andrade, J.L., Villa, L.F.A., Balvanera, P., Becknell, J.M., Bentos, T. V., Bhaskar, R., Boukili, V., Brancalion, P.H.S., Broadbent, E.N., César, R.G., Chave, J., Chazdon, R.L., Colletta, G.D., Craven, D., de Jong, B.H.J., Denslow, J.S., Dent, D.H., DeWalt, S.J., García, E.D., Dupuy, J.M., Durán, S.M., Espírito Santo, M.M., Fandiño, M.C., Fernandes, G.W., Finegan, B., Moser, V.G., Hall, J.S., Hernández-Stefanoni, J.L., Jakovac, C.C., Junqueira, A.B., Kennard, D., Lebrija-Trejos, E., Letcher, S.G., Lohbeck, M., Lopez, O.R., Marín-Spiotta, E., Martínez-Ramos, M., Martins, S. V., Massoca, P.E.S., Meave, J.A., Mesquita, R., Mora, F., de Souza Moreno, V., Müller, S.C., Muñoz, R., Muscarella, R., de Oliveira Neto, S.N., Nunes, Y.R.F., Ochoa-Gaona, S., Paz, H., Peña-Claros, M., Piotta, D., Ruíz, J., Sanaphre-Villanueva, L., Sanchez-Azofeifa, A., Schwartz, N.B., Steininger, M.K., Thomas, W.W., Toledo, M., Uriarte, M., Utrera, L.P., van Breugel, M., van der Sande, M.T., van der Wal, H., Veloso, M.D.M., Vester, H.F.M., Vieira, I.C.G., Villa, P.M., Williamson, G.B., Wright, S.J., Zanini, K.J., Zimmerman, J.K., & Westoby, M. 2019. Wet and dry tropical forests show opposite successional pathways in wood density but converge over time. *Nature Ecology and Evolution* 3: 928–934.
- Pugnaire, F.I., & Lázaro, R. 2000. Seed bank and understorey species composition in a semi-arid environment: The effect of shrub age and rainfall. *Annals of Botany* 86: 807–813.
- Purata, S.E. 1986. Floristic and structural changes during old-field succession in the Mexican tropics in relation to site history and species availability. *Journal of Tropical Ecology* 2: 257–276.
- Ribeiro Filho, A.A., Adams, C., & Murrieta, R.S.S. 2013. The impacts of shifting cultivation on tropical forest soil: a review. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Ciências Humanas* 8: 693–727.
- Ribeiro Filho, A.A., Adams, C., Manfredini, S., Aguilar, R., & Neves, W.A. 2015. Dynamics of soil chemical properties in shifting cultivation systems in the tropics: A meta-analysis. *Soil Use and Management* 31: 474–482.
- Richards, P.W. 1955. The secondary succession in the tropical rain forest. *Science Progress* 43: 45–57.

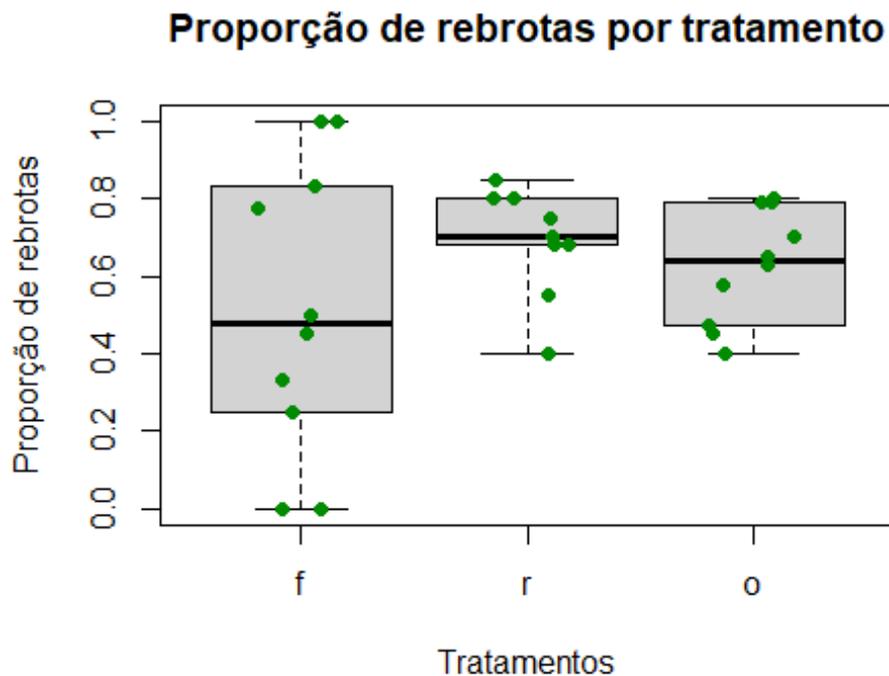
- Rito, K.F., Arroyo-Rodríguez, V., Queiroz, R.T., Leal, I.R., & Tabarelli, M. 2017. Precipitation mediates the effect of human disturbance on the Brazilian Caatinga vegetation. *Journal of Ecology* 105: 828–838.
- Roberts, H.A., & Neilson, J.E. 1981. Changes in the Soil Seed Bank of Four Long-Term Crop/Herbicide Experiments. *Journal of Applied Ecology* 18: 661–668.
- Rozendaal, D.M.A., Bongers, F., Aide, T.M., Alvarez-Dávila, E., Ascarrunz, N., Balvanera, P., Becknell, J.M., Bentos, T. V., Brancalion, P.H.S., Cabral, G.A.L., Calvo-Rodriguez, S., Chave, J., César, R.G., Chazdon, R.L., Condit, R., Dallinga, J.S., De Almeida-Cortez, J.S., De Jong, B., De Oliveira, A., Denslow, J.S., Dent, D.H., DeWalt, S.J., Dupuy, J.M., Durán, S.M., Dutrieux, L.P., Espírito-Santo, M.M., Fandino, M.C., Fernandes, G.W., Finegan, B., García, H., Gonzalez, N., Moser, V.G., Hall, J.S., Hernández-Stefanoni, J.L., Hubbell, S., Jakovac, C.C., Hernández, A.J., Junqueira, A.B., Kennard, D., Larpin, D., Letcher, S.G., Licona, J.C., Lebrija-Trejos, E., Marín-Spiotta, E., Martínez-Ramos, M., Massoca, P.E.S., Meave, J.A., Mesquita, R.C.G., Mora, F., Müller, S.C., Muñoz, R., De Oliveira Neto, S.N., Norden, N., Nunes, Y.R.F., Ochoa-Gaona, S., Ortiz-Malavassi, E., Ostertag, R., Peña-Claros, M., Pérez-García, E.A., Piotta, D., Powers, J.S., Aguilar-Cano, J., Rodriguez-Buritica, S., Rodríguez-Velázquez, J., Romero-Romero, M.A., Ruíz, J., Sanchez-Azofeifa, A., De Almeida, A.S., Silver, W.L., Schwartz, N.B., Thomas, W.W., Toledo, M., Uriarte, M., De Sá Sampaio, E.V., Van Breugel, M., Van Der Wal, H., Martins, S.V., Veloso, M.D.M., Vester, H.F.M., Vicentini, A., Vieira, I.C.G., Villa, P., Williamson, G.B., Zanini, K.J., Zimmerman, J., & Poorter, L. 2019. Biodiversity recovery of Neotropical secondary forests. *Science Advances* 5: eaau3114.
- Sampaio E.V.S.B. 1995. Overview of the Brazilian Caatinga. In: Bullock SH, Mooney HA, Medina E (eds) *Seasonally dry forests*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 35–58.
- Sampaio, E., Gasson, P., Baracat, A., Cutler, D., Pareyn, F., Lima, K.C. 2010. Tree biomass estimation in regenerating areas of tropical dry vegetation in northeast Brazil. *For. Ecol. Manage.* 259: 1135–1140.
- Sampaio, E.V.S.B., Pareyn, F.G.C., Figuerôa, J.M. de, & Santos Júnior, A.G. 2005. *Espécies da flora nordestina de importância econômica potencial*.
- Sánchez-Azofeifa, G.A., Quesada, M., Rodríguez, J.P., Nassar, J.M., Stoner, K.E., Castillo, A., Garvin, T., Zent, E.L., Calvo-Alvarado, J.C., Kalacska, M.E.R., Fajardo, L., Gamon, J.A., & Cuevas-Reyes, P. 2005. Research priorities for neotropical dry forests. *Biotropica* 37: 477–485.
- San-José, M., Arroyo-Rodríguez, V.; Jordano, P.; Meave, J.A.; Martínez-Ramos, M. 2019. The scale of landscape effect on seed dispersal depends on both response variables and landscape predictor. *Landscape Ecology* 34:1069–1080.
- Scariot, A., & Vieira, D.L.M. 2006. Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration. *Restoration Ecology* 14: 11–20.
- Segura, G., Balvanera, P., Durán, E., & Pérez, A. 2002. Tree community structure and stem mortality along a water availability gradient in a Mexican tropical dry forest. *Plant Ecology* 169: 259–271.

