



**UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ**  
**CENTRO DE CIÊNCIAS**  
**DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS**

**MARIA SORAYA MACÊDO**

**COBERTURA VEGETAL, DIVERSIDADE DE PLANTAS LENHOSAS E SERVIÇOS  
ECOSSISTÊMICOS DE PROVISÃO EM TRÊS NÚCLEOS SUSCEPTÍVEIS À  
DESERTIFICAÇÃO**

**FORTALEZA**

**2022**

MARIA SORAYA MACÊDO

COBERTURA VEGETAL, DIVERSIDADE DE PLANTAS LENHOSAS E SERVIÇOS  
ECOSSISTÊMICOS DE PROVISÃO EM TRÊS NÚCLEOS SUSCEPTÍVEIS À  
DESERTIFICAÇÃO

Tese submetida ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial à obtenção do título de Doutora em Ecologia e Recursos Naturais. Área de concentração: Ecologia e Recursos Naturais.

Orientadora: Profa. Dra. Francisca Soares de Araújo.

Coorientador: Prof. Dr. Bruno Sousa de Menezes.

FORTALEZA

2022

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação  
Universidade Federal do Ceará  
Biblioteca Universitária  
Gerada automaticamente pelo módulo Catalog, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

---

- M122c Macêdo, Maria Soraya.  
Cobertura vegetal, diversidade de plantas lenhosas e serviços ecossistêmicos de provisão em três núcleos susceptíveis à desertificação / Maria Soraya Macêdo. – 2022.  
93 f. : il. color.
- Tese (doutorado) – Universidade Federal do Ceará, Centro de Ciências, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Fortaleza, 2022.  
Orientação: Profa. Dra. Francisca Soares de Araújo.  
Coorientação: Prof. Dr. Bruno Sousa de Menezes.
1. Diversidade funcional. 2. Terras secas. 3. Caatinga. 4. Desertificação. 5. Diversidade filogenética. I.  
Título.

CDD 577

---

MARIA SORAYA MACÊDO

COBERTURA VEGETAL, DIVERSIDADE DE PLANTAS LENHOSAS E SERVIÇOS  
ECOSSISTÊMICOS DE PROVISÃO EM TRÊS NÚCLEOS SUSCEPTÍVEIS À  
DESERTIFICAÇÃO

Tese submetida ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial à obtenção do título de Doutora em Ecologia e Recursos Naturais. Área de concentração: Ecologia e Recursos Naturais.

Avaliada em: 22/11/2019.

BANCA EXAMINADORA

---

Profa. Dra. Francisca Soares de Araújo (Presidente)  
Universidade Federal do Ceará (UFC)

---

Prof. Dr. Everardo Valadares de Sá Barretto Sampaio  
Universidade Federal Rural do Pernambuco (UFRPE)

---

Profa. Dra. Eunice Maia de Andrade  
Universidade Federal do Ceará (UFC)

---

Prof. Dr. Waldir Mantovani  
Universidade de São Paulo (USP)

---

Prof. Dr. Jean Francois Mas  
Universidad Nacional Autónoma de México

## AGRADECIMENTOS

A elaboração e conclusão dessa tese são reflexos da colaboração direta e indireta de muitas pessoas. Eu agradeço:

A Deus, pelo dom da vida.

À Universidade Federal do Ceará (UFC) e ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais (PPGERN), por terem me recebido de portas abertas.

Aos professores do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da UFC, pelos conhecimentos compartilhados.

Às secretárias do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da UFC, Ednete Jucá, Jéssica Oliveira e Elaine pela recepção e apoio.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão da bolsa de doutorado. O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

À minha orientadora, Dra. Francisca Soares de Araújo, por ter me recebido em seu grupo de pesquisa e por todo o apoio durante o desenvolvimento da tese. Agradeço por me fazer perceber a pós-graduação e a pesquisa com outros olhos e fazer parte da minha formação profissional. Agradeço por não ter desistido de mim e por tornar esse momento possível. Muito Obrigada!!!

Ao meu coorientador, Bruno Sousa de Menezes por fazer parte de todo o desenvolvimento da tese, desde idas ao campo, análises e discussões de ideias, como também apoio e conselhos nos momentos difíceis.

À professora Julia Caram Sfair por acreditar em mim e me ajudar no momento mais difícil da minha pós-graduação. Quero ser tão atenciosa e gentil quanto você!

Aos membros da banca, Prof. Dr. Everardo Valadares de Sá Barretto Sampaio, Prof. Dr. Jean Francois Mas, Profa. Dra. Eunice Maia de Andrade, Prof. Dr. Waldir Mantovani pela disponibilidade, pelas sugestões e críticas.

Aos amigos do Laboratório de Fitogeografia, Camila Domingues, Fernanda Kelly, Bruno Cruz, Lílian Flores, Ellen Carvalho, Andréa Silveira, Marcelo Leite, Taysla Almeida (meu presente do PPGERN), Fermín Chamorro, Vaneicia Gomes, Rony Barroso, Sérgio Xavier, Dalva Neta e Zanina. Em especial a minha grande amiga Sandara Brasil, que me deu o maior apoio possível na reta final... Você mora em meu coração!

Aos amigos que estiveram ao meu lado durante os períodos de coleta de dados, Edson Amaro, Taysla Almeida, Bruno Menezes e Ellen Carvalho. Tornaram esse momento difícil em prazeroso.

Aos amigos do PPGERN que sempre estiveram ao meu lado me motivando e por muitas vezes não me deixando desistir.

Às minhas amigas/irmãs/mães de apartamento. Tive a sorte de conhecer e reencontrar pessoas maravilhosas que me fizeram crescer quanto ser humano e profissional. Agradeço... Simoni, Karla, Ana Paula, Ivanice, Edenilce, Francimeire, Tatiana, Silvilene e Izaíra.

Às minhas amigas, Rosa Hermina e Fernanda Cavalcante por fazerem parte da minha família e estarem sempre presentes em minha vida. Assim como Rivaildo Pequeno, meu amigo e companheiro de todas as horas.

Agradeço a minha família que sempre acreditou em mim e me apoiou durante toda a minha vida. Agradeço aos meus pais, Tereza e Gilberto e aos meus irmãos, Edigley e Hortêncya por todo o amor, carinho e confiança em mim depositados.

**Muito obrigada!**

## RESUMO

A desertificação é uma potencial ameaça à persistência das espécies nativas nas áreas secas do mundo, reduzindo suas biodiversidades e a produtividades biológica e econômica. Entre as principais causas do processo de desertificação estão a expansão agrícola desordenada, o sobrepastoreio e a retirada de espécies vegetais lenhosas nativas de forma crônica e contínua, que estabelece uma taxa de degradação maior que 30% do total dessas áreas. Apesar desse alarmante cenário, ainda são incipientes estudos que demonstrem as consequências desse distúrbio na região semiárida brasileira. Esse trabalho teve como objetivo avaliar o estado atual da cobertura vegetal de três áreas susceptíveis a desertificação no estado do Ceará, pertencente ao semiárido brasileiro, e avaliar o seu potencial de regeneração, o quanto ainda se preserva de serviços ecossistêmicos e de diversidade de plantas locais. Para tanto, três polígonos em áreas susceptíveis à desertificação foram mapeados segundo o estado atual de cobertura da vegetação lenhosa e sua estrutura e configuração em nível de paisagem foram analisados, sendo realizado o levantamento fitossociológico a nível de solo ( $DNS \geq 3$  cm e altura  $\geq 1$  m) e a coleta de amostras de solo para verificar o potencial efeito da composição química do solo nas diferenças estruturais da vegetação. Ademais, relacionamos os efeitos da estrutura da paisagem sobre as diversidades taxonômica, filogenética e funcional, e a média ponderada da comunidade para traços funcionais relacionados à provisão de serviços ecossistêmicos. As áreas classificadas como vegetação fechada e intermediária não diferiram significativamente com relação à riqueza de espécies e à diversidade filogenética e funcional, que foram maiores do que nas áreas abertas. As comunidades com vegetação em estado mais avançado de regeneração (fechada e intermediária) ocorreram em solos quimicamente mais ricos (maiores valores de COT = carbono orgânico total e N = nitrogênio total no solo). Com relação aos serviços ecossistêmicos, não houve diferença significativa entre os três níveis de cobertura, indicando que nos diferentes fragmentos analisados não houve perda de serviços ecossistêmicos. Sugerimos aqui que paisagens susceptíveis à desertificação, que ainda apresentem fragmentos remanescentes de vegetação nativa, tem alto potencial de regeneração e de manutenção da provisão dos serviços ecossistêmicos.

**Palavras-chave:** diversidade funcional; terras secas; caatinga; desertificação; diversidade filogenética.

## ABSTRACT

Desertification poses many potential threats to native species persistence on drylands globally, possibly reducing biodiversity, biological and economic productivity of these areas. Among the main causes of desertification are the unsustainable crop expansion, overgrazing and the chronic and continuous use of native vegetation which has established a degradation rate greater than 30% of the total of these areas. Although its alarming scenario in which drylands are worldwide, there are only few studies highlighting the consequences of this disturbance to the Brazilian semi-arid region. This study aimed to evaluate the current state of vegetation cover of three areas susceptible to desertification in the state of Ceará, in the Brazilian semiarid, and to assess the regeneration potential of the native vegetation, how preserved are the ecosystem services and the diversity of local plants. In order to answer these questions, we mapped and classified three polygons in areas susceptible to desertification according to the current state of woody vegetation cover, structure and configuration of landscape. We performed a phytosociological inventory of each woody species individual within these polygons (DNS  $\geq 3$  cm and height  $\geq 1$  m) and collected soil sampling to evaluate the potential effect of soil chemical composition. In addition, we correlate the effects of landscape structure on taxonomic, phylogenetic, and functional diversity, and the community weighted average for functional traits related to the provision of ecosystem services. Areas classified as closed vegetation and intermediate vegetation did not differ significantly regard species richness, phylogenetic and functional diversity, unlike open areas. Communities with vegetation in a more advanced state of regeneration (closed and intermediate) occurred in chemically richer soils (higher values of TOC = total organic carbon and N = total soil nitrogen). Regarding ecosystem services, there was no significant difference between the three levels of coverage, indicating that regard the analyzed fragments there was no loss of ecosystem services. We suggest here that landscapes susceptible to desertification, that still have remnants of native vegetation, have a high potential for regeneration and maintenance of ecosystem service provision.

**Keywords:** functional diversity; drylands; caatinga; desertification; phylogenetic diversity.

## SUMÁRIO

<b>1</b>	<b>INTRODUÇÃO GERAL .....</b>	<b>10</b>
<b>2</b>	<b>CAPÍTULO 1 - POTENCIAL DE REGENERAÇÃO NATURAL DA VEGETAÇÃO EM ÁREAS SUSCEPTÍVEIS À DESERTIFICAÇÃO E SOB MOSAICOS DE DISTÚRBIOS CRÔNICOS .....</b>	<b>14</b>
<b>2.1</b>	<b>Introdução .....</b>	<b>16</b>
<b>2.2</b>	<b>Material e Métodos .....</b>	<b>18</b>
<b>2.2.1</b>	<i>Área de estudo .....</i>	<i>18</i>
<b>2.2.2</b>	<i>Estado atual de conservação da cobertura vegetal .....</i>	<i>19</i>
<b>2.2.3</b>	<i>Análise da estrutura e configuração da paisagem e idades das áreas amostradas .....</i>	<i>20</i>
<b>2.2.4</b>	<i>Análises estatísticas .....</i>	<i>21</i>
<b>2.3</b>	<b>Resultados .....</b>	<b>23</b>
<b>2.3.1</b>	<i>Estado atual de conservação da cobertura vegetal .....</i>	<i>23</i>
<b>2.3.2</b>	<i>Análise da estrutura e configuração da paisagem e idades das áreas amostradas .....</i>	<i>24</i>
<b>2.4</b>	<b>Discussão .....</b>	<b>28</b>
<b>2.5</b>	<b>Conclusão .....</b>	<b>36</b>
<b>3</b>	<b>CAPÍTULO 2 - DIVERSIDADE DE PLANTAS E SERVIÇOS ECOSISTÊMICOS EM ÁREAS SUSCEPTÍVEIS À DESERTIFICAÇÃO NO SEMIÁRIDO BRASILEIRO .....</b>	<b>45</b>
<b>3.1</b>	<b>Introdução .....</b>	<b>49</b>
<b>3.2</b>	<b>Material e Métodos .....</b>	<b>51</b>
<b>3.2.1</b>	<i>Área de estudo .....</i>	<i>51</i>
<b>3.2.2</b>	<i>Dados abióticos dos sítios amostrados .....</i>	<i>51</i>
<b>3.2.3</b>	<i>Dados da vegetação .....</i>	<i>52</i>
<b>3.2.4</b>	<i>Análise dos dados .....</i>	<i>55</i>
<b>3.3</b>	<b>Resultados .....</b>	<b>56</b>
<b>3.4</b>	<b>Discussão .....</b>	<b>57</b>
<b>3.5</b>	<b>Conclusão .....</b>	<b>60</b>
<b>3.6</b>	<b>Figuras .....</b>	<b>61</b>
<b>3.7</b>	<b>Material suplementar .....</b>	<b>64</b>

<b>4</b>	<b>CONSIDERAÇÕES FINAIS .....</b>	<b>86</b>
	<b>REFERÊNCIAS .....</b>	<b>87</b>
	<b>APÊNDICE A – LISTA DE TABELAS .....</b>	<b>91</b>
	<b>APÊNDICE B – LISTA DE FIGURAS .....</b>	<b>93</b>

## 1 INTRODUÇÃO GERAL

A Convenção das Nações Unidas de Combate à Desertificação (UNCCD sigla em inglês) considera o Índice de Aridez (IA) como critério climático para delimitar Áreas Susceptíveis à Desertificação (ASD). O grau de aridez de uma localidade é dado pela razão entre precipitação pluviométrica média anual (P) e a perda máxima possível de água pela evapotranspiração potencial (ETP). As classes do índice variam de 0 a 1 ( $< 0,05$ , hiperárido;  $0,05$  a  $0,20$ , árido;  $0,21$  a  $0,50$ , semiárido;  $0,51$  a  $0,65$ , subúmido seco e  $> 0,65$ , subúmido úmido) (ver CGEE, 2016a).