- Sfair, J.C., De Bello, F., De Frana, T.Q., Baldauf, C., Tabarelli, M. 2018. Chronic human disturbance affects plant trait distribution in a seasonally dry tropical forest. *Environ. Res. Lett.* 13.
- Sommer, R., Denich, M., & Vlek, P.L.G. 2000. Carbon storage and root penetration in deep soils under small-farmer land-use systems in the Eastern Amazon region, Brazil. *Plant and Soil* 219: 231–241.
- Souza, D.G., Sfair, J.C., de Paula, A.S., Barros, M.F., Rito, K.F., & Tabarelli, M. 2019. Multiple drivers of aboveground biomass in a human-modified landscape of the Caatinga dry forest. *Forest Ecology and Management* 435: 57–65.
- Specht, M. J., Santos, B. A., Marshall, N., Melo, F. P. L., Leal, I. R., Tabarelli, M., & Baldauf, C. 2019. Socioeconomic differences among resident, users and neighbour populations of a protected area in the Brazilian dry forest. *Journal of environmental management* 232: 607-614.
- Sunderland, T., Apgaua, D., Baldauf, C., Blackie, R., Colfer, C., Cunningham, A.B., Dexter, K., Djoudi, H., Gautier, D., Gumbo, D., Ickowitz, A., Kassa, H., Parthasarathy, N., Pennington, R.T., Paumgarten, F., Pulla, S., Sola, P., Tng, D., Waeber, P., & Wilmé, L. 2015. Global dry forests: a prologue. *International Forestry Review* 17: 1–9.
- Survival of Shrub Seedlings following Fire. *Ecology* 102(2): 255–264.
- Tabarelli, M., Aguiar, A.V., Ribeiro, M.C., Metzger, J.P., & Peres, C.A. 2010. Prospects for biodiversity conservation in the Atlantic Forest: Lessons from aging human-modified landscapes. *Biological Conservation* 143: 2328–2340.
- Terborgh, J., Alvarez-Loayza, P., Dexter, K., Cornejo, F., & Carrasco, C. 2011. Decomposing dispersal limitation: Limits on fecundity or seed distribution? *Journal of Ecology* 99: 935–944.
- Tyler, C. M., & D'Antonio, C. M. 1995. The effects of neighbors on the growth and survival of shrub seedlings following fire. *Oecologia* 102(2): 255-264.
- 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. 1981. *Journal of Ecology* 69(2): 631-649.
- Valenzuela-Estrada L.R., Vera-Caraballo V., Ruth L.E., Eissenstat D. M. 2008. Root anatomy, morphology, and longevity among root orders in *Vaccinium corymbosum* (Ericaceae). *Am J Bot* 95:1506.
- van Vliet, N., Mertz, O., Heinemann, A., Langanke, T., Pascual, U., Schmook, B., Adams, C., Schmidt-Vogt, D., Messerli, P., Leisz, S., Castella, J.C., Jørgensen, L., Birch-Thomsen, T., Hett, C., Bruun, T.B., Ickowitz, A., Vu, K.C., Yasuyuki, K., Fox, J., Padoch, C., Dressler, W., & Ziegler, A.D. 2012. Trends, drivers and impacts of changes in swidden cultivation in tropical forest-agriculture frontiers: A global assessment. *Global Environmental Change* 22: 418–429.
- Velloso, A.L., Sampaio, E.V.S.B., & Pareyn, F.G.C. 2002. *Ecorregioes Caatinga* 2001. 1: 75.
- Vieira, D.L.M., Scariot, A., Sampaio, A.B., & Holl, K.D. 2006. Tropical dry-forest regeneration from root suckers in Central Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 22: 353–357.

- Vieira, I.C.G., & Proctor, J. 2007. Mechanisms of plant regeneration during succession after shifting cultivation in eastern Amazonia. *Plant Ecology* 192: 303–315.
- Voeks, R.A. 1996. Tropical forest healers and habitat preference. *Economic Botany* 50: 381–400.
- Wang, B.C., & Smith, T.B. 2002. Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 379–386.
- Wells C.E., Eissenstat D.M. 2003. Beyond the roots of young seedlings: the influence of age and order on fine root physiology. *J Plant Growth Regul* 21:324–334.
- Wenger, K.F. 1953. The Sprouting of Sweetgum in Relation to Season of Cutting and Carbohydrate Content. *Plant Physiology* 28: 35–49.
- Whitmore, T.C. 1983. Secondary succession from seed in tropical rain forests. *Forestry Abstr.* 44: 767–779.
- Wright, S.J. 2005. Tropical forests in a changing environment. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 553–560.
- Zanini, K.J., Bergamin, R.S., Machado, R.E., Pillar, V.D., & Müller, S.C. 2014. Atlantic rain forest recovery: Successional drivers of floristic and structural patterns of secondary forest in Southern Brazil. *Journal of Vegetation Science* 25: 1056–1068.
- Ziegler, A.D., Agus, F., Bruun, T.B., Van Noordwijk, M., Lam, N.T., Lawrence, D., Rerkasem, K., & Padoch, C. 2009. Environmental consequences of the demise in swidden agriculture in Montane Mainland, SE Asia: hydrology and geomorphology. *Human Ecology* 37: 361–373.

```
setwd("C:/Users/Ana Beatriz/Documents/R")
dados.ind<- read.table("dados.ind.txt", sep="\t",header= TRUE,
stringsAsFactors=T)
```

1. Testando proporção de rebrotas por tratamento:



1.1 GLM com distribuição binomial:

```
glm.piv<- glm(proporcao ~ tratamento, data=dados.parc,
family=binomial, weights=total)
drop1(glm.piv, test="Chisq")
```

```
## Single term deletions
```

```
##
```

```
## Model:
```

```
## proporcao ~ tratamento
```

```
##           Df Deviance   AIC   LRT Pr(>Chi)
```