São áreas vulneráveis à desertificação todas as terras secas cujo índice de aridez é menor que  $0,65$  e maior que  $0,05$  sob o qual estão incluídas as áreas áridas, semiáridas e subúmidas secas no mundo, exceto as áreas hiperáridas - desertos (UNCCD, 2012). As terras secas abrangem cerca de 40% da área total terrestre, as quais 44% são cultivadas e abrigam 50% da pecuária mundial e cerca de 1/3 da população humana (FAO, 2016; IUCN, 2019). Apesar da sua aridez, as terras secas contêm cerca de 10.000 espécies de mamíferos, aves e anfíbios que correspondem a 64% de todas as aves, 55% dos mamíferos e 25% dos anfíbios e 30% dos hotspots da terra (DAVIES et al., 2012).

As principais ameaças à biodiversidade dessas áreas secas são: i - a expansão e a intensificação da agricultura e pastagens (DAVIES et al., 2012; IUCN, 2019); ii – a irrigação e a consequente salinização do solo e alteração nos regimes naturais de inundação que resultam na diminuição do período de reprodução e dispersão da flora e da fauna anfíbia; iii – a expansão das áreas ocupadas por plantas invasoras com a intensificação agrícola e iv – o empobrecimento de pastagens nativas devido ao sobrepastoreio por bovinos, ovinos e caprinos através do consumo seletivo de plântulas e plantas adultas nativas palatáveis, dificultando a regeneração natural (DAVIES et al., 2012). As principais consequências da superexploração agropecuária incluem erosão, perda de nutrientes e salinização do solo e alterações no ciclo do carbono, do nitrogênio e da água. Tais alterações levam à redução ou perda da produtividade biológica e/ou econômica (IUCN, 2019).

O aumento da densidade populacional nas regiões secas têm contribuído para a intensificação das atividades antrópicas e levado a um menor período de pousio, reduzido a resiliência desses ecossistemas e acelerado o processo de desertificação (UNCCD, 1994). “A degradação da terra nas zonas áridas, semiáridas e subúmidas secas, resultantes de vários fatores, incluindo as variações climáticas e as atividades humanas.” foi definida como Desertificação pela

UNCCD (1994). A desertificação influencia negativamente os serviços ecossistêmicos necessários ao suporte de atividades econômicas e de subsistência (UNCCD, 2012). Os serviços ecossistêmicos são os benefícios obtidos a partir da natureza, e.g., lenha, purificação da água, recreação e alimentos e que sustentam o bem-estar humano (COSTANZA et al., 1997; MEA, 2003). Estima-se que 25-35% das terras secas já estejam degradadas, afetando diretamente mais de 250 milhões de pessoas (IUCN, 2019).

No Brasil, cerca de 1.340.000 km<sup>2</sup> com IA de 0,21 a 0,65 são considerados susceptíveis à desertificação (MMA, 2005, 2007; SUDENE, 2017) e encontra-se em diferentes estágios de perturbação e distúrbios crônicos, sendo que pelo menos 70.522 km<sup>2</sup> (5%) dessa área encontra-se em estágio avançado de degradação (CGEE, 2016b). O domínio semiárido brasileiro abrange uma área de 1.128.697 Km<sup>2</sup> - 1.262 municípios ocupados por 27.870.241 habitantes, sob uma precipitação média anual inferior a 800 mm e índice de aridez de 0,21 a 0,50 (SUDENE, 2017) correspondente a cerca de 84% das áreas do Brasil susceptíveis à desertificação. Adicionalmente, é considerada a região semiárida mais populosa do mundo (INSA, 2012).

O distúrbio antropogênico crônico é frequente, de segunda ordem e ocorre de forma contínua ao longo tempo (SINGH, 1998; RIBEIRO et al., 2015, 2016). Esse tipo de perturbação é difundido nos países em desenvolvimento, onde as atividades de extração de lenha e a pecuária extensiva são atividades comuns (SINGH, 1998; MARTORELL; PETERS, 2005). A exploração crônica dos recursos naturais (madeira, lenha, plantas medicinais, minérios e caça) está entre os principais impactos no semiárido brasileiro (ver LEAL et al., 2003; SAMPAIO, 2010) desde os primórdios da colonização europeia. No sertão cearense essa exploração precede a chegada dos europeus no século XVI, época em que a densidade populacional nativa era baixa e concentrada em regiões com maior disponibilidade de água (e.g. próxima aos rios e nas encostas das serras; JUCA-NETO, 2009). A ocupação da maior parte dessa região foi consolidada no século XVIII (JUCA-NETO, 2009) e a pecuária foi a base econômica que deu sentido à ocupação do sertão e ainda é a forma de uso mais importante (SAMPAIO et al., 2009; JUCÁ-NETO, 2009). Os pontos estratégicos de apoio à comercialização e ao transporte do gado do interior para as oficinas de charqueadas no litoral deram origem às primeiras vilas (JUCÁ-NETO, 2009), que correspondem atualmente, às principais Áreas Susceptíveis à Desertificação (ASDs) do estado do Ceará: Médio Jaguaribe, Região de Irauçuba e Inhamuns (FUNCEME, 1993).

Os efeitos dos distúrbios antropogênicos nas biotas tropicais ainda são pouco conhecidos, limitando o conhecimento para propor estratégias sustentáveis para o uso e a conservação da

biodiversidade (SCHMIDT; TICKTIN, 2012), No semiárido brasileiro, a vegetação dominante é conhecida regionalmente por “Caatinga” classificada como savana-estépica sensu IBGE (2012) e Very Dry Forest sensu Holdridge (1966). A ocupação humana e as formas de uso da caatinga baseadas na agricultura de corte e queima, pecuária extensiva e extração madeireira levaram à formação de mosaicos de fragmentos de diferentes idades de regeneração continuamente submetidas a ciclos de cultivo-pousio, geralmente de 3-5 anos (SAMPAIO et al., 1993).

No distúrbio antropogênico crônico a remoção contínua e gradual de pequenas quantidades de biomassa leva ao empobrecimento e simplificação do meio (SINGH, 1998) e para entender como esse empobrecimento afeta a comunidade, outras facetas da diversidade precisam ser analisadas, como a diversidade funcional e filogenética e a configuração espacial da paisagem, especialmente a extensão e a condição da vegetação circundante, que pode impactar fortemente a recuperação da biomassa, riqueza e composição (ver GUARIGUATA; OSTERTAG, 2001; CHAZDON, 2003; COOK et al., 2005). A proximidade de fragmentos mais degradados com outros em melhor estado de conservação favorece a chegada de diásporos e/ou propágulos e potencialmente acelera a regeneração natural (ver COOK et al., 2005; LOPES et al., 2012; SOUZA et al., 2014).

Nas terras secas onde o uso levou à degradação dos solos, ou seja, à desertificação, estratégias têm sido tomadas para frear o processo e recuperar essas áreas (ver HAN et al., 2010; AMIRASLANI; DRAGOVICH, 2011; STOKES et al., 2010; YAN et al., 2015). As atividades de restauração são concentradas principalmente nos componentes biofísicos do ecossistema, e consistem essencialmente em aumentar a cobertura vegetal e em reduzir a erosão (REYNOLDS et al., 2005). Tais formas de restauração têm sido aplicadas em áreas onde não há mais cobertura vegetal com potencial para a regeneração natural.

A proteção de áreas é reconhecida como uma efetiva ferramenta usada para a conservação da biodiversidade e manutenção do habitat natural (NAUGHTON-TREVES; HOLLAND; BRANDON, 2005; SCHMITT et al., 2009). No entanto, no semiárido brasileiro, conhecer o potencial de cobertura vegetal nativa remanescente para a regeneração natural é imprescindível para subsidiar argumentos de seleção de áreas prioritárias para a conservação, na tentativa de minimizar o avanço do processo de desertificação.

Diante do exposto temos como objetivo principal saber qual o estado atual da cobertura vegetal nas três ASDs do estado do Ceará e o quanto ainda preservam de serviços ecossistêmicos. Para responder a esse pergunta principal, esta tese foi dividida em dois capítulos:

Capítulo 1: Potencial de regeneração natural da vegetação em áreas susceptíveis à desertificação e sob mosaicos de distúrbios crônicos.

Capítulo 2: Diversidade de plantas e serviços ecossistêmicos em áreas susceptíveis à desertificação no semiárido brasileiro.

2

– CAPÍTULO 1 –

POTENCIAL DE REGENERAÇÃO NATURAL DA VEGETAÇÃO EM ÁREAS  
SUSCEPTÍVEIS À DESERTIFICAÇÃO E SOB MOSAICOS DE DISTÚRBIOS CRÔNICOS

Capítulo apresentado na forma de artigo segundo as normas da revista *Biodiversity and Conservation* (ISSN: 1572-9710; Impact Factor: 3.142).

## RESUMO

Historicamente, a vegetação do semiárido do Nordeste do Brasil tem passado por longos períodos de distúrbios crônicos desde a colonização até os dias atuais. Durante esse período a principal forma de manejo agrícola tem sido o sistema de pousio. Uma das consequências desse sistema é a formação de um mosaico de vegetação com fragmentos em diferentes estádios de regeneração. Esse mosaico possibilita com que áreas com vegetação madura estejam sempre próximas a áreas em estado inicial de regeneração, podendo atuar como fonte de propágulo para a recuperação das áreas mais degradadas. Nesse estudo, avaliamos a influência do mosaico espacial da vegetação sobre o potencial de regeneração natural de áreas susceptíveis à desertificação. Para tanto, realizamos o mapeamento atual da cobertura do solo de três polígonos classificados como susceptíveis à desertificação no estado do Ceará, comparamos a riqueza e a estrutura da vegetação dos diferentes níveis de cobertura e quantificamos o efeito da paisagem e da idade dos fragmentos sobre os parâmetros da vegetação (riqueza, densidade, área basal e altura média). Encontramos nos polígonos o predomínio (49,8 a 56,8%) de fragmentos em nível intermediário de cobertura lenhosa (densidade =  $1.457 \text{ ind. ha}^{-1}$ , área basal =  $13,49 \text{ m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$  e altura média = 3,98 m) que não diferem florística e estruturalmente do nível de cobertura mais conservado. As variáveis das paisagens foram as que mais influenciaram a riqueza e a estrutura da vegetação dos sítios amostrados, dentre as quais se destacaram a área total de vegetação de nível intermediário e fechado (mais conservado). A idade dos fragmentos teve influência apenas na riqueza de espécies. Concluimos que o mosaico espacial oriundo da forma de uso antrópico da vegetação do semiárido do Nordeste do Brasil potencializa a regeneração natural em áreas susceptíveis à desertificação. Dessa forma, a conservação de áreas com diferentes níveis de cobertura pode tornar-se uma ferramenta importante para a manutenção da biodiversidade.

**Palavras-chave:** agricultura de pousio; degradação antrópica; estrutura da vegetação; modelos lineares mistos; riqueza de espécies.

## 2.1 Introdução

Ecosistemas naturais estão sujeitos a múltiplos distúrbios (agudos ou crônicos) cujos impactos na estrutura da vegetação variam em duração, intensidade e frequência (Singh 1998). Distúrbios agudos são intensos, de baixa frequência e caracterizam-se pela supressão de grande parte da vegetação. Em contraste, distúrbios crônicos são de menor intensidade, porém frequentes ou contínuos e têm sido apontados como a principal causa de degradação ambiental nos países em desenvolvimento (Singh 1998). Embora os distúrbios crônicos sejam caracterizados pela remoção de pequenas frações da biomassa vegetal, são tão destrutivos quanto os distúrbios agudos devido ao efeito cumulativo de sua ocorrência (Singh 1998).

Historicamente, a vegetação do semiárido do Nordeste do Brasil tem passado por longos períodos de distúrbios crônicos desde a colonização pelos europeus até os dias atuais (Abreu 1998; Andrade et al. 2005; Jucá-Neto 2009). A agricultura tem sido praticada de forma itinerante ou migratória: o agricultor desmata, queima, utiliza a área por alguns anos e depois deixa em pousio para a recuperação da capacidade produtiva enquanto inicia novo ciclo em outro local (Nunes et al. 2009). No início da colonização, o pousio era extenso, pois a densidade da população humana era baixa. Entretanto, com o crescimento demográfico a partir do século XX e o consequente aumento na demanda de alimentos houve intensificação no uso da terra e encurtamento no tempo de repouso, tornando-o insuficiente para que os processos de sucessão recomponham a vegetação e a fertilidade do solo (Araújo-Filho and Barbosa 2000). Atualmente, a agricultura itinerante de subsistência é praticada em áreas com solo de baixo potencial produtivo (Silva 2000; Nunes 2009) e inadequadas para a agricultura mecanizada (Sampaio et al. 2017).

A consequência desse histórico de uso do semiárido do Nordeste do Brasil é um mosaico de vegetação com fragmentos em diferentes estádios de regeneração intercalados por atividades agrícolas. Esse mosaico possibilita que áreas com vegetação nativa madura (*old-growth vegetation*) estejam sempre próximas às áreas em estágio inicial de regeneração (*initial regenerating*). De acordo com Chadzon (2003), a proximidade com áreas remanescentes é um dos principais fatores que aceleram o processo de regeneração natural em áreas degradadas. Essa relação entre a recuperação natural de áreas degradadas e a proximidade com fragmentos conservados já tem sido documentada na literatura (Mesquita et al. 2001; Rodrigues et al. 2004; Muñoz-Castro et al. 2006), inclusive em regiões semiáridas (Lopes et al. 2012; Souza et al. 2014). Contudo, a maioria dos trabalhos que analisou esta relação está focada apenas no efeito de um

grande fragmento conservado sobre a regeneração de outros fragmentos menores que estão em classes de distâncias distintas. Sabe-se que a configuração espacial da paisagem, especialmente o tamanho e o estágio sucessional da vegetação circundante, tem reflexo sobre a capacidade de recuperação da biomassa, da riqueza e da composição florística de áreas degradadas (Cook et al. 2005). Assim, análises em nível de paisagem podem ser promissoras para entender o real efeito das áreas vizinhas sobre a regeneração de áreas sob distúrbios, principalmente em ambientes como o semiárido do Nordeste do Brasil, onde a heterogeneidade espacial é resultante de fragmentos em diferentes estádios sucessionais.