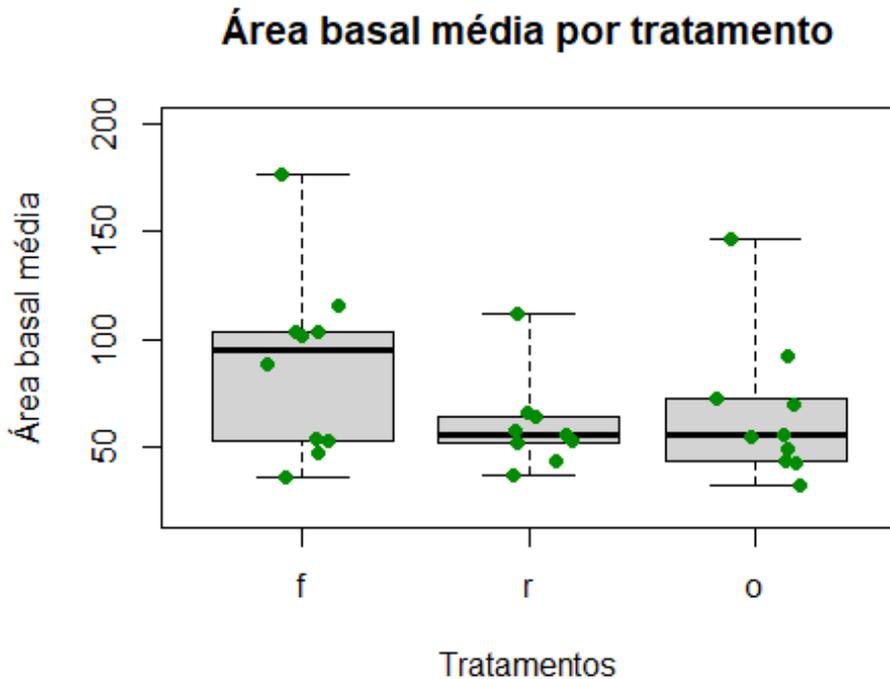
```
## <none>          54.768 135.90
```

```
## tratamento  2    60.488 137.62 5.7205 0.05726 .
```

```
## ---
```

```
## Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
```

2.1 Verificando se a área basal média acima do solo varia com o tratamento:



2.1.1 GLM com distribuição Gamma:

```
glm.ABmed <- glm(ABmed ~ tratamento, data=dados.parc, family=Gamma)
drop1(glm.ABmed, test="Chisq")
```

```
## Single term deletions
```

```
##
```

```
## Model:
```

```
## ABmed ~ tratamento
```

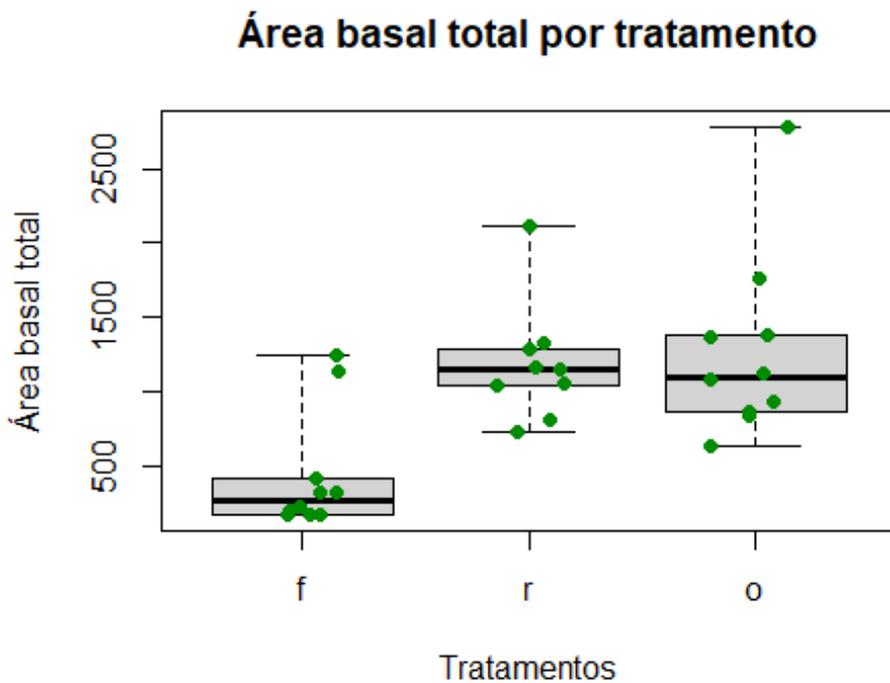
```
##           Df Deviance   AIC scaled dev. Pr(>Chi)
```

```
## <none>          4.8549 281.29
```

```
## tratamento    2   5.6409 281.06      3.7713 0.1517
```

2.2 Verificando se a área basal total acima do solo varia com o tratamento:

```
plot(ABtot ~ tratamento, data=dados.parc, range=0, xlab="Tratamentos",
ylab="Área basal total", main="Área basal total por tratamento")
points(ABtot ~ jitter(as.numeric(tratamento)), col="green4", pch=16,
data=dados.parc)
```



2.2.1 GLM com distribuição Gamma:

```
glm.ABtot <- glm(ABtot ~ tratamento, data=dados.parc, family=Gamma)
drop1(glm.ABtot, test="Chisq")
```

```
## Single term deletions
```

```
##
```

```
## Model:
```

```
## ABtot ~ tratamento
```

```
##           Df Deviance   AIC scaled dev. Pr(>Chi)
```

```
## <none>           8.2055 439.09
```

```
## tratamento  2  14.3065 450.11      15.024 0.0005465 ***
```

```
## ---
```

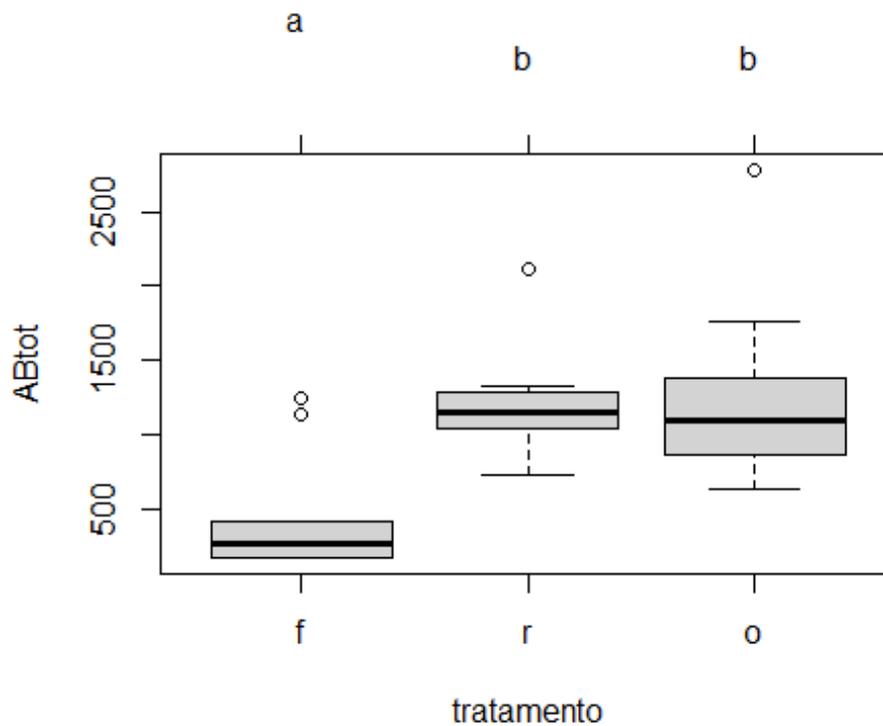
```
## Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
```

```
abtot<- glht(glm.ABtot, mcp (tratamento= "Tukey"), xlab="Tratamentos",
ylab= "Área basal total", main= "Área basal total por tratamento")
```

```
par(mar=c(1,1,1,1), oma=c(4,4,4,4))
```

```
L<-cld (abtot)
```

```
plot(L)
```