Além da proximidade de fragmentos remanescentes, a capacidade de rebrota das espécies nativas em áreas pós-distúrbios também pode ter grande influência no processo de regeneração. Dependendo da capacidade de rebrota, a regeneração de áreas degradadas pode estar mais relacionada aos processos locais do que a influência de propágulos externos. Figueirôa et al. (2006) e Lévesque et al. (2011) demonstraram que a regeneração da vegetação a partir do rebrotamento é mais rápida do que através de recrutamento de novas plantas a partir de germinação de sementes. O tempo de desenvolvimento ontogenético a partir de rebrotas até adultos reprodutivos (potenciais dispersores de sementes) é potencialmente menor do que o tempo de desenvolvimento a partir de plântulas. Nesse sentido, as características abióticas, em especial as características edáficas, podem ser fundamentais no processo de regeneração. Segundo Chadzon (2003), a regeneração natural depende da manutenção das propriedades edáficas.

O histórico de exploração antrópica contínua aliados a altos índices de aridez tem levado muitas regiões semiáridas a perderem sua capacidade produtiva e serem classificadas como susceptíveis à desertificação. Desertificação é definida como um processo de perdas ou reduções da qualidade biológica e da produtividade econômica em áreas áridas, semiáridas e subúmidas como consequência de agravantes climáticos e atividades antrópicas (Millennium Ecosystem Assessment 2005). No Brasil, as áreas susceptíveis a esse processo estão concentradas no Domínio Climático do Semiárido e abrange área de 1.340.000 km<sup>2</sup> (MMA 2005; MMA 2007a). Grande parte dessas áreas (70.522,75 km<sup>2</sup>) encontram-se em estágios avançados de degradação (CGEE 2016). A FUNCEME (1993) mapeou as áreas susceptíveis à desertificação (ASD's) no Estado do Ceará. Os núcleos dessas áreas correspondem às primeiras vilas urbanas fundadas pelos europeus no Estado (ver Jucá-Neto 2009).

Assim, visando saber se ainda há potencial de regeneração natural em áreas sob distúrbios antrópicos crônicos e susceptíveis à desertificação no semiárido brasileiro, avaliamos a estrutura da vegetação em três polígonos classificados pela FUNCEME (1993) como ASD's no Estado do Ceará. Além disso, analisamos a estrutura e configuração da paisagem ao redor das unidades amostrais a fim de entender quais os efeitos dos remanescentes de vegetação no estado atual de conservação das áreas. Com isso, propomos responder às seguintes questões: 1. Qual o estado atual de conservação da cobertura vegetal remanescentes de três ASD's no Estado do Ceará? 2. Diferenças florístico-estruturais entre áreas com diferentes níveis de cobertura lenhosa são melhores explicadas pela configuração e a estrutura da paisagem ou idade dos fragmentos? 3. Qual a estrutura e configuração de paisagem são potencialmente mais adequadas para reversão do cenário atual de degradação caso sejam adotadas políticas de mudança no uso da terra que sejam sustentáveis do ponto de vista da conservação biológica?

## **2.2 Material e métodos**

### **2.2.1 Área de estudo**

Nossa área de estudo está localizada no Domínio Fitogeográfico da Caatinga (DFC; Andrade-Lima 1981), um dos três núcleos de aridez e semiaridez da América do Sul (Araújo et al. 2005). Na maior parte desse Domínio, a precipitação é errática, concentrada em três a cinco meses, com média anual inferior a 800 mm e evapotranspiração entre 750 e 1.000 mm.ano<sup>-1</sup> (Reddy 1983). A temperatura média mensal é elevada com baixa variação ao longo do ano (em torno de 27 °C; Nimer 1989). O clima predominante na região é BSh, segundo a classificação climática de Köppen-Geiger (Alvares et al. 2013). A maior parte da região está localizada sobre o embasamento cristalino, que forma uma grande superfície aplainada com elevação entre 300 e 500 m a.n.m (Sampaio 1995). Em geral, os solos são rasos, argilosos e pedregosos (Sampaio 1995). A vegetação predominante, segundo a classificação de Zonas de Vida de Holdridge (Holdridge 1967) é Basal Very Dry Tropical Forest ou savana estépica, segundo o Sistema Brasileiro de Classificação Fitogeográfica (IBGE 2012).

Para desenvolvemos nossa pesquisa, selecionamos três polígonos no Estado do Ceará, classificados pela FUNCEME (1993) como áreas susceptíveis à desertificação (ASDs). Essa classificação foi feita com base em dados de sensoriamento remoto para uma série temporal de 1975 a 1990, índice de aridez, mapas geológicos e edáficos e de degradação de características físicas e biológicas. O primeiro polígono está localizado na mesorregião de Jaguaribe (Sudeste do

Estado), abrange 3239,5 km<sup>2</sup>, com altitudes que variam de 46 a 120 m a.n.m e precipitação entre 669,5 e 832,5 mm.ano<sup>-1</sup> (Tabela 1). O segundo polígono, localizado na mesorregião Noroeste Cearense, tem 8.136,6 km<sup>2</sup>, altitudes entre 69 e 197 m a.n.m e precipitações entre 709,4 e 868,4 mm.ano<sup>-1</sup>. O terceiro polígono está localizado na mesorregião dos Sertões Cearense (região central do Estado-Inhamuns), tem 4.963,0 km<sup>2</sup>, altitudes entre 322 e 402 m a.n.m e precipitações entre 536,9 e 641,0 mm.ano<sup>-1</sup>. Os solos predominantes na nossa região de estudo foram: neossolos, que são solos rasos e com contato lítico até 50 cm da superfície; luvisolos, solos argilosos com elevada atividade e saturação por bases; e planossolos, solos caracterizados por baixa permeabilidade, normalmente baixos teores de matéria orgânica e deficientes em fósforo (Embrapa 2013).

### **2.2.2 Estado atual de conservação da cobertura vegetal**

Para identificarmos o estado atual de conservação da cobertura lenhosa remanescente em cada polígono, fizemos o mapeamento da cobertura do solo através da análise de imagens do satélite Landsat 8, adquiridas na base de dados NASA-USGS (2015; <http://earthexplorer.usgs.gov>). Para essa classificação utilizamos resolução espacial de 30 m. Inicialmente aplicamos o método de classificação não-supervisionada pixel a pixel (K-means). Esse método fornece um mapeamento prévio e utiliza um algoritmo capaz de identificar automaticamente diferentes classes de pixels (Crósta 1992; Gonçalves et al. 2008). Refinamos essa classificação automática, utilizando o método de classificação supervisionada de Máxima Verossimilhança (MaxVer), com base em 54 pontos de controle obtidos em campo que incluíram os pontos de amostragem da vegetação. Determinamos as classes de cobertura do solo a partir das distribuições de probabilidade de ocorrência dos pixels (Crósta 1992) e calculamos a porcentagem de cada classe. Todas as análises de imagem foram realizadas no programa ArcMap 10.2.

Em cada nível de cobertura lenhosa identificado no mapeamento, realizamos uma amostragem da riqueza e estrutura da vegetação lenhosa em uma parcela de 30 x 30 m. Nosso esforço amostral total foi de 36 parcelas (3,24 ha) divididas igualmente em cada um dos polígonos (12 parcelas por polígono). Em cada polígono amostramos 4 réplicas por nível de cobertura vegetal (4 réplicas x 3 níveis de cobertura = 12 parcelas). Para minimizar potenciais efeito das variações na topografia, tipos de solos e precipitação sobre os parâmetros estruturais da

vegetação, em cada polígono selecionamos sítios amostrais com características abióticas e histórico de uso da terra similares.

Em cada parcela mensuramos todos os indivíduos com diâmetro do caule ao nível do solo (DNS)  $\geq 3$  cm e altura  $\geq 1$  m, conforme recomendado por Rodal et al. (2013). Coletamos e identificamos todas as espécies presentes nas parcelas. Para a identificação taxonômica da flora presente em cada parcela, coletamos ramos reprodutivos (botões florais, flores e/ou frutos) de cada morfoespécie e fizemos as exsicatas segundo as técnicas usuais de herborização (Mori et al. 1989). O material identificado foi incorporado ao acervo do Herbário Prisco Bezerra (EAC) da Universidade Federal do Ceará - UFC. Utilizamos o sistema de classificação Angiosperm Phylogeny Group IV (APG 2016) e conferimos a grafia correta dos nomes das espécies e das abreviações dos autores na Lista de Espécies da Flora do Brasil 2020 (Flora do Brasil 2019).

Para verificar o potencial efeito da composição química do solo nas diferenças estruturais da vegetação, coletamos amostras de solo em duas profundidades: 0-15 cm e 16-30 cm (quando possível coletamos amostras de 31-45 cm) em cada uma das 36 parcelas. As amostras de solos foram previamente secas ao ar livre, destorroadas e peneiradas em peneiras com malha de 2 mm (terra fina seca ao ar – TFSA). Analisamos o teor de carbono orgânico e nitrogênio. Para a análise do carbono orgânico total (COT), seguimos o método proposto por Yeomans and Bremner (1988) e adaptado por Mendonça and Matos (2005). Para determinação, trituramos as amostras de solo em almofariz e quantificamos o carbono por oxidação via úmida com  $K_2Cr_2O_7$   $0,167 \text{ mol L}^{-1}$  em meio sulfúrico ( $H_2SO_4$ ), empregando como fonte de energia o calor desprendido pelo  $H_2SO_4$  e uma fonte externa de aquecimento utilizando bloco de digestão em temperatura de  $170^\circ\text{C}$ . O excesso de dicromato, após a oxidação, foi titulado com solução de sulfato ferroso amoniacal [ $Fe(NH_4)_2(SO_4)_2 \cdot 6H_2O$ ]  $0,20 \text{ mol L}^{-1}$ ], utilizando a solução o-fenantrolina e  $FeSO_4$  como indicadora. Estimamos os estoques de COT a partir da densidade média dos solos da caatinga ( $1,5 \text{ g cm}^{-3}$ ). Para a quantificação do nitrogênio total, adotamos o método descrito por Bremner and Mulvaney (1982) e Tedesco et al. (1995). O nitrogênio total (N) foi obtido por meio de digestão sulfúrica, seguida de destilação de Kjeldahl e titulação com  $HCl$   $0,05 \text{ mol L}^{-1}$ .

### **2.2.3 Análise da estrutura e configuração da paisagem e idades das áreas amostradas**

Para analisar os efeitos da estrutura e configuração da paisagem sobre a riqueza e os parâmetros estruturais da vegetação delimitamos buffers de 500 m de raio ao redor dos pontos nos quais realizamos a amostragem da vegetação. Em cada paisagem mensuramos para cada

nível de cobertura lenhosa: a área total (A), a proporção (%) da área ocupada na paisagem, o número de fragmentos (n) e o índice de retalhamento (SPLIT). O SPLIT (Spt) é um índice calculado pela razão entre a área total e o tamanho médio ponderado dos fragmentos em cada classe de cobertura (detalhes em McGarigal et al. 2012). O SPLIT é igual a 1 quando a paisagem é formada por uma única mancha e aumenta à medida que os fragmentos diminuem de tamanhos e ficam mais dispersos na paisagem (McGarigal et al. 2012).

Para verificar se as diferenças florístico-estruturais entre áreas com diferentes níveis de cobertura lenhosa são explicadas pelas características da paisagem ou pelo tempo de uso antrópicos nas áreas, realizamos a datação de cada fragmento onde foram feitas as amostragens da vegetação lenhosa. Para essa datação obtivemos uma série temporal de imagens do satélite Landsat entre os anos de 1973 e 2015, com intervalos de 10 anos. Observamos se durante esse período houve corte raso da vegetação (solo exposto). Com base nesse critério, determinamos o tempo em que cada fragmento permaneceu na mesma classe de cobertura. Inicialmente, dividimos as idades dos fragmentos em quatro categorias: 10 a 20 anos; 21 a 30 anos; 31 a 40 anos e acima de 41 anos. Contudo, como houve um grande desequilíbrio entre o número de amostras em cada categoria (p.ex. apenas dois fragmentos tinham de 10 a 20 anos) o que impossibilitava as análises estatísticas devido à ausência de variância, sintetizamos as quatro categorias em duas: inferior a 30 anos e superior a 31 anos.

## **2.4 Análises estatísticas**

Para respondermos se houve diferença florístico-estruturais entre os diferentes níveis de cobertura vegetal lenhosa realizamos análises de variância e um conjunto de análises multivariadas. Utilizamos a análise de variância (ANOVA one-way) para testar as diferenças estruturais entre os níveis de cobertura lenhosa. Nessas análises os níveis de cobertura foram utilizados como tratamentos e as parcelas de amostragem da vegetação como repetições (12 repetições por nível de cobertura). Consideramos como parâmetros estruturais da vegetação: densidade de indivíduos, área basal total da parcela e altura médias dos indivíduos. Analisamos as premissas de normalidade e homogeneidade a partir dos testes de Shapiro-Wilk e Levene e o teste post-hoc de Tukey para comparações múltiplas. Também utilizamos a análise de variância para verificar diferenças na riqueza de espécies (número de espécies por parcela) entre os níveis de cobertura. Nas análises envolvendo riqueza de espécies, utilizamos a riqueza rarefeita porque houve muita variação na densidade de indivíduos entre os níveis.

Em relação à diferença de composição florística entre os níveis de cobertura, utilizamos o Escalonamento Multidimensional não-Métrico (NMDS) com duas dimensões ( $k = 2$ ) a fim de verificar se os níveis de cobertura formavam grupos distintos. Realizamos a NMDS tanto para os dados de presença e ausência utilizando o índice de Jaccard para obter a matriz de distância quanto para os dados de abundância, utilizando a distância de Bray-Curtis (Legendre and Legendre 2012). Posteriormente para verificar a consistência dos grupos formados pela análise de NMDS, realizamos Análise de Similaridade (ANOSIM; Clarke 1993). Adicionalmente, testamos se as dispersões multivariadas dentro de cada grupo variaram entre os grupos através do teste de homogeneidade das dispersões multivariadas (PERMDISP; Anderson 2006). Por fim, para analisar quais espécies apresentaram maiores contribuições para a diferenciação entre os níveis de cobertura, fizemos uma Análise de Similaridade de Porcentagens (SIMPER; Clarke 1993). Executamos todas as análises multivariadas e de rarefação utilizando o pacote “vegan” do programa R (Oksanen et al. 2017).

Para determinar se a variação da composição entre os níveis de cobertura era ocasionada devido à substituição de espécies (turnover) ou aninhamento (nestedness) realizamos análises de betadiversidade com o particionamento dessa diversidade nos dois componentes. Com isso, poderíamos verificar se existia um conjunto único de espécies (em geral presente nas áreas menos antropizadas) que foi sendo erodido à medida que a pressão antrópica aumenta ou cada grupo (nível de cobertura) teria um conjunto próprio de espécies. Semelhante às análises de ordenação, utilizamos o índice de Jaccard para os dados de presença e ausência e a distância de Bray-Curtis para os dados de abundância das populações. Todos os índices ( $\beta_{jac}$ ,  $\beta_{jtu}$  e  $\beta_{jne}$  e  $\beta_{bray}$ ,  $\beta_{bray.bal}$  e  $\beta_{bray.gra}$ ) foram calculados usando o pacote “betapart” (Baselga 2010; Baselga et al. 2017).

Para verificarmos qual o efeito da estrutura e configuração de paisagem e da idade sobre o potencial de regeneração natural das áreas utilizamos modelos lineares mistos (LMM). Realizamos essas análises para cada um dos parâmetros de riqueza e estrutura da vegetação individualmente. Nos modelos, usamos as métricas das paisagens, a idade dos fragmentos e as características edáficas de cada parcela como variáveis preditoras (variáveis de efeito fixo) e os polígonos como variável de efeito aleatório. Antes da seleção dos modelos, testamos a colinearidade entre as variáveis preditoras através do teste de correlação de Pearson (consideramos colineares as variáveis com  $r \geq 0,7$ ) e análises de PCA (vetores sobrepostos também foram excluídos da análise). Selecionamos os modelos baseados no critério de AIC, no qual desconsideramos da análise modelos com  $\Delta AIC > 4$ . No caso da seleção vários modelos

com valores de AIC próximos (menores que 4), optamos pelo modelo mais parcimonioso (menor número de variáveis; Crawley 2013). As análises de modelagem foram realizadas utilizando o pacote “MuMIN” (Barton 2019).

## 2.3 Resultados

### 2.3.1 Estado atual de conservação da cobertura vegetal

Com base no mapeamento, identificamos três níveis de cobertura vegetal: fechado, intermediário e aberto. O nível fechado teve a menor reflectância na banda NIR ( $0,22 \pm 0,02$ ) e representou a vegetação em melhor estado de conservação no estudo. Esse nível ocupou de 12,4 a 18,6% da área total mapeada e foi caracterizado por vegetação com alta densidade ( $2.364 \pm 1.850$  ind.ha<sup>-1</sup>), área basal ( $21,15 \pm 9,77$  m<sup>2</sup>.ha<sup>-1</sup>) e altura média ( $4,36 \pm 0,63$  m). O nível intermediário apresentou reflectância média de  $0,25 (\pm 0,02)$ , vegetação com densidade média de  $1.457 (\pm 707)$  ind.ha<sup>-1</sup>, área basal de  $13,49 (\pm 2,41)$  m<sup>2</sup>.ha<sup>-1</sup> e altura média de  $3,98 (\pm 0,47)$  m. Esse nível de cobertura foi predominante (49,8 a 56,8% da área total) nos três polígonos analisados. Por fim, no nível aberto a reflectância média na banda NIR foi de  $0,32 (\pm 0,04)$ , a vegetação lenhosa foi espaçada e de baixo porte, com densidade média de  $551 (\pm 187)$  ind.ha<sup>-1</sup>, área basal de  $4,52 (\pm 2,30)$  m<sup>2</sup>.ha<sup>-1</sup> e altura média de  $2,73 (\pm 0,57)$  m. Esse nível representou o estado mais antropizado no nosso estudo que correspondeu de 20 a 33% da área total (Tabela 2). Apesar de todos os parâmetros estruturais da vegetação (densidade, área basal e altura média) terem reduzido em função dos níveis de cobertura, apenas o nível aberto diferiu dos demais (Figura 2).

Adicionalmente, observamos diferença na riqueza e composição do nível aberto quando comparado aos demais níveis de cobertura (Figura 2 e 3). Nos níveis fechado e intermediário a riqueza total foi de 25 espécies, em cada nível, enquanto que no aberto foi de 15 espécies (Tabela 3). A quantidade de espécies encontradas nos níveis fechado e intermediário foi semelhante à registrada em outras áreas com o mesmo tipo de vegetação e sob condições abióticas similares, porém não susceptíveis a desertificação (Figura 4). Assim, foi possível identificarmos que esses dois níveis de cobertura ainda preservam elevada riqueza de espécies.

Em relação à composição, embora 35% das espécies ocorram nos três níveis de cobertura, identificamos a partir da análise de NMDS que as áreas abertas apresentaram composição florística mais diferenciada (menor sobreposição de polígonos) quando comparada aos demais níveis, principalmente se considerada a abundância das populações na análise (Figura 3). A influência dos níveis de cobertura sobre a composição e abundância das populações foi

confirmada pelas análises de similaridade (ANOSIM; dados de presença/ausência:  $R = 0,16$ ;  $p$ -valor  $< 0,0001$ ; dados abundância:  $R = 0,20$ ;  $p$ -valor  $< 0,001$ ). No entanto, a ampla variação entre as áreas em todos os níveis de cobertura, principalmente devido à diferença entre polígonos, ocasionou homogeneidade da dispersão multivariada ( $F = 1,01$ ;  $p$ -valor = 0,38) e baixos valores de  $R$  nas análises de similaridade.

As principais diferenças de composição foram entre as áreas abertas e fechadas (pairwise comparisons  $p$ -values by ANOSIM:  $p = 0,0003$ ) e abertas e intermediárias (pairwise comparisons  $p$ -values by ANOSIM:  $p = 0,043$ ). As espécies que mais contribuíram para a diferenciação entre as áreas abertas e fechadas, considerando tanto a ocorrência quanto a abundância das populações, foram *Anadenanthera colubrina*, *Piptadenia stipulacea*, *Mimosa caesalpiniiifolia*, *Bauhinia cheilantha* e *Mimosa tenuiflora* e entre abertas e intermediárias foram *M. caesalpiniiifolia*, *Croton blanchetianus*, *Jatropha mollissima*, *M. tenuiflora* e *Cordia oncocalyx*.

Consequentemente, as diferenças de composição ocasionaram maiores valores de betadiversidade entre áreas abertas e fechadas e abertas e intermediárias, considerando tanto a ocorrência quanto a abundância das populações (Figura 5). Em todas as análises o  $\beta_{jtu}$  (ou  $\beta_{bray, bal}$ ) contribuiu mais para a betadiversidade do que o  $\beta_{jne}$  (ou  $\beta_{bray, gra}$ ), indicando que a substituição de espécies (ou balanço na variação da abundância) entre os níveis de cobertura é maior do que o aninhamento (ou mudança unidirecional).

### 2.3.2 Análise da estrutura e configuração da paisagem e idades das áreas amostradas

A estrutura e configuração da paisagem foram variáveis importantes para explicar as diferenças na riqueza e nos parâmetros estruturais da vegetação nos diferentes níveis de cobertura lenhosa. Em todos os modelos mínimos obtidos houve pelo menos uma variável da paisagem sendo selecionada entre as mais importantes (Tabela 4). Dentre as variáveis da paisagem as mais importantes (as que ocorreram com maior frequência nos modelos) foram: área total de vegetação sob o nível de cobertura fechado e área total de vegetação intermediária. Em todos os modelos, essas variáveis apresentaram efeito positivo sobre a riqueza, densidade, área basal e altura média das comunidades amostradas (Tabela 4). Por outro lado, o número de fragmentos, quando presente nos modelos, influenciou negativamente os parâmetros da vegetação (Tabela 4). Quanto mais fragmentadas as paisagens, menores os valores de riqueza e área basal das comunidades amostradas. As variáveis edáficas também apresentaram efeito negativo sobre a riqueza e os parâmetros estruturais da vegetação (Tabela 4). Assim, no nosso estudo, comunidades com

vegetação em estado mais avançado de regeneração (maiores riqueza, densidade, área basal e altura média) ocorreram em solos quimicamente mais ricos (maiores valores de COT = carbono orgânico total e N = nitrogênio total no solo). Por fim, a idade das áreas influenciou apenas a riqueza de espécies (Tabela 4). Em geral, áreas que estão no mesmo nível de cobertura por mais de 31 anos apresentaram comunidades vegetais com maior riqueza, indicando um possível processo de regeneração com o tempo. No entanto, as áreas que se mantiveram em nível aberto por mais tempo apresentaram menor riqueza de espécies. Esse resultado foi consequência do maior tempo em que essas áreas estão sob o efeito dos distúrbios antrópicos crônicos.

## 2.4 Discussão

Nesse estudo indicamos que, mesmo em áreas consideradas como susceptíveis a desertificação, ainda é possível encontrarmos potencial para regeneração natural. Áreas com mosaico de vegetação em diferentes níveis de cobertura/antropização podem conter fragmentos bem conservados que atuam como reservatório para manter a diversidade e estrutura da vegetação. De acordo com Gibson et al. (2011), a conservação da vegetação remanescente ainda é reconhecida como uma das ferramentas mais eficientes para conter novas perdas de biodiversidade. As análises de rarefação realizadas no nosso estudo entre a riqueza das áreas sob processos de desertificação e áreas conservadas não sujeitas ao processo indicam que fragmentos sob nível de cobertura lenhosa fechado e intermediários podem ter um efeito de tamponamento das pressões antrópicas, mantendo a diversidade de espécies vegetais da região. Além disso, a riqueza amostrada nesses dois níveis está dentro da faixa esperada (entre 4 e 69) por Araújo et al. (2005) e Sampaio (1995) para a vegetação de savana estépica do semiárido do Nordeste do Brasil. Assim, os valores de riqueza desses dois níveis associados à similaridade com outras áreas analisadas por Costa and Araújo (2012), Ferraz et al. (2013) e Ferraz et al. (2014) que estavam há pelo menos 50 anos sem uso antrópico, nos indica que a composição de espécies desses fragmentos pode formar um *pool* regional representativo da flora lenhosa da caatinga.

Além da riqueza de espécies, as áreas de nível fechado e intermediário também apresentaram estruturas da vegetação semelhantes às áreas conservadas não sujeitas a desertificação. Comparado a dados compilados da literatura para estudos realizados na caatinga utilizando o mesmo critério de inclusão (plantas com no mínimo 3 cm DNS), as médias de densidade e área basal dos níveis fechados e intermediários encontram-se dentro dos intervalos esperados: densidade entre 1.080 a 4.250 ind.ha<sup>-1</sup> (Sampaio 1996; Alcoforado-Filho et al. 2003) e

área basal entre 15,60 e 52,40 m<sup>2</sup>.ha<sup>-1</sup> (Sampaio 1995; 1996). Isso reforçou a afirmação de que esses fragmentos podem ser potenciais fontes de colonizadores para os fragmentos sob maior impacto antrópico. Como a maior parte da vegetação presente nos polígonos está em nível intermediário é possível supor que se reduzido/excluído o impacto antrópico crônico essas áreas podem se recuperar naturalmente.

As análises de modelagem confirmaram que o aumento de áreas fechadas e/ou intermediárias na paisagem influenciaram positivamente todos os parâmetros da vegetação. Embora Pereira et al. (2003) tenham indicado que a caatinga pode levar décadas até regenerar completamente uma vegetação semelhante à anterior ao distúrbio, nosso estudo demonstrou que a estrutura e configuração da paisagem das áreas adjacentes tem uma importante influência nesse processo. Evidente que a forma de uso antrópico pode ter consequências sobre a regeneração das áreas degradadas. Segundo Guariguata and Osterbag (2001), quanto maior o período e intensidade do uso antrópico mais lento é o processo de regeneração. A intensidade do uso antrópico pode ser um fator agravante no processo de recuperação natural das áreas analisadas no nosso estudo, elas correspondem às primeiras vilas urbanas fundadas pelos europeus no Estado do Ceará (ver Jucá-Neto 2009). Assim, são áreas que historicamente vem passando por longos períodos de pressão de distúrbios antrópicos crônicos.

Nossos resultados também reforçam a noção de que as formas de uso do solo da caatinga seja a pecuária extensiva, a agricultura itinerante e/ou extração de lenha, restritas majoritariamente a múltiplas áreas pequenas, são mais sustentáveis e que é devido a essas formas de uso, que ainda restam áreas de caatinga com vegetação madura (Sampaio 2010; Sampaio et al. 2017). Tal fato contrasta com o ocorrido em outras regiões, nas quais a utilização de amplas extensões de terra tem provocado maiores impactos na vegetação. Em áreas de cerrado e mata atlântica, onde os solos são mais profundos e as precipitações mais elevadas, o uso da agricultura é mecanizada e em larga escala e a pecuária intensiva (Fearnside 2005; Alho 2005; Pivello 2005; Nepstad et al. 2008) o que resulta na substituição da vegetação nativa por culturas e pastagens plantadas, levando a uma diminuição drástica e contínua da cobertura de vegetação original (Scarano et al. 2012).

Embora no nosso estudo as paisagens estejam muito fragmentadas, a forma de uso da terra na região tem possibilitado o contato direto entre os diferentes níveis de cobertura. Essa proximidade com os fragmentos conservados, aliada ao fato da dispersão na caatinga ocorrer principalmente por meios abióticos (Tabarelli et al. 2003; Silva and Rodal 2009; Silva et al.

2013), permitem a reintrodução mais rápida de espécies em fragmentos mais degradados, promovendo a regeneração natural da vegetação, conforme também tem sido encontrado por Lopes et al. (2012) e Souza et al. (2014). Outro fator importante que pode influenciar a regeneração das áreas degradadas é a alta capacidade de rebrota inerente à maioria das espécies vegetais presentes na caatinga (Sampaio 1995; Sampaio et al. 1998; Luoga et al. 2004; Vieira and Scariot 2006; Figueirôa et al. 2006; Riegelhaupt and Pareyn 2010; Riegelhaupt et al. 2010). Mesmo após manejos mais impactantes, como o corte raso, a capacidade de rebrota permite que a maioria das plantas induza atividade meristemática intensa para regeneração do sistema aéreo, com gasto inicial de reservas acumuladas nos sistemas subterrâneos e nos tocos de caules (Sampaio et al. 1998). Assim, a estruturação espacial das paisagens associada à capacidade de rebrota das espécies pode proporcionar uma alta capacidade de regeneração para áreas susceptíveis à desertificação no semiárido do Nordeste do Brasil.