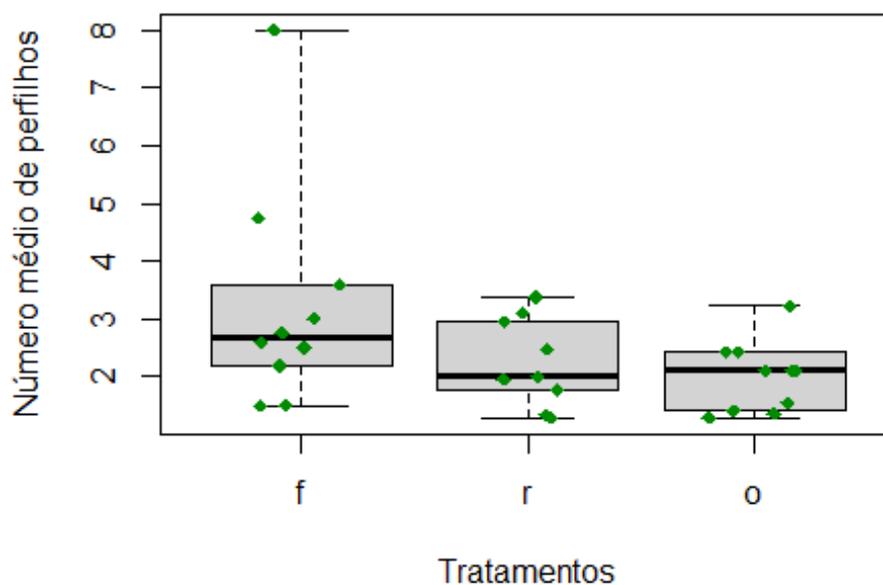


3. Número médio de perfilhos por tratamento:

```
plot(med_perf ~ tratamento, data=total_perf, range=0,xlab="Tratamentos", ylab="Número médio de perfilhos",main="Número médio de perfilhos por tratamento") # range=0 pra ele não colocar os pontos dos outliers
```

```
points(med_perf ~ jitter(as.numeric(tratamento)), col="green4", data=totl_perf, pch=18)
```

Número médio de perfilhos por tratamento



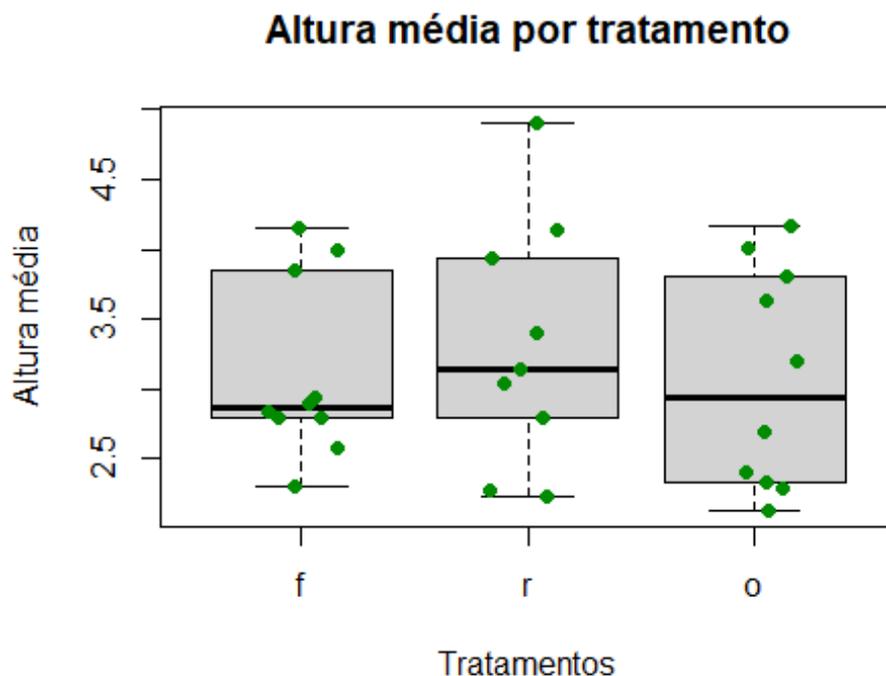
3.1 GLM com distribuição Gamma:

```
glm.perfmed <- glm(med_perf ~ tratamento, data=total_perf,
family=Gamma)
drop1(glm.perfmed, test="Chisq")

## Single term deletions
##
## Model:
## med_perf ~ tratamento
##           Df Deviance   AIC scaled dev. Pr(>Chi)
## <none>      4.3329 83.436
## tratamento  2  5.6361 86.245     6.8094 0.03322 *
## ---
## Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
```

4. Testando altura média por tratamento:

```
plot(altmed ~ tratamento, data=dados.parc, range=0,
xlab="Tratamentos", ylab="Altura média", main="Altura média por
tratamento")
points(altmed ~ jitter(as.numeric(tratamento)), col="green4", pch=16,
data=dados.parc)
```



4.1 GLM com distribuição gaussiana:

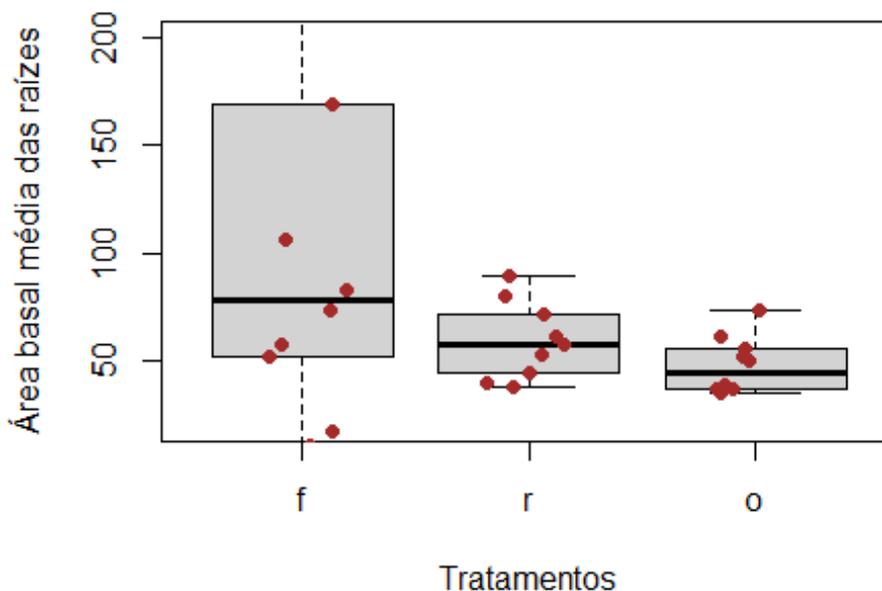
```
glm.alt<- glm(altmed ~ tratamento, data=dados.parc, family = gaussian)
drop1(glm.alt, test="Chisq")

## Single term deletions
##
## Model:
## altmed ~ tratamento
##           Df Deviance   AIC scaled dev. Pr(>Chi)
## <none>          15.525  72.178
## tratamento  2    15.861  68.798    0.62004  0.7334
```

5. Variação área basal média de raízes:

```
plot(ABmed ~ tratamento, data=dados.raiz.parc, range=0, ylim = c(20,
200), xlab= "Tratamentos", ylab="Área basal média das raízes",
main="Área basal média das raízes por tratamento")
points(ABmed ~ jitter(as.numeric(tratamento)), col= "brown", pch= 16,
data=dados.raiz.parc)
```