Por fim, nossa pesquisa contribuiu para o conhecimento sobre o estado atual da cobertura do solo, da estrutura e da composição taxonômica da vegetação de ASDs no Ceará, bem como sobre o potencial de regeneração natural dessas áreas associadas à estrutura e configuração da paisagem. Toda essa síntese de conhecimento foi relevante, principalmente porque nossa amostragem compreendeu áreas classificadas pelo Ministério do Meio Ambiente (2007b), como insuficientemente conhecidas no mapeamento de áreas prioritárias para conservação. Nosso estudo pode ajudar a desenvolver estratégias de conservação eficazes para áreas degradadas, subsidiando o manejo florestal sustentável, o estabelecimento de corredores ecológicos, a implantação de zonas de amortecimento e transição, a criação de unidades de conservação, entre outras ações conservacionistas que priorizem o mosaico espacial da paisagem. Ao mesmo tempo, acentuamos a necessidade de medidas proativas em outras ASDs, a fim de evitar perdas irreversíveis para a biodiversidade. Conforme salientado por Barbosa et al. (2005), a implementação de unidades de conservação no semiárido brasileiro vai além da conservação da biodiversidade, representando também uma estratégia importante para diminuir ou cessar os efeitos da degradação e/ou processo de desertificação. Na caatinga, onde a escassez de grandes áreas naturais sem intervenções antropogênicas é um fator limitante para conservação biológica, estratégias que levam em consideração a heterogeneidade da matriz são de suma importância para conservação, visto que manter os serviços ecossistêmicos deve ser prioridade.

## **2.5 Conclusão**

À medida que se torna cada vez mais difícil proteger grandes extensões de vegetação não perturbada, a conservação de áreas com diferentes níveis de cobertura torna-se uma ferramenta importante para a manutenção da biodiversidade. As áreas susceptíveis à desertificação analisadas nesse estudo apresentam parâmetros estruturais, de solo e de paisagem que indicam seu potencial regenerativo e que fundamentam a importância de implementação de unidades de conservação que contemplem a heterogeneidade espacial resultante das diversas formas de uso da terra.

## Figuras e tabelas

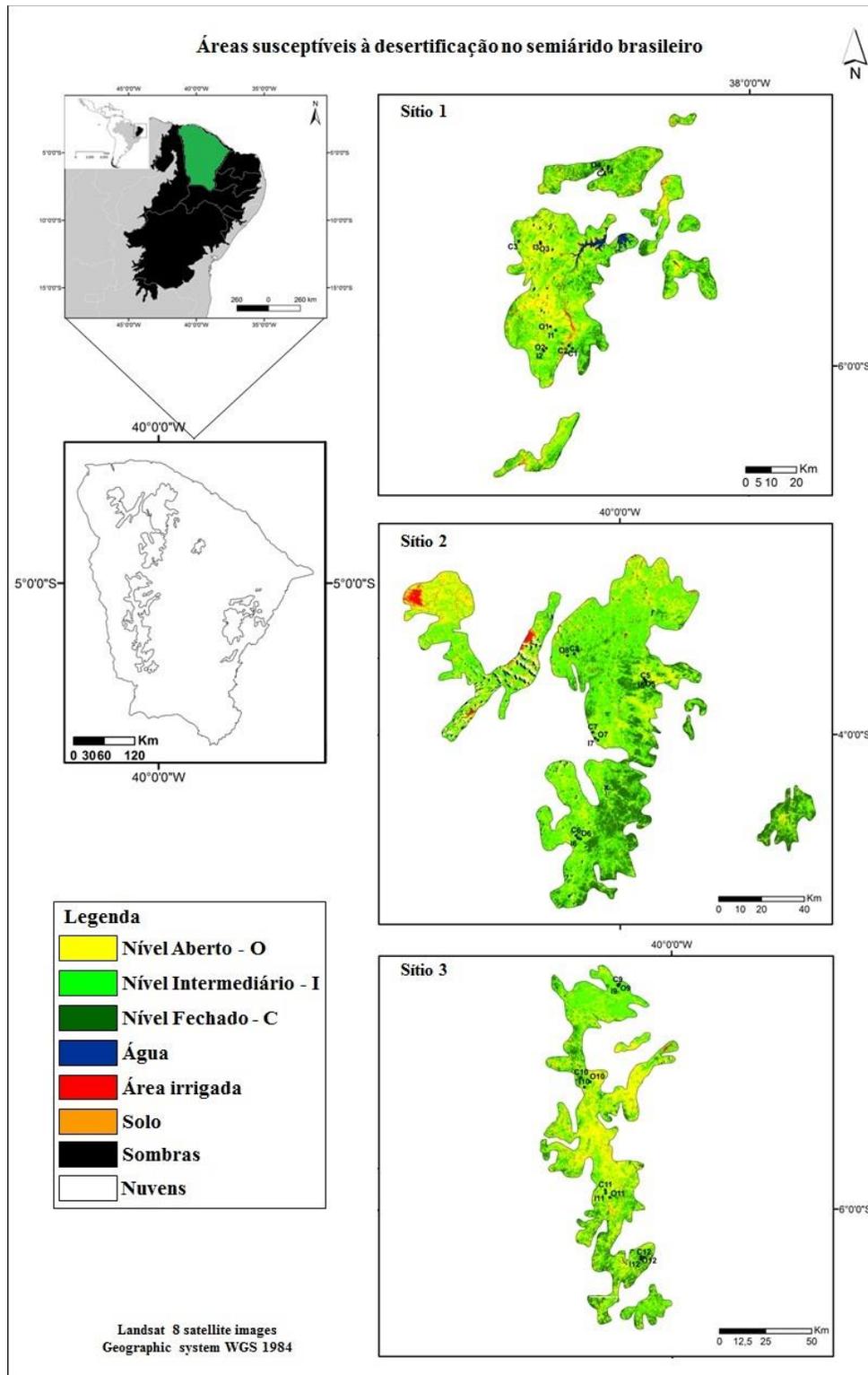
**Tabela 1.** Caracterização climática de municípios susceptíveis ao processo de desertificação no estado do Ceará. Dados históricos de temperatura (1980-2016; INMET 2019) e precipitação (FUNCEME 2019). Cálculos (evapotranspiração potencial e déficit hídrico) utilizando BHídrico GD 4.0 (D'Angiolella and Vasconcellos 2004).

Sítio	Pontos	Temperatura média (°C)	Precipitação anual (mm)	Evapotranspiração potencial	Déficit hídrico	Índice de aridez
1	1	27.43	707.68	1828.20	1094.20	0.39
1	2	27.43	707.68	1828.20	1094.20	0.39
1	3	27.43	832.58	1828.20	995.50	0.46
1	4	27.43	669.50	1828.20	1093.40	0.37
2	5	27.24	863.02	1791.20	928.20	0.48
2	6	27.24	709.37	1791.20	1081.90	0.40
2	7	27.24	868.42	1791.20	922.90	0.48
2	8	27.24	868.42	1791.20	922.90	0.48
3	9	27.11	640.97	1766.20	1125.20	0.36
3	10	27.11	569.52	1766.20	1163.20	0.32
3	11	27.11	536.88	1766.20	1063.30	0.30
3	12	27.11	620.60	1766.20	1105.60	0.35

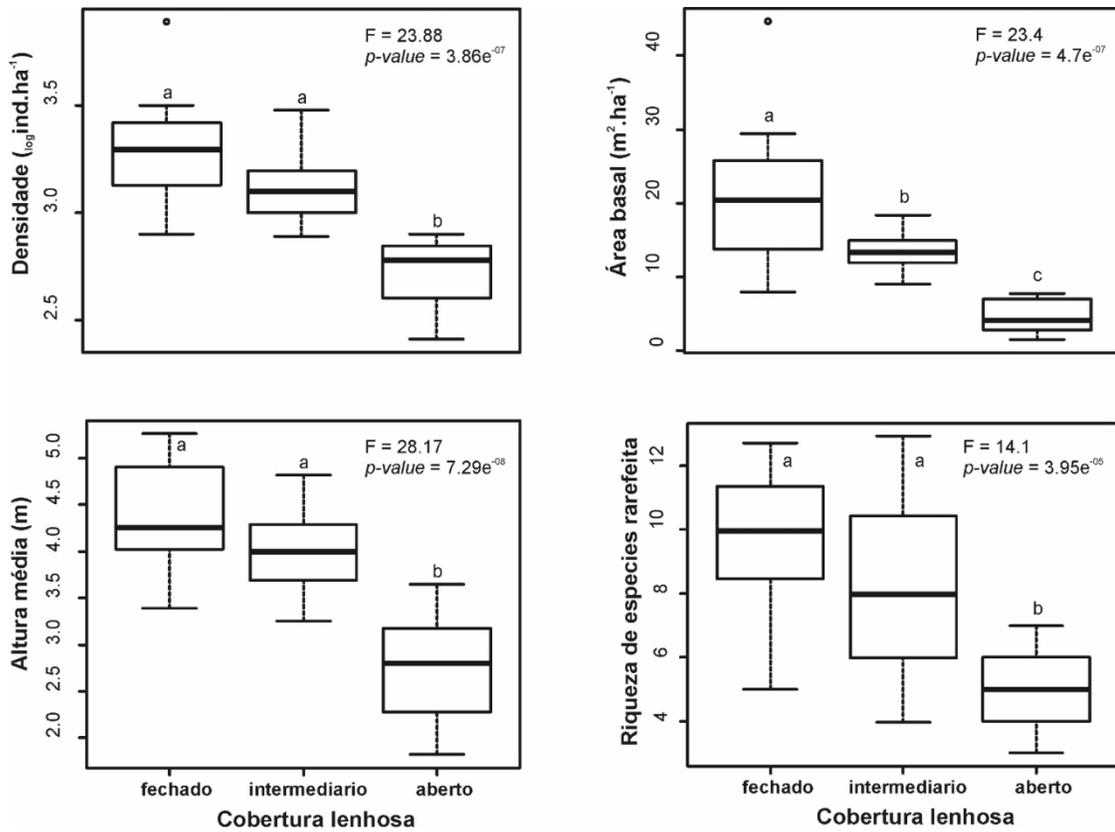
**Tabela 2.** Proporção dos níveis de cobertura do solo em áreas susceptíveis à desertificação no Estado do Ceará, semiárido do Nordeste do Brasil. Área (km<sup>2</sup>); % = Porcentagem de cobertura em relação ao tamanho do site.

Nível de cobertura	Polígono 1		Polígono 2		Polígono 3	
	Área (km <sup>2</sup> )	%	Área (km <sup>2</sup> )	%	Área (km <sup>2</sup> )	%
<b>Aberto</b>	937.6	28.9	1639.9	20.2	1675.7	33.8
<b>Intermediário</b>	1611.8	49.8	4617.7	56.8	2492.0	50.2
<b>Fechado</b>	496.6	15.3	1511.3	18.6	614.0	12.4
<b>Outros<sup>1</sup></b>	193.5	6.0	367.7	4.5	181.3	3.7
<b>Total</b>	3239.5	100	8136.6	100	4963.0	100

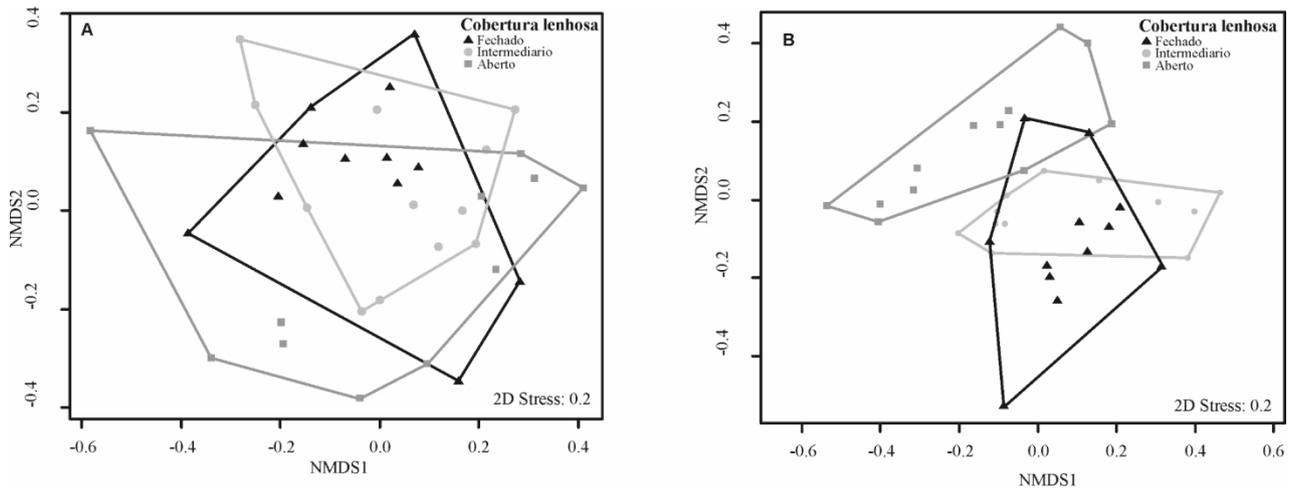
<sup>1</sup> Outros = corpos hídricos, solo exposto, sombras e nuvens.



**Figura 1.** Níveis de cobertura do solo em áreas susceptíveis à desertificação no estado do Ceará, Brasil.



**Figura 2.** Boxplots dos parâmetros estruturais da vegetação (densidade, área basal e altura média) e riqueza de áreas susceptíveis à desertificação em diferentes níveis de cobertura lenhosa (aberto, intermediário e fechado). F = Análise de variância (ANOVA). Letras diferentes indicam diferenças significativas pelo teste de Tukey ( $p$ -valor < 0.05).