Área basal média das raízes por tratamento



5.1 GLM com distribuição Gamma:

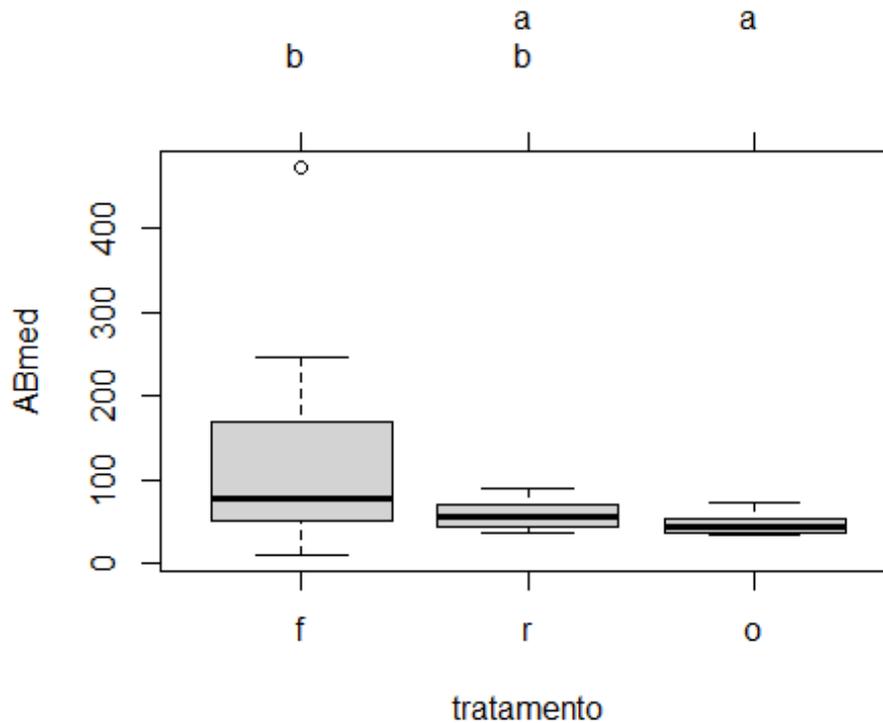
```
glm.ABmed.raiz <- glm(ABmed ~ tratamento, data=dados.raiz.parc,
family=Gamma)
drop1(glm.ABmed.raiz, test="Chisq")

## Single term deletions
##
## Model:
## ABmed ~ tratamento
##           Df Deviance   AIC scaled dev. Pr(>Chi)
## <none>          11.741  302.11
## tratamento  2    17.442  310.38    12.265  0.002171 **
```

```
## ---
## Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

abmed.raiz<- glht(glm.ABmed.raiz, mcp (tratamento= "Tukey"))

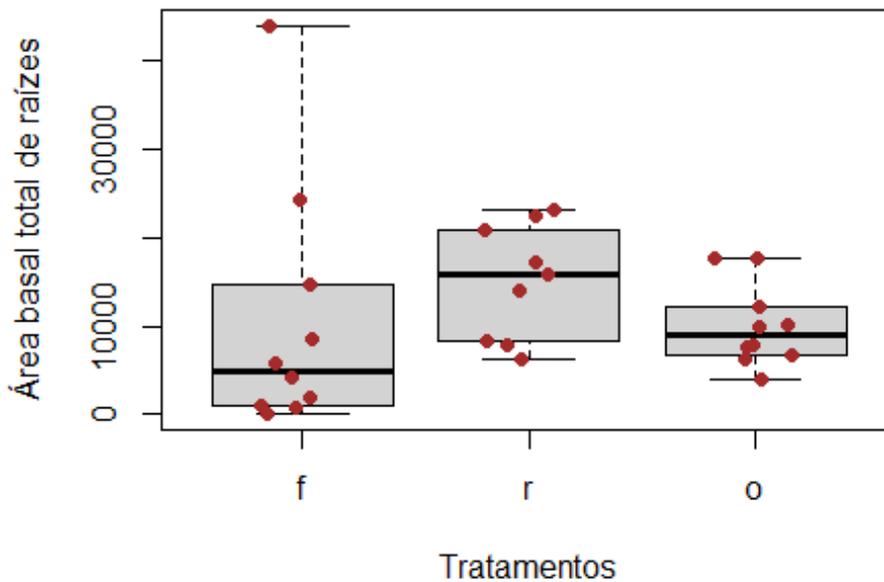
Letra<-cld (abmed.raiz)
par(mar=c(1,1,1,1), oma=c(4,4,4,3))
plot(Letra)
```



6. Variação da área basal total:

```
plot(ABtot ~ tratamento, data=dados.raiz.parc, range=0,
xlab="Tratamentos", ylab="Área basal total de raízes", main="Área
basal total de raízes por tratamento")
points(ABtot ~ jitter(as.numeric(tratamento)), col= "brown", pch= 16,
data=dados.raiz.parc)
```

Área basal total de raízes por tratamento



6.1 GLM com distribuição Gamma:

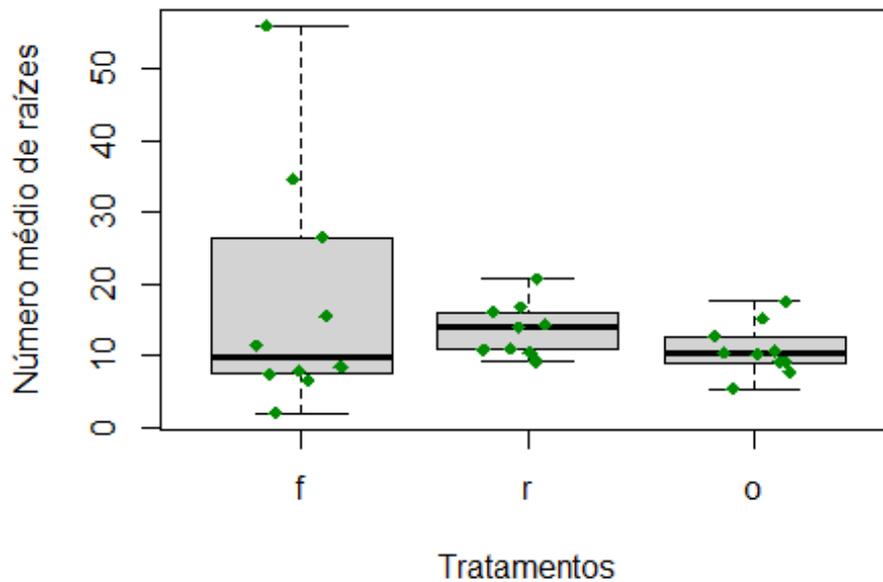
```
glm.ABtot.raiz <- glm(ABtot ~ tratamento, data=dados.raiz.parc,
family=Gamma)
drop1(glm.ABtot.raiz, test="Chisq")

## Single term deletions
##
## Model:
## ABtot ~ tratamento
##           Df Deviance   AIC scaled dev. Pr(>Chi)
## <none>          24.408 607.61
## tratamento  2    25.376 604.91     1.3059  0.5205
```

7. Número médio de raízes:

```
plot(med_raiz ~ tratamento, data=total_raiz, range=0, xlab=
"Número médio de raízes", ylab="Número médio de raízes", main="Número médio de
raízes por tratamento") # range=0 pra ele não colocar os pontos dos
outliers
points(med_raiz ~ jitter(as.numeric(tratamento)), col="green4",
data=total_raiz, pch=18)
```

Número médio de raízes por tratamento



7.1 GLM com distribuição Gamma:

```
glm.raizmed <- glm(med_raiz ~ tratamento, data=total_raiz,
  family=Gamma)
drop1(glm.raizmed, test="Chisq")
```

```
## Single term deletions
##
```

```
## Model:
```

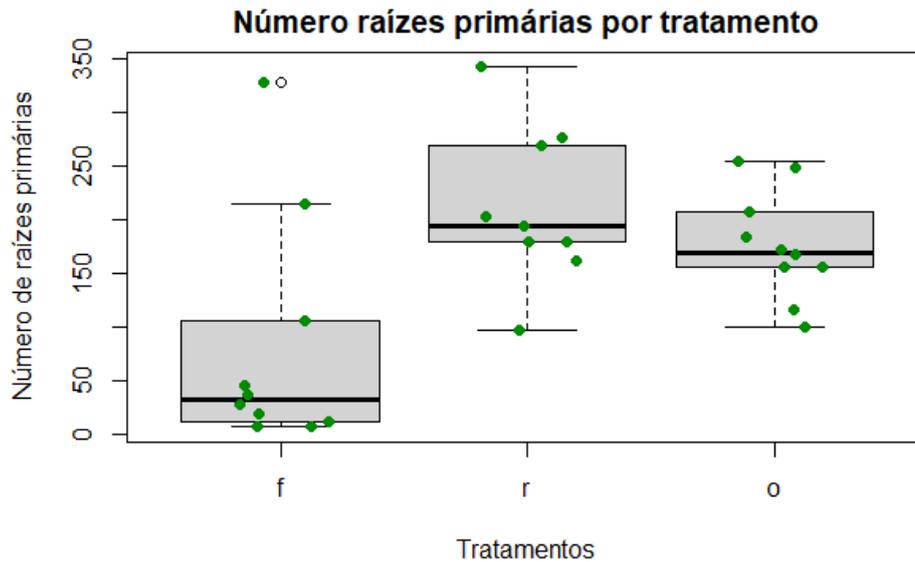
```
## med_raiz ~ tratamento
```

```
##           Df Deviance   AIC scaled dev. Pr(>Chi)
```

```
## <none>           9.333 201.95
```

```
## tratamento  2   10.514 201.12    3.1727 0.2047
```