**Figura 3.** Escalonamento Multidimensional não-Métrico (NMDS) baseado na dissimilaridade de Jaccard (A) e Bray-Curtis (B) de três níveis de cobertura lenhosa.

**Tabela 3.** Parâmetros estruturais da vegetação em áreas susceptíveis à desertificação em diferentes níveis de cobertura lenhosa.

<b>Nível aberto</b>	<b>Polígono 1</b>					<b>Polígono 2</b>					<b>Polígono 3</b>				
<b>Espécies</b>	<b>Densidade (ind.ha<sup>-1</sup>)</b>	<b>Área basal (m<sup>2</sup>.ha<sup>-1</sup>)</b>	<b>Altura max.</b>	<b>Altura média</b>	<b>Biomassa (Mg.ha<sup>-1</sup>)</b>	<b>Densidade (ind.ha<sup>-1</sup>)</b>	<b>Área basal (m<sup>2</sup>.ha<sup>-1</sup>)</b>	<b>Altura max.</b>	<b>Altura média</b>	<b>Biomassa (Mg.ha<sup>-1</sup>)</b>	<b>Densidade (ind.ha<sup>-1</sup>)</b>	<b>Área basal (m<sup>2</sup>.ha<sup>-1</sup>)</b>	<b>Altura max.</b>	<b>Altura média</b>	<b>Biomassa (Mg.ha<sup>-1</sup>)</b>
<i>Aspidosperma pyrifolium</i> Mart.	183.33	1.093	3.75	1.93	2.329	72.22	0.528	4.75	2.26	1.249	172.22	1.839	4.72	2.65	4.562
<i>Calotropis procera</i> (Aiton) W.T.Aiton	-	-	-	-	-	2.78	0.003	1.20	1.20	0.004	-	-	-	-	-
<i>Cnidocolus quercifolius</i> Pohl	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	41.67	1.590	7.36	5.51	4.761
<i>Combretum leprosum</i> Mart.	102.78	0.812	4.93	3.09	1.799	186.11	1.521	5.20	3.05	3.335	50.00	0.268	5.16	3.77	0.554
<i>Cordia oncocalyx</i> Allemão	-	-	-	-	-	122.22	0.701	4.70	2.29	1.582	-	-	-	-	-
<i>Croton blanchetianus</i> Baill	2.78	0.008	2.57	2.57	0.013	16.67	0.025	3.66	2.47	0.038	55.56	0.144	4.67	2.40	0.255
<i>Croton heliotropifolius</i> Kunth	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5.56	0.004	1.60	1.35	0.006
<i>Guapira laxa</i> (Netto) Furlan	-	-	-	-	-	5.56	0.028	4.25	3.76	0.055	-	-	-	-	-
<i>Jatropha mollissima</i> (Pohl) Baill	58.33	0.213	3.28	2.04	0.406	-	-	-	-	-	108.33	0.273	3.85	2.17	0.466
<i>Luetzelburgia auriculata</i> (Allemão) Ducke	30.56	0.080	4.54	1.81	0.151	-	-	-	-	-	8.33	0.070	5.96	3.84	0.158
<i>Mimosa caesalpinifolia</i> Benth	8.33	0.125	5.71	3.75	0.322	69.44	0.684	4.90	3.24	1.655	-	-	-	-	-
<i>Mimosa tenuiflora</i> (Willd.) Poir.	8.33	0.114	4.42	4.12	0.262	86.11	0.977	5.43	2.99	2.467	22.22	0.281	4.46	3.13	0.663
<i>Piptadenia stipulacea</i> (Benth.) Ducke	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2.78	0.021	4.73	4.73	0.043
<i>Poincianella bracteosa</i> (Tul.) L.P.Queiroz	108.33	1.151	5.89	3.19	2.651	66.67	0.517	4.70	3.15	1.193	50.00	0.464	6.50	3.80	1.162
<i>Varronia globosa</i> Jacq.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2.78	0.007	3.80	3.80	0.011
<b>Nível intermediário</b>	<b>Polígono 1</b>					<b>Polígono 2</b>					<b>Polígono 3</b>				
<b>Espécies</b>	<b>Densidade (ind.ha<sup>-1</sup>)</b>	<b>Área basal (m<sup>2</sup>.ha<sup>-1</sup>)</b>	<b>Altura max.</b>	<b>Altura média</b>	<b>Biomassa (Mg.ha<sup>-1</sup>)</b>	<b>Densidade (ind.ha<sup>-1</sup>)</b>	<b>Área basal (m<sup>2</sup>.ha<sup>-1</sup>)</b>	<b>Altura max.</b>	<b>Altura média</b>	<b>Biomassa (Mg.ha<sup>-1</sup>)</b>	<b>Densidade (ind.ha<sup>-1</sup>)</b>	<b>Área basal (m<sup>2</sup>.ha<sup>-1</sup>)</b>	<b>Altura max.</b>	<b>Altura média</b>	<b>Biomassa (Mg.ha<sup>-1</sup>)</b>
<i>Amburana cearensis</i> (Allemão) A.C.Sm.	-	-	-	-	-	2.78	0.064	4.24	4.24	0.162	113.89	0.979	7.85	5.11	2.146
<i>Anadenanthera colubrina</i> (Vell.) Brenan	27.78	0.667	9.45	6.97	1.840	2.78	0.175	7.09	7.09	0.538	8.33	0.498	8.59	6.71	1.635
<i>Aspidosperma pyrifolium</i> Mart.	191.67	1.315	6.65	3.01	3.050	36.11	0.176	4.63	3.33	0.346	33.33	0.318	4.80	2.64	0.843

Tabela 3 (cont.)

<b>Nível intermediário</b>	<b>Polígono 1</b>					<b>Polígono 2</b>					<b>Polígono 3</b>				
----------------------------	-------------------	--	--	--	--	-------------------	--	--	--	--	-------------------	--	--	--	--

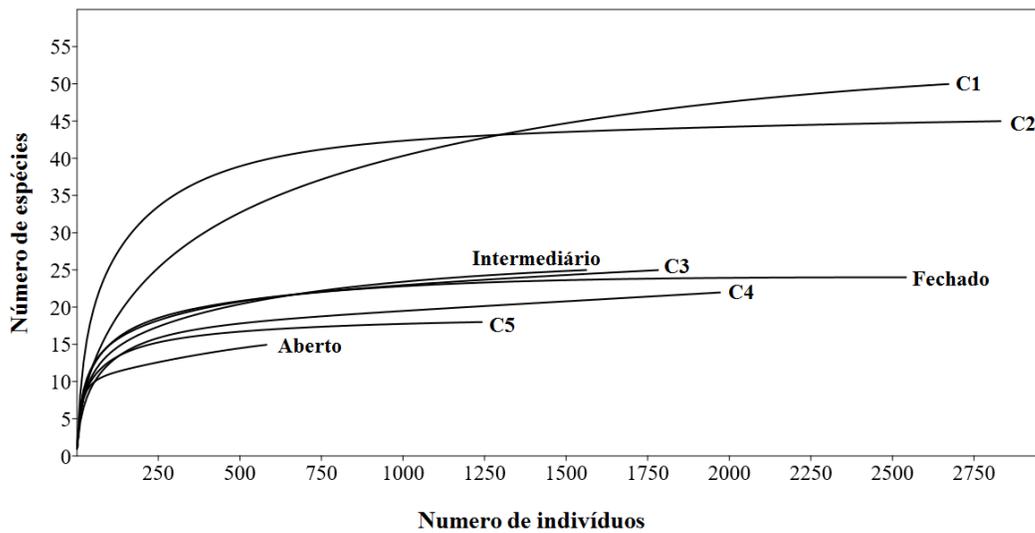
Espécies	Densidade (ind.ha <sup>-1</sup> )	Área basal (m <sup>2</sup> .ha <sup>-1</sup> )	Altura max.	Altura média	Biomassa (Mg.ha <sup>-1</sup> )	Densidade (ind.ha <sup>-1</sup> )	Área basal (m <sup>2</sup> .ha <sup>-1</sup> )	Altura max.	Altura média	Biomassa (Mg.ha <sup>-1</sup> )	Densidade (ind.ha <sup>-1</sup> )	Área basal (m <sup>2</sup> .ha <sup>-1</sup> )	Altura max.	Altura média	Biomassa (Mg.ha <sup>-1</sup> )
<i>Bauhinia cheilantha</i> (Bong.) Steud.	2.78	0.008	3.77	3.77	0.013	-	-	-	-	-	61.11	0.119	4.99	3.51	0.194
<i>Cnidocolus quercifolius</i> Pohl	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	11.11	0.155	9.32	5.28	0.432
<i>Cochlospermum vitifolium</i> (Willd.) Spreng.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5.56	0.067	6.49	5.30	0.160
<i>Combretum leprosum</i> Mart.	116.67	0.792	6.30	3.48	1.961	180.56	1.343	6.50	4.21	2.900	111.11	0.585	6.36	4.06	1.197
<i>Commiphora leptophloeos</i> (Mart.) J.B.Gillett	2.78	0.049	4.02	4.02	0.117	-	-	-	-	-	8.33	0.236	5.30	4.96	0.629
<i>Cordia oncocalyx</i> Allemão	11.11	0.161	5.02	4.26	0.397	200.00	4.123	7.75	4.73	11.904	-	-	-	-	-
<i>Croton anisodontus</i> Müll.Arg.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	44.44	0.125	3.42	1.66	0.224
<i>Croton blanchetianus</i> Baill	44.44	0.103	5.49	3.23	0.188	947.22	3.832	6.52	3.78	7.505	713.89	2.548	6.10	3.96	4.902
<i>Croton heliotropifolius</i> Kunth	2.78	0.006	1.73	1.73	0.009	-	-	-	-	-	13.89	0.016	1.91	1.50	0.023
<i>Cynophalla hastata</i> (L.) J.Presl	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2.78	0.008	4.10	4.10	0.013
<i>Fridericia caudigera</i> (S.Moore) L.G.Lohmann	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2.78	0.004	1.65	1.65	0.005
<i>Handroanthus impetiginosus</i> (Mart. ex DC.) Mattos	2.78	0.013	5.08	5.08	0.023	2.78	0.012	5.67	5.67	0.021	2.78	0.009	2.73	2.73	0.015
<i>Jatropha mollissima</i> (Pohl) Baill	16.67	0.106	5.63	4.01	0.216	-	-	-	-	-	75.00	0.136	4.90	2.62	0.219
<i>Libidibia ferrea</i> (Mart. ex Tul.) L.P.Queiroz	-	-	-	-	-	2.78	0.034	4.40	4.40	0.075	2.78	0.082	4.92	4.92	0.218
<i>Luetzelburgia auriculata</i> (Allemão) Ducke	-	-	-	-	-	2.78	0.002	1.80	1.80	0.002	-	-	-	-	-
<i>Mimosa caesalpiniiifolia</i> Benth	72.22	1.484	5.97	4.14	4.519	122.22	3.467	5.95	4.80	9.478	119.44	2.100	6.52	5.17	5.368
<i>Mimosa tenuiflora</i> (Willd.) Poir.	33.33	0.897	6.45	4.92	2.477	36.11	0.760	6.96	5.42	1.983	41.67	1.036	6.69	5.27	2.714
<i>Myracrodruon urundeuva</i> Allemão	2.78	0.016	6.06	6.06	0.031	-	-	-	-	-	13.89	0.231	9.80	6.38	0.568

Tabela 3 (cont.)

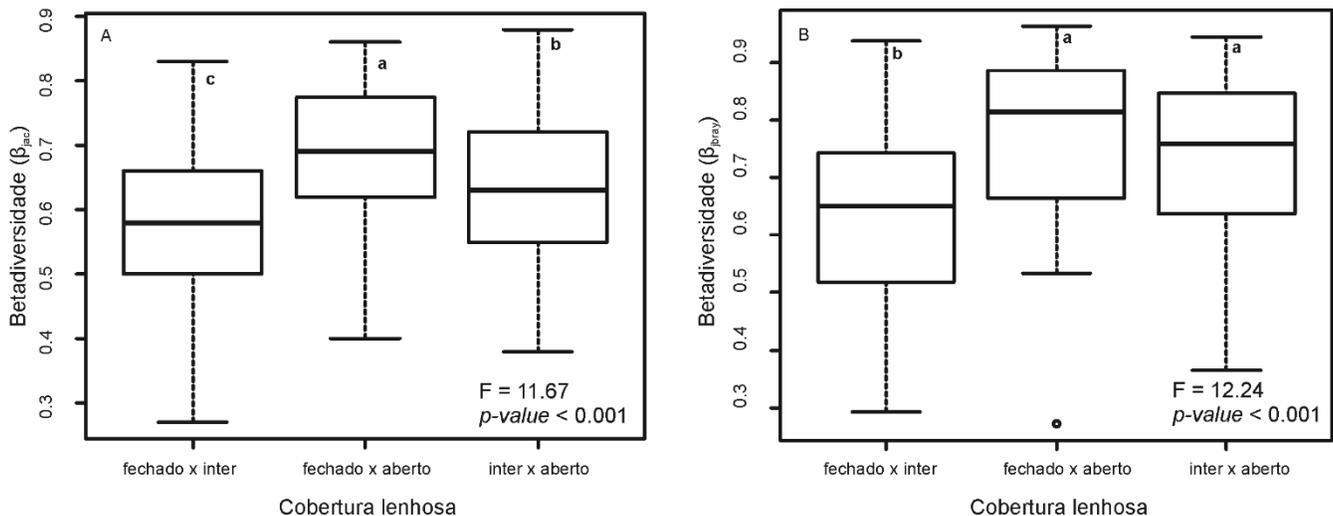
Nível intermediário	Polígono 1					Polígono 2					Polígono 3				
Espécies	Densidade (ind.ha <sup>-1</sup> )	Área basal (m <sup>2</sup> .ha <sup>-1</sup> )	Altura max.	Altura média	Biomassa (Mg.ha <sup>-1</sup> )	Densidade (ind.ha <sup>-1</sup> )	Área basal (m <sup>2</sup> .ha <sup>-1</sup> )	Altura max.	Altura média	Biomassa (Mg.ha <sup>-1</sup> )	Densidade (ind.ha <sup>-1</sup> )	Área basal (m <sup>2</sup> .ha <sup>-1</sup> )	Altura max.	Altura média	Biomassa (Mg.ha <sup>-1</sup> )
<i>Piptadenia stipulacea</i> (Benth.) Ducke	-	-	-	-	-	5.56	0.004	4.94	4.92	0.005	75.00	0.688	6.78	5.17	1.577
<i>Poincianella bracteosa</i> (Tul.) L.P.Queiroz	544.44	5.964	6.90	4.00	15.288	102.78	1.218	6.66	4.10	2.966	172.22	3.522	6.60	4.14	9.600
<i>Pseudobombax marginatum</i> (A.St.-Hil.) A. Robyns	-	-	-	-	-	2.78	0.037	3.36	3.36	0.084	8.33	0.142	5.39	4.32	0.347
<i>Varronia globosa</i> Jacq.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5.56	0.018	3.66	3.35	0.031
Nível fechado	Polígono 1					Polígono 2					Polígono 3				
Espécies	Densidade (ind.ha <sup>-1</sup> )	Área basal (m <sup>2</sup> .ha <sup>-1</sup> )	Altura max.	Altura média	Biomassa (Mg.ha <sup>-1</sup> )	Densidade (ind.ha <sup>-1</sup> )	Área basal (m <sup>2</sup> .ha <sup>-1</sup> )	Altura max.	Altura média	Biomassa (Mg.ha <sup>-1</sup> )	Densidade (ind.ha <sup>-1</sup> )	Área basal (m <sup>2</sup> .ha <sup>-1</sup> )	Altura max.	Altura média	Biomassa (Mg.ha <sup>-1</sup> )
<i>Anadenanthera colubrina</i> (Vell.) Brenan	5.56	0.035	8.52	5.73	0.077	8.33	0.269	9.18	7.19	0.777	16.67	1.413	12.93	7.12	4.984
<i>Aspidosperma pyrifolium</i> Mart.	141.67	0.777	5.97	3.71	1.679	16.67	0.515	8.30	5.20	1.522	16.67	0.087	4.21	2.75	0.182
<i>Bauhinia cheilantha</i> (Bong.) Steud.	22.22	0.043	4.32	3.64	0.073	163.89	0.534	6.83	3.54	0.946	27.78	0.064	5.23	3.02	0.112
<i>Combretum glaucocarpum</i> Mart.	2.78	0.008	3.91	3.91	0.013	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Combretum leprosum</i> Mart.	100.00	0.586	5.35	3.70	1.289	194.44	1.130	7.90	4.52	2.476	158.33	1.009	6.01	3.89	2.274
<i>Commiphora leptophloeos</i> (Mart.) J.B.Gillett	22.22	0.946	7.82	5.44	2.960	11.11	0.515	6.16	5.68	1.567	2.78	0.272	8.14	8.14	0.912
<i>Cordia oncocalyx</i> Allemão	119.44	3.024	6.50	5.10	8.737	350.00	16.870	11.10	5.88	61.496	-	-	-	-	-
<i>Croton anisodontus</i> Müll.Arg.	22.22	0.041	4.66	3.88	0.064	-	-	-	-	-	2.78	0.007	3.07	3.07	0.012
<i>Croton blanchetianus</i> Baill.	158.33	0.267	5.01	3.19	0.422	369.44	0.941	7.51	4.24	1.651	686.11	1.495	5.43	3.74	2.493
<i>Croton grewoides</i> Baill.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	88.89	0.312	5.38	3.97	0.575
<i>Cynophalla hastata</i> (L.) J.Presl	-	-	-	-	-	5.56	0.114	6.41	5.44	0.280	2.78	0.099	4.28	4.28	0.272
<i>Fridericia caudigera</i> (S.Moore) L.G.Lohmann	91.67	0.118	5.44	3.31	0.182	25.00	0.052	9.65	3.00	0.086	16.67	0.021	6.69	3.36	0.030
<i>Handroanthus impetiginosus</i> (Mart. ex DC.) Mattos	1325.00	2.877	6.12	3.32	4.863	44.44	0.739	10.64	4.62	2.261	2.78	0.002	2.23	2.23	0.002
<i>Heteropterys</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2.78	0.017	4.49	4.49	0.034

Tabela 3 (conclusão)

Nível fechado	Polígono 1					Polígono 2					Polígono 3				
Espécies	Densidade (ind.ha <sup>-1</sup> )	Área basal (m <sup>2</sup> .ha <sup>-1</sup> )	Altura max.	Altura média	Biomassa (Mg.ha <sup>-1</sup> )	Densidade (ind.ha <sup>-1</sup> )	Área basal (m <sup>2</sup> .ha <sup>-1</sup> )	Altura max.	Altura média	Biomassa (Mg.ha <sup>-1</sup> )	Densidade (ind.ha <sup>-1</sup> )	Área basal (m <sup>2</sup> .ha <sup>-1</sup> )	Altura max.	Altura média	Biomassa (Mg.ha <sup>-1</sup> )
<i>Jatropha mollissima</i> (Pohl) Baill	44.44	0.253	5.22	3.37	0.508	5.56	0.015	4.72	3.94	0.027	86.11	0.131	4.58	2.68	0.203
<i>Libidibia ferrea</i> (Mart. ex Tul.) L.P.Queiroz	2.78	0.006	3.26	3.26	0.009	2.78	0.008	4.53	4.53	0.013	5.56	0.029	4.12	3.91	0.057
<i>Luetzelburgia auriculata</i> (Allemão) Ducke	5.56	0.009	4.44	4.00	0.014	2.78	0.030	8.26	8.26	0.066	-	-	-	-	-
<i>Mimosa caesalpiniiifolia</i> Benth	130.56	1.489	6.66	4.58	3.758	316.67	3.808	8.40	4.85	9.807	363.89	3.097	8.40	4.83	7.190
<i>Mimosa tenuiflora</i> (Willd.) Poir.	36.11	0.518	7.33	5.30	1.262	27.78	0.358	6.37	5.07	0.923	119.44	1.845	7.08	4.99	4.660
<i>Myracrodruon urundeuva</i> Allemão	19.44	0.056	7.01	4.23	0.101	2.78	0.006	6.07	6.07	0.010	16.67	0.097	7.08	5.04	0.195
<i>Piptadenia stipulacea</i> (Benth.) Ducke	52.78	0.226	7.56	5.29	0.457	22.22	0.223	6.83	5.32	0.536	275.00	1.185	7.76	5.20	2.365
<i>Poincianella bracteosa</i> (Tul.) L.P.Queiroz	694.44	7.034	7.51	3.89	18.824	355.56	3.407	9.05	4.86	9.098	241.67	3.711	6.91	4.26	9.948
<i>Pseudobombax marginatum</i> (A.St.-Hil.) A. Robyns	8.33	0.609	6.58	3.45	2.350	-	-	-	-	-	2.78	0.003	1.65	1.65	0.005
<i>Varronia globosa</i> Jacq.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	13.89	0.055	3.72	3.33	0.101
<i>Ziziphus joazeiro</i> Mart	-	-	-	-	-	2.78	0.003	1.91	1.91	0.005	2.78	0.019	4.00	4.00	0.037



**Figura 4.** Rarefação da riqueza de espécies de áreas suscetíveis à desertificação no Estado do Ceará em diferentes níveis de cobertura lenhosa e áreas com o mesmo tipo de vegetação sob condições abióticas similares, porém sem presença de distúrbios antrópicos. C1 - Iguatu/CE (Lima and Coelho 2015), C2 - Aiuaba/CE (Lemos and Meguro 2015), C3 - Crateús/CE (Costa and Araújo, 2012), C4 - Canindé de São Francisco/SE (Ferraz et al. 2013) e C5 - Floresta/PE (Ferraz et al. 2014).



**Figura 5.** Boxplot da betadiversidade ( $\beta_{jac}$  e  $\beta_{bray}$ ) entre diferentes níveis de cobertura lenhosa (aberto, intermediário e fechado) em áreas suscetíveis à desertificação no Estado do Ceará. F = Análise de variância (ANOVA). Letras diferentes indicam diferenças significativas pelo teste de Tukey ( $p$ -valor < 0.05).

**Tabela 4.** Seleção de modelos de acordo com o critério de informação de Akaike (AIC) para cada uma das variáveis respostas (riqueza de espécies, densidade de indivíduos, área basal e altura média). Na tabela constam os valores dos estimadores para cada variável preditora do modelo. AF = área da paisagem com vegetação no nível fechado (ha); AI = área da paisagem com vegetação no nível intermediário (ha); CO = carbono orgânico no solo ( $\text{g.kg}^{-1}$ ); ID = idade do local amostrado; N = nitrogênio total no solo ( $\text{g.kg}^{-1}$ ); nF = número de fragmentos em nível fechado; nI = número de fragmentos em nível intermediário; P = fósforo total no solo ( $\text{g.kg}^{-1}$ ); Spt = SPLIT (índice de retalhamento) do nível de cobertura fechado. Delta = diferença no valor de AIC para o melhor modelo (menor AIC). Peso = peso do AIC. Somente modelos com  $\text{AIC} < 4$  foram apresentados.

Modelo	Intercepto	AF	AI	CO	ID	N	nF	nI	P	Spt	gl	logLik	AIC	delta	peso
<b>Riqueza de espécies (rarefeita)</b>															
modelo1 (melhor)	9.286	0.9967	2.297		+	-0.9091	-1.413				8	-74.411	177.5	0	0.346
modelo2	9.352	0.7883	1.956	1.019	+	-1.668	-1.496				9	-72.727	177.7	0.22	0.311
modelo3	9.058	1.356	2.196		+		-1.397				7	-77.017	179.1	1.63	0.153
modelo4	9.041	0.6793	1.648	0.9574	+	-1.504	-1.419		-0.5863		10	-71.688	179.2	1.72	0.146
modelo completo	8.988	0.6896	1.672	0.9573	+	-1.492	-1.391	0.128	-0.6031	-0.03264	12	-71.291	185.6	8.09	0.006
modelo nulo	7.734										3	-87.834	186.4	8.93	0.004
<b>Densidade</b>															
modelo 1(melhor)	3.042	0.1737							-0.1035		5	-5.4	28.7	0	0.884
modelo completo	3.088	0.1431	0.02208	0.02085	+	-0.0885	-0.03476	-0.06043	-0.08699	-0.03085	12	-15.958	74.9	46.2	0
modelo nulo	3.042										3	-11.486	33.7	5.01	0.072
<b>Área basal</b>															
modelo1 (melhor)	13.05	5.284				-1.596		-1.66	-2.119		7	-107.382	239.8	0	0.217
modelo2	12.52	5.376			+	-1.331	-0.7568	-1.578	-2.384		9	-104.085	240.4	0.57	0.163
modelo3	13.05	5.892						-1.703	-2.226		6	-109.464	240.4	0.58	0.163
modelo4	13.05	5.318				-1.438	-0.9505	-1.879	-2.391		8	-106	240.7	0.82	0.144
modelo5	12.36	5.318		0.9684	+	-2.061	-0.8623	-1.339	-2.298		10	-102.436	240.7	0.86	0.142
modelo6	12.25	5.093	-0.6323	1.268	+	-2.254	-0.6886	-1.53	-2.426		11	-100.905	241.2	1.38	0.109
modelo completo	12.29	4.989	-0.7091	1.105	+	-2.153	-0.7055	-1.491	-2.513	-0.329	12	-99.679	242.4	2.51	0.062
modelo nulo	13.05										3	-128.293	267.3	27.49	0
<b>Altura média</b>															
modelo1 (melhor)	3.69	0.496	0.387								5	-41.822	101.6	0	0.793
modelo completo	3.66	0.4452	0.3393	0.2567	+	-0.2369	-0.1668	-0.06293	-0.08643	0.07614	12	-45.94	134.9	33.32	0
modelo nulo	3.69										3	-47.34	105.4	3.87	0.115

## Referências

- Abreu JC (1998) Capítulos de História Colonial (1500-1800). Conselho Editorial do Senado Federal, Brasília.
- Alcoforado-Filho FG, Sampaio EVSB, Rodal MJN (2003) Florística e fitossociologia de um remanescente de vegetação caducifólia espinhosa arbórea em Caruaru, Pernambuco. *Acta Bot. Bras.* 17:287–303.
- Alho CJR (2005) Desafios para a conservação do Cerrado, em face das atuais tendências de uso e ocupação. In: Scariot A, et al (eds.) *Cerrado: ecologia, biodiversidade e conservação*. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, pp. 365–381.
- Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, et al (2013) Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorol Zeitschrift* 22:711–728. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>
- Anderson MJ (2006) Distance-based tests for homogeneity of multivariate dispersions. *Biometrics* 62: 245–253.
- Andrade L a., Pereira IM, Leite UT, Barbosa MR V (2005) Análise da cobertura de duas fitofisionomias de caatinga, com diferentes históricos de uso, no município de São João do Cariri, estado da Paraíba. *Cerne* 11:253–262
- Andrade-Lima D (1981) The caatinga dominium. *Revista Brasileira de Botânica*, 4:149-153
- APG (2016) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Bot J Linn Soc* 181:1–20
- Araújo Filho JA, Barbosa TML (2000) Manejo agroflorestal de Caatinga: uma proposta de sistema de produção. In: Oliveira TS, Assis Junior RN, Romero RE, Silva JRC. *Agricultura, sustentabilidade e o semi-árido*. Fortaleza: UFC, pp. 47-57.
- Araújo FS, Rodal MJN, Barbosa MRV, Martins, FR (2005) Repartição da flora lenhosa no domínio da Caatinga. In: Araújo FS, Rodal MJN, Barbosa MRV (eds.) *Análise das variações da biodiversidade do bioma caatinga: suporte a estratégias regionais de conservação*. Brasília, Ministério do Meio Ambiente, pp. 15–33.
- Barbosa MRV, Castro R, Araújo FS, et al (2005) Estratégias para conservação da biodiversidade e prioridades para a pesquisa científica no bioma Caatinga. In: Araújo FS, Rodal MJN, Barbosa MRV (eds.) *Análise das variações da biodiversidade do bioma caatinga: suporte a estratégias regionais de conservação*. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, pp. 415–429.
- Barton K (2019) MuMIn: Multi-Model Inference, Version 1.43.6. 1–75
- Baselga A (2010) Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* 19:134–143.