8. Número médio de raízes primárias:



8.1 GLM com distribuição binomial negativa:

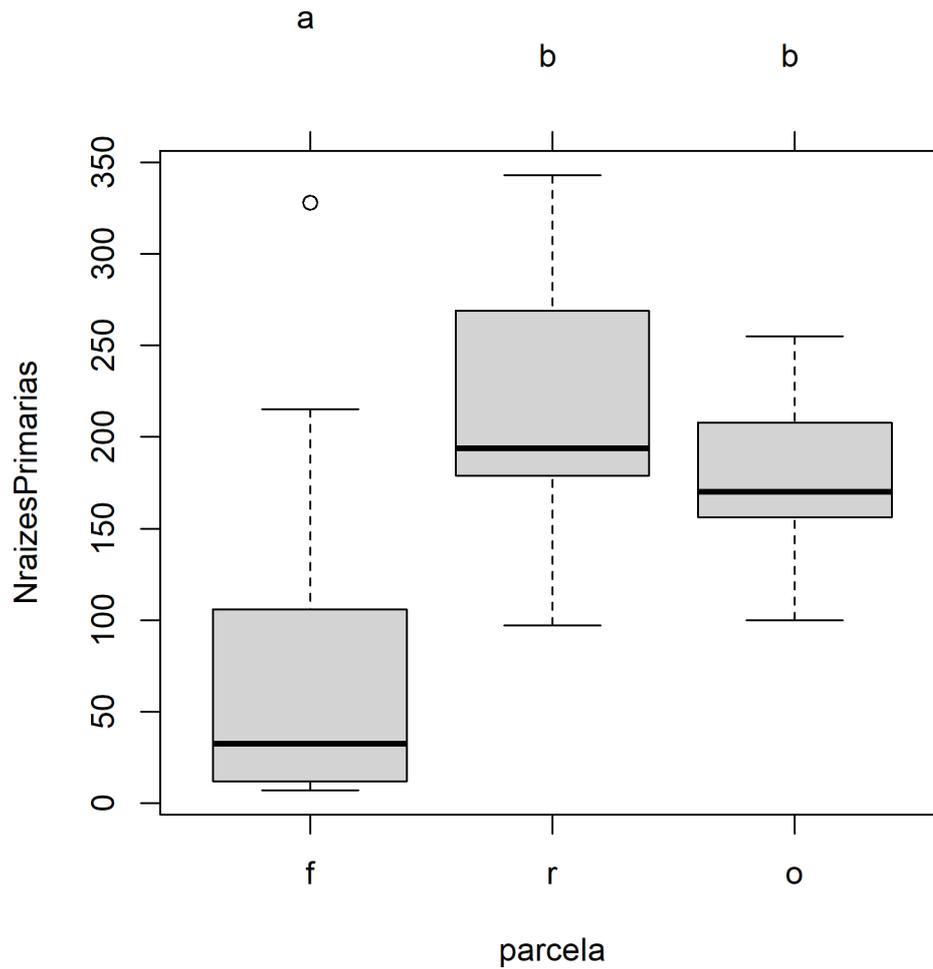
```

glm.NraizesPrimarias <- glm.nb(NraizesPrimarias ~ parcela,
data=dados.raiz)
drop1(glm.NraizesPrimarias, test="Chisq")

## Single term deletions
##
## Model:
## NraizesPrimarias ~ parcela
##           Df Deviance   AIC   LRT Pr(>Chi)
## <none>      31.683 346.35
## parcela  2    40.287 350.96 8.6038 0.01354 *
## ---
## Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

num.raiz.prim<- glht(glm.NraizesPrimarias, mcp (parcela= "Tukey"))
par(oma=c(1,2,2,1))
letra<-cld (num.raiz.prim)
plot(letra)

```

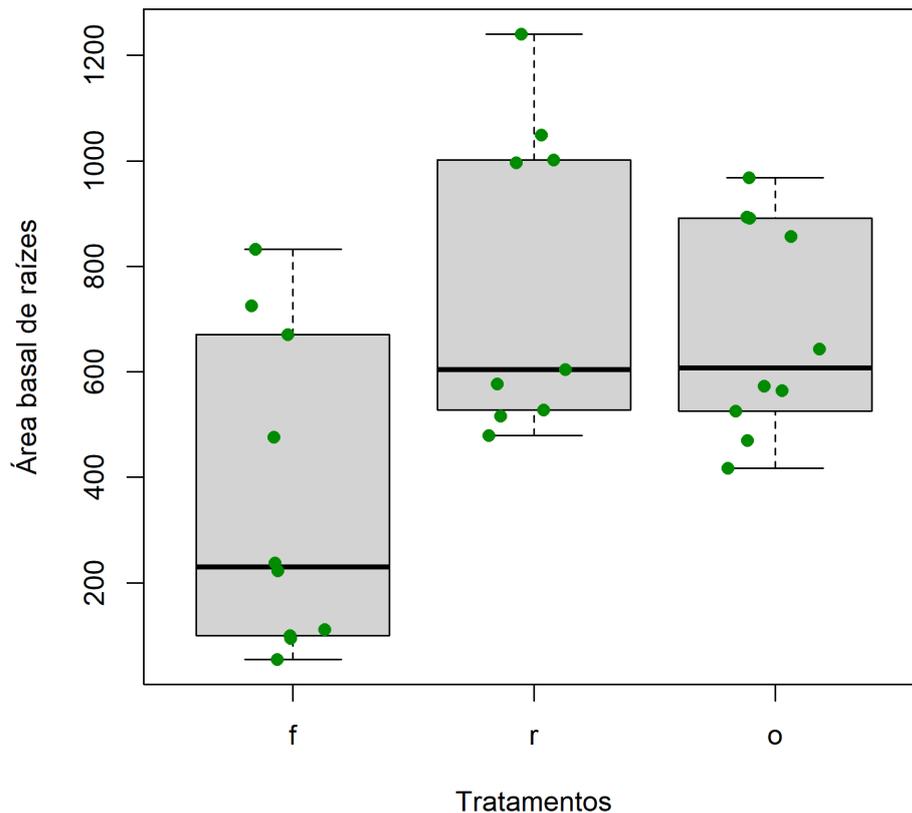


9. Área basal de raíces primárias:

```
plot(AraizesPrimarias ~ parcela, main="Área basal de raíces primárias
por tratamento", data=dados.raiz, xlab="Tratamentos", ylab="Área basal
de raíces")
```

```
points(AraizesPrimarias ~ jitter(as.numeric(parcela)),
data=dados.raiz, pch=16, col="green4")
```