- Baselga A, Orme D, Villegger S, et al (2017) betapart: Partitioning Beta Diversity into Turnover and Nestedness Components. R package Version:1.4-1. <https://CRAN.R-project.org/package=betapart>
- Bremner JM, Mulvaney CS (1982) Total nitrogen. In: Page AL. Methods of soil analysis. Part 2. Madison: American Society of Agronomy, pp.595–624.
- CGEE (2016) Degradação neutra de terra: o que significa para o Brasil? Centro de Gestão e Estudos Estratégicos, Brasília
- Chazdon RL (2003) Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. *Perspect Plant Ecol Evol Syst* 6:51–71. <https://doi.org/10.1078/1433-8319-00042>
- Clarke KR (1993) Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Aust. J. Ecol.* 18:117–143
- Cook WM, Yao J, Foster BL, et al (2005) Secondary Succession in an Experimentally Fragmented Landscape: Community Patterns across Space and Time. *Ecology* 86:1267–1279
- Costa RC, Araújo, FS (2012) Physiognomy and structure of a caatinga with *Cordia oncocalyx* (Boraginaceae), a new type of community in Andrade-Lima's classification of caatingas. *Rodriguésia* 63:269–276.
- Crawley MJ (2013) *The R Book*. New York: John Wiley and Sons, Inc.
- Crósta AP (1992) *Processamento digital de imagens de sensoriamento remoto*. Ed. rev. Campinas, SP: IG/UNICAMP.
- D'Angiolella GLB, Vasconcelos VLD (2004) BHídrico GD 4.0-2004: Planilha eletrônica para cálculo do balanço hídrico climatológico. *Revista Bahia Agrícola* 6:14–16.
- EMBRAPA [Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária] (2013) *Sistema Brasileiro de Classificação de Solos*. Embrapa Solos, Rio de Janeiro.
- Fearnside P (2005) Deforestation in Brazilian Amazonia: History, Rates, and Consequences. *Conservation Biology* 19:680–688.
- Ferraz JSF, Ferreira RLC, Silva JAA, Meunier IMJ, Santos MVF (2014) Estrutura do componente arbustivo-arbóreo da vegetação em duas áreas de caatinga, no município de Floresta, Pernambuco. *Revista Árvore* 38:1155–1164.
- Ferraz RC, Mello AA, Ferreira RA, Prata APN (2013) Levantamento fitossociológico em área de caatinga no monumento natural gruta do angico, Sergipe, Brasil. *Revista Caatinga* 26:89–98.
- Figueirôa JM de, Pareyn FGC, Araújo E de L, et al (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. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.04.008>

- Flora do Brasil 2020 em construção. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>>. Acesso em: 19 Nov. 2019
- FUNCEME (1993) Áreas degradadas susceptíveis aos processos de desertificação no Estado do Ceará – 2ª aproximação. An. do VII Simpósio Bras. Sensoriamento Remoto 156–161
- Gibson L, Lee TM, Koh LP, et al (2011) Primary forests are irreplaceable for sustaining tropical biodiversity. *Nature* 478:378–381.
- Gonçalves ML, Andrade-Netto ML, Zullo J, Costa JAF (2008) Classificação não-supervisionada de imagens de sensores remotos utilizando redes neurais auto-organizáveis e métodos de agrupamentos hierárquicos. *Revista Brasileira de Cartografia* 60:17–29.
- Guariguata MR, Ostertag R (2001) Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *For Ecol Manage* 148:185–206
- Holdridge LR (1966) The life zone system. *Adansonia* 6:199-203.
- IBGE [Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística], 2012. Manual técnico da vegetação brasileira. Disponível em: <<http://biblioteca.ibge.gov.br/visualizacao/livros/liv63011.pdf>> Acesso em: 03 Abr. 2019
- Jucá-Neto CR (2009) Primórdios Da Rede Urbana Cearense. *Mercator* 8:77–102.  
<https://doi.org/10.4215/rm2009.0816.0006>
- Legendre P, Legendre L (2012) Numerical ecology. 3rd English edition. Elsevier Science
- Lemos JR, Meguro, M (2015) Estudo fitossociológico de uma área de caatinga na Estação Ecológica (ESEC) de Aiuaba, Ceará, Brasil. *Biotemas* 28:39–50.
- Lévesque M, McLaren KP, McDonald MA (2011) Recovery and dynamics of a primary tropical dry forest in Jamaica, 10years after human disturbance. *For Ecol Manage* 262:817–826.  
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.05.015>
- Lima BG, Coelho MFB (2015) Estrutura do componente arbustivo-arbóreo de um remanescente de caatinga no estado do Ceará, Brasil. *Cerne* 21:665–672.
- Lopes CGR, Ferraz EMN, Castro CC de, et al (2012) Forest succession and distance from preserved patches in the Brazilian semiarid region. *For Ecol Manage* 271:115–123.  
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.01.043>
- Luoga EJ, Witkowski ETF, Balkwill K (2004) Regeneration by coppicing (resprouting) of miombo (African savanna) trees in relation to land use. *Forest Ecology and Management* 189:23–35.

- McGarigal K, Cushman SA, Ene E (2012) Fragstats v4: Spatial Pattern Analysis Program for Categorical and Continuous Maps. Computer software program produced by the authors at the University of Massachusetts.
- MEA [Millennium Ecosystem Assessment]. 2005. Ecosystems and Human Well-Being: Synthesis. Island Press, Washington, DC.
- Mendonça ES, Matos ES (2005) Matéria orgânica do solo: métodos de análises. Viçosa, UFV.
- MMA [Ministério do Meio Ambiente] (2005) Ministério do Meio Ambiente - MMA. Ministério da Ciência e Tecnologia - MCT. Portaria interministerial n° 1, de 09 de março de 2005. Atualiza os critérios que delimitam a região semiárida do Nordeste. Diário Oficial da União.
- MMA [Ministério do Meio Ambiente] (2007a) Atlas das áreas susceptíveis à desertificação do Brasil, Secretaria de Recursos Hídricos, Universidade Federal da Paraíba; Marcos Oliveira Santana, orgs. Brasília: MMA.
- MMA [Ministério do Meio Ambiente] (2007b) Áreas prioritárias para a conservação, uso sustentável e repartição de benefícios da biodiversidade brasileira: Atualização - Portaria MMA N° 09, 23 de janeiro de 2007. Ministério do Meio Ambiente, Secretaria de Biodiversidade e Florestas, Brasília
- MMA [Ministério do Meio Ambiente] (2017) Unidades de Proteção Integral. <http://www.mma.gov.br/areas-protegidas/unidades-de-conservacao/categorias> (accessed 18.08.17).
- Mori SA, Silva LAM, Lisboa G, Coradin L (1989) Manual de manejo do herbário fanerogâmico, 2nd ed. CEPLAC, Ilhéus, BA
- Muñiz-Castro MA, Williams-Linera G, Benayas JMR (2006) Distance effect from cloud forest fragments on plant community structure in abandoned pastures in Veracruz, Mexico. *J Trop Ecol* 22:431–440. <https://doi.org/10.1017/S0266467406003221>
- Nepstad DC, Stickler CM, Soares-Filho B, et al (2008) Interactions among Amazon land use, forests and climate: prospects for a near-term forest tipping point. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 363:1737–1746.
- NIMER E (1989) Climatologia do Brasil. IBGE: Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais, Rio de Janeiro
- Nunes LAPL, Araújo-Filho JA, Menezes RI de Q (2006) Impacto Da Queimada E Do Pousio Sobre a Qualidade De Um Solo Sob Caatinga No Semi- Árido Nordestino. *Rev Caatinga* 19:200–208
- Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, et al (2017) Vegan: Community Ecology Package. R package version: 2.4-4. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan> 2017
- Pereira IM, Andrade AL, Sampaio ESBV, et al (2003) Use-history Effects on Structure and Flora of Caatinga. *Biotropica* 35:154–165.

- Pivello VR (2005) Manejo de fragmentos de Cerrado: princípios para a conservação da biodiversidade. In: Scariot A, et al (eds.) Cerrado: ecologia, biodiversidade e conservação. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, pp. 401–413.
- Reddy SJ (1983) Climatic classification: the semi-arid tropics and its environment - a review. *Pesqui Agropecuária Bras* 18:823–847
- Riegelhaupt EM, Pareyn FGC (2010) A questão energética. In: Gariglio MA, Sampaio EVSB, Cestaro LA, et al (eds.) *Uso sustentável e conservação dos recursos florestais da caatinga*. Brasília: Serviço Florestal Brasileiro, pp. 65–75.
- Riegelhaupt EM, Pareyn FGC, Gariglio MA (2010) O manejo florestal como ferramenta para o uso sustentável e conservação da caatinga. In: Gariglio MA, Sampaio EVSB, Cestaro LA, et al (eds.) *Uso sustentável e conservação dos recursos florestais da caatinga*. Brasília: Serviço Florestal Brasileiro, pp. 29–48.
- Rodal MJN (1992) *Fitossociologia da vegetação arbustivo-arbórea em quatro áreas de caatinga em Pernambuco*. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Rodrigues ASL, Andelman SJ, Bakan MI, et al (2004) Effectiveness of the global protected area network in representing species diversity. *Nature* 428:640–643.  
<https://doi.org/10.1038/nature02422>
- Sampaio EVDSB, Araújo EDL, Salcedo IH, Hessen H (1998) Regeneração da vegetação de caatinga após corte e queima, em Serra Talhada, PE. *Pesqui Agropecu Bras* 33:621–632
- Sampaio EVSB (1995) Overview of the Brazilian caatinga. In: Bullock S, Mooney HA, Medina E (eds.) *Seasonally Dry Tropical Forests*. Cambridge University Press, New York, pp. 35–58.
- Sampaio EVSB (1996) *Fitossociologia*. In: Sampaio EVSB, Mayo SJ, Barbosa MRV (eds.), *Pesquisa botânica nordestina: progresso e perspectivas*. Recife, Sociedade Botânica do Brasil, pp. 203–224.
- Sampaio EVSB (2010) Caracterização do bioma caatinga. In: Gariglio MA, Sampaio EVSB, Cestaro LA, et al (eds.) *Uso sustentável e conservação dos recursos florestais da caatinga*. Brasília: Serviço Florestal Brasileiro, pp. 29–48.
- Sampaio EVSB, Menezes RSC, Sampaio Y de SB, de Freitas ADS (2017) Sustainable agricultural uses in the Caatinga. In: Silva JMC, Leal IR, Tabarelli M (eds) *Caatinga: The Largest Tropical Dry Forest Region in South America*. Springer, Berlim, pp 413–428
- Scarano FR, Santos I, Martins ACI, et al (2012) *Biomias brasileiros – retratos de um país plural*. Casa da Palavra, Rio de Janeiro.
- Silva AC da C, Prata AP do N, Mello AA de, Santos ACA da S (2013) Síndromes de dispersão de Angiospermas em uma Unidade de Conservação na Caatinga, SE, Brasil. *Hoehnea* 40:601–609.  
<https://doi.org/10.1590/s2236-89062013000400003>

- Silva JRC (2000) Erosão e produtividade do solo no semiárido. In: Oliveira TS, Assis-Júnior RN, Romero RE, Silva JRC (eds.). Agricultura, sustentabilidade e o semiárido. Fortaleza, Universidade Federal do Ceará: SBCS, pp. 168–213.
- Silva MCNA, Rodal MJN (2009) Padrões das síndromes de dispersão de plantas em áreas com diferentes graus de pluviosidade, PE, Brasil. *Acta Bot Brasilica* 23:1040–1047
- Singh SP (1998) Chronic disturbance, a principal cause of environmental degradation in developing countries. *Environ Conserv* 25:1–2. <https://doi.org/10.1017/S0376892998000010>
- Souza JT, Ferraz EMN, Albuquerque UP, Araújo EL (2014) Does proximity to a mature forest contribute to the seed rain and recovery of an abandoned agriculture area in a semiarid climate? *Plant Biol* 16:748–756. <https://doi.org/10.1111/plb.12120>
- Tabarelli M, Vicente A, Barbosa DCA (2003) Variation of seed dispersal spectrum of woody plants across a rainfall gradient in north-eastern Brazil. *Journal of Arid Environments* 53:197–210.
- Tedesco MJ, Gianello G, Bissani CA, et al (1995) Análise de solo, plantas e outros materiais. 2. ed Porto Alegre, Universidade do Rio Grande do Sul.
- Vieira DLM, Scariot A (2006) Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration. *Restor Ecol* 14:11–20
- Yeomans JC, Bremner JM (1988) A rapid and precise method for routine determination of organic carbon in soil. *Commun Soil Sci Plant Anal* 19:1467–1476. <https://doi.org/10.1080/00103628809368027>

3

– CAPÍTULO 2 –

DIVERSIDADE DE PLANTAS E SERVIÇOS ECOSISTÊMICOS EM ÁREAS  
SUSCEPTÍVEIS À DESERTIFICAÇÃO NO SEMIÁRIDO BRASILEIRO

Capítulo apresentado na forma de artigo segundo as normas da revista Applied Vegetation Science (ISSN:1654-109X; Impact factor:3.568).

## **Diversidade de plantas e serviços ecossistêmicos em áreas susceptíveis à desertificação no semiárido brasileiro**

### **Resumo**

**Objetivos:** Avaliar o potencial biológico vegetal e de serviços ecossistêmicos de provisão em remanescentes de vegetação nativa presentes em áreas sob uso crônico e susceptíveis à desertificação.

**Localização:** Áreas susceptíveis à desertificação do estado do Ceará, semiárido brasileiro.

**Métodos:** Baseado no mapeamento do estado atual da cobertura vegetal lenhosa de cada um dos três núcleos susceptíveis à desertificação, totalizando 17.042 km<sup>2</sup>, identificamos três níveis de cobertura: aberta (49,00±16,90 ind./plot), intermediária (130,00±63,92 ind./plot) e fechada (204,91±160,04 ind./plot). Em cada um dos núcleos, sorteamos quatro pontos ao longo de um gradiente de precipitação. Em cada ponto, instalamos três plots de 30 x 30 m (0,09 ha), um em cada nível de cobertura vegetal, com equidistância mínima de 500 m, totalizando 12 plots por núcleo e amostragem total de 36 plots (3,24 ha). Analisamos os efeitos da estrutura da paisagem sobre as diversidades taxonômica, filogenética