Área basal de raízes primárias por tratamento

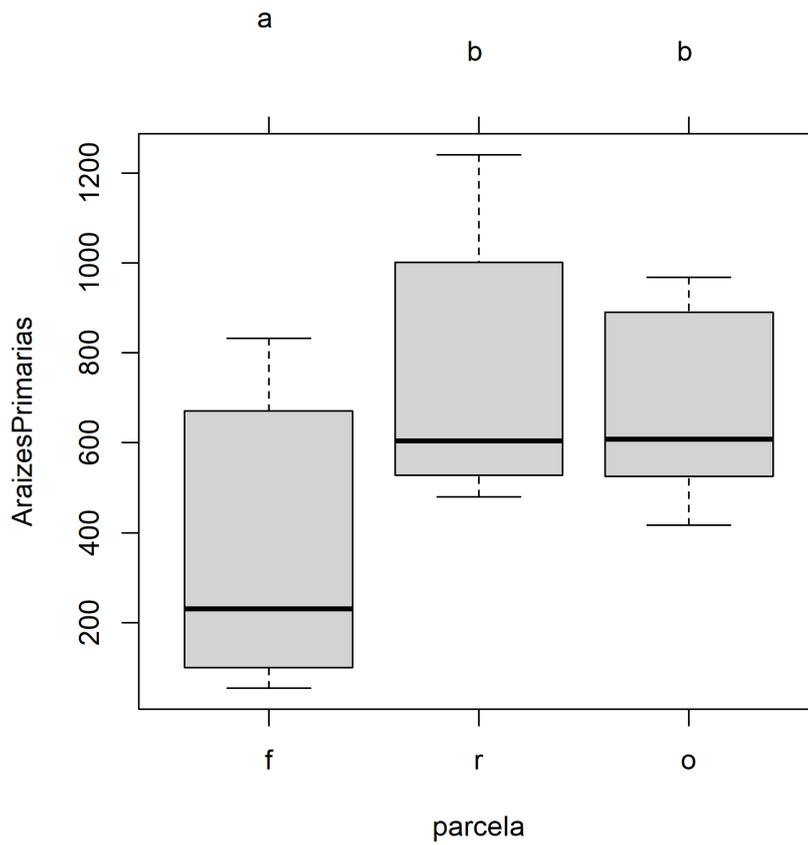


9.1 GLM com distribuição binomial negativa:

```
glm.AraizesPrimarias <- glm(AraizesPrimarias ~ parcela,
data=dados.raiz, family=Gamma)
drop1(glm.AraizesPrimarias, test="Chisq")

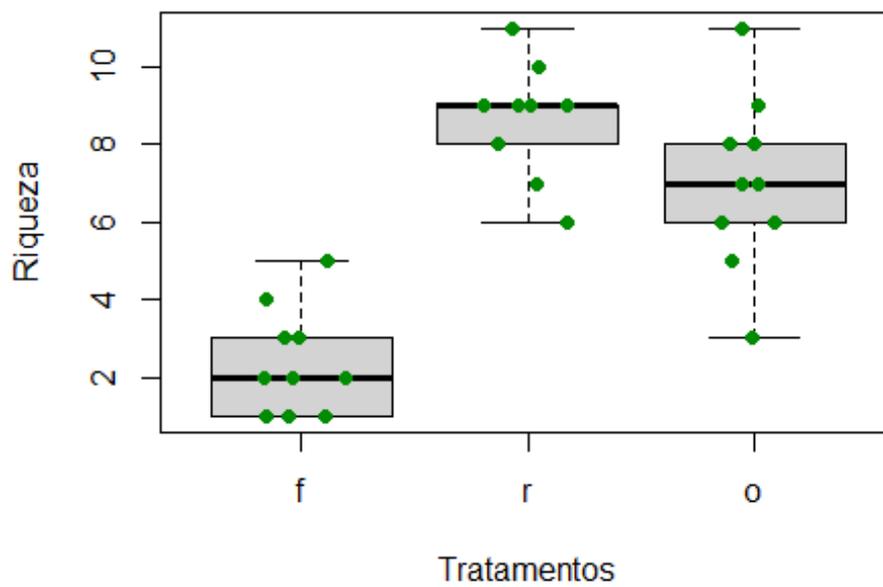
## Single term deletions
##
## Model:
## AraizesPrimarias ~ parcela
##           Df Deviance   AIC scaled dev. Pr(>Chi)
## <none>      9.7902 418.19
## parcela  2  12.9980 424.23    10.043 0.006596 **
## ---
## Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

diam.raiz.prim<- glht(glm.AraizesPrimarias, mcp (parcela= "Tukey"))
par(mar=c(1,1,1,1), oma=c(4,4,4,3))
Letra<-cld (diam.raiz.prim)
plot(Letra)
```



10. Avaliando a relação entre riqueza de espécies com tratamento:

Riqueza por tratamento

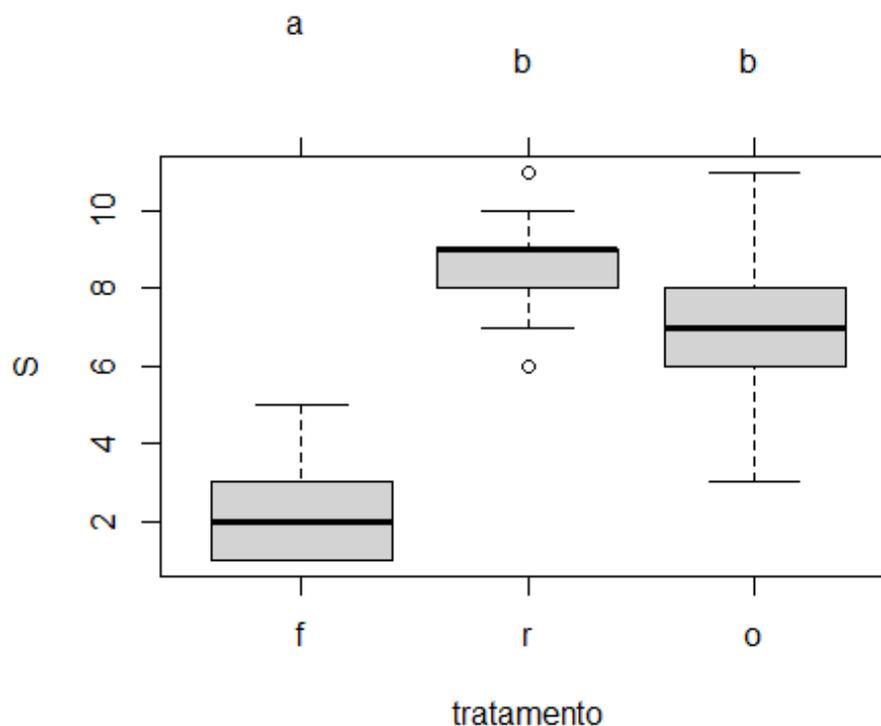


10.1 GLM com distribuição Poisson:

```
glm.sp <- glm(S ~ tratamento, data=dados.parc, family = poisson)
drop1(glm.sp, test="Chisq")

## Single term deletions
##
## Model:
## S ~ tratamento
##           Df Deviance   AIC   LRT Pr(>Chi)
## <none>          15.397 121.58
## tratamento  2    54.338 156.52 38.941 3.5e-09 ***
## ---
## Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

riqueza<- glht(glm.sp, mcp (tratamento= "Tukey"))
m<-cld (riqueza)
par(oma=c(1,2,2,1))
plot(m)
```



11.1 Jaccard:

```
jaccard<-betadiver(especies, "j")
mean(jaccard)

## [1] 0.07072977
```

11.2 Bray Curtis

```
Bray<- vegdist(especies[, 1:71], "bray")
mean(Bray)

## [1] 0.9147511
```

12 NMDS:

```

dados <- read.table("especies.txt", sep="\t", header=T)
library(vegan)
## Separar em dois objetos

Locais <- dados[,1:2]
especies <- dados[,-c(1,2)]

## remover total geral

especies <- especies[,-ncol(especies)] # removendo última coluna

## Substituir NA por 0

especies <- as.matrix(especies)
especies[is.na(especies)] <- 0

parcela <- Locais[,1]

dist.jac <- vegdist(especies, method = "jaccard", binary = F)
resultado <- metaMDS(dist.jac, trymax = 100)

## Run 0 stress 0.1279608
## Run 1 stress 0.1220795
## ... New best solution
## ... Procrustes: rmse 0.09298531 max resid 0.2243348
## Run 2 stress 0.1151865
## ... New best solution
## ... Procrustes: rmse 0.1442969 max resid 0.2572902
## Run 3 stress 0.122764
## Run 4 stress 0.1223126
## Run 5 stress 0.1279908
## Run 6 stress 0.1158608
## Run 7 stress 0.1320601
## Run 8 stress 0.1321696
## Run 9 stress 0.1170952
## Run 10 stress 0.115399
## ... Procrustes: rmse 0.0129581 max resid 0.05392995
## Run 34 stress 0.1151884
## ... Procrustes: rmse 0.0008374008 max resid 0.003134588
## ... Similar to previous best
## *** Solution reached

### Extrair coordenadas do resultado
coords <- resultado$points

### Definir as cores

cores <-
ifelse(parcela=="f", "red", ifelse(parcela=="o", "green4", "blue"))

```

```

plot(resultado, type = "points")

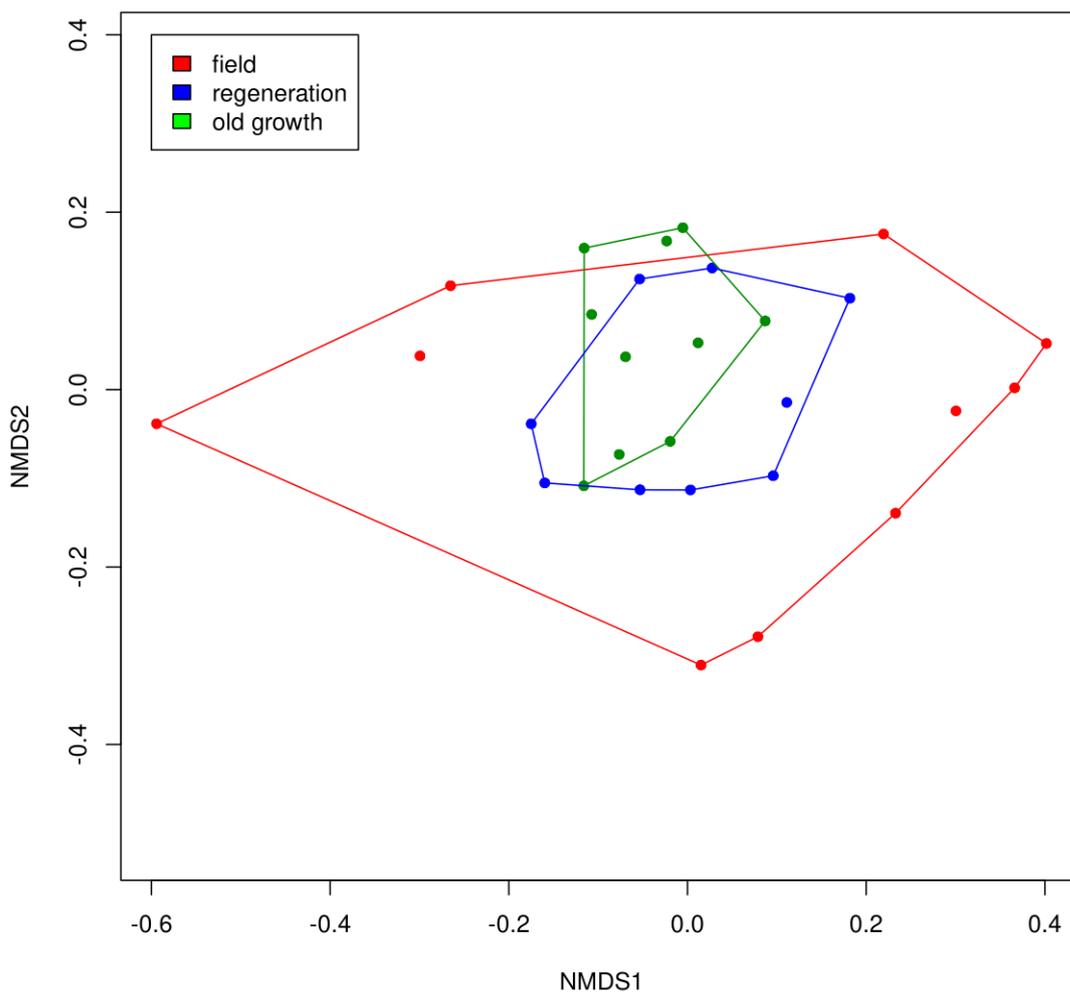
## species scores not available

points(coords[,2] ~ coords[,1], col=cores, pch=16)

ordihull(resultado, groups = parcela, show = "f", col="red")
ordihull(resultado, groups = parcela, show = "o", col="green4")
ordihull(resultado, groups = parcela, show = "r", col="blue")

Legend(x=-0.6, y=0.4, Legend=c("field", "regeneration", "old growth"),
fill=c("red", "blue", "green"))

```



```

permut<- adonis(dist.jac~parcela, permutations = 10000)
permut

##
## Call:
## adonis(formula = dist.jac ~ parcela, permutations = 10000)
##

```

```
## Permutation: free
## Number of permutations: 10000
##
## Terms added sequentially (first to last)
##
##           Df SumsOfSqs MeanSqs F.Model      R2    Pr(>F)
## parcela    2    1.4936 0.74678  1.7289 0.11738 0.0006999 ***
## Residuals 26   11.2306 0.43194           0.88262
## Total      28   12.7241           1.00000
## ---
## Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
```

13. PERMANOVA

13.1 Comparação par-a-par entre regeneração e floresta:

```
permut_dados_semf<-adonis(S~tratamento, data = dados_semf)
permut_dados_semf

##
## Call:
## adonis(formula = S ~ tratamento, data = dados_semf)
##
## Permutation: free
## Number of permutations: 999
##
## Terms added sequentially (first to last)
##
##           Df SumsOfSqs MeanSqs F.Model      R2 Pr(>F)
## tratamento  1    1.2482 1.24817  75.037 0.16748 0.001 ***
## Residuals 373    6.2045 0.01663           0.83252
## Total      374    7.4527           1.00000
## ---
## Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
```

13.2 Comparação par-a-par entre roça e floresta:

```
permut_dados_semr<-adonis(S~tratamento, data = dados_semr)
permut_dados_semr

##
## Call:
## adonis(formula = S ~ tratamento, data = dados_semr)
##
## Permutation: free
## Number of permutations: 999
##
## Terms added sequentially (first to last)
##
##           Df SumsOfSqs MeanSqs F.Model      R2 Pr(>F)
## tratamento  1    6.0528 6.0528  203.84 0.44915 0.001 ***
## Residuals 250    7.4233 0.0297           0.55085
## Total      251   13.4761           1.00000
## ---
## Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
```

13.2 Comparação par-a-par entre roça e regeneração:

```

permut_dados_semo<-adonis(S~tratamento, data = dados_semo)
permut_dados_semo

##
## Call:
## adonis(formula = S ~ tratamento, data = dados_semo)
##
## Permutation: free
## Number of permutations: 999
##
## Terms added sequentially (first to last)
##
##              Df SumsOfSqs MeanSqs F.Model      R2 Pr(>F)
## tratamento   1    9.6268  9.6268  593.39 0.71805  0.001 ***
## Residuals  233    3.7801  0.0162          0.28195
## Total      234   13.4069                1.00000
## ---
## Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

```

14. Testando turnover e aninhamento das espécies:

```

#transformando em matriz binária
dados.bin <- apply(especies, c(1,2), function(x) return(ifelse(x>0, 1,
0) ) )
library(betapart)

## Warning: package 'betapart' was built under R version 4.0.3

comm.beta<-betapart.core(dados.bin) #particionar a div. betta da
planilha chamada

beta_comm.nort<- beta.multi(dados.bin,index.family="jaccard")
#calcular valores do turnover(JTU) e aninhamento (JNE)
beta_comm.nort #mostrando os valores do turnover(JTU) e aninhamento
(JNE)

## $beta.JTU
## [1] 0.9643757
##
## $beta.JNE
## [1] 0.01211447

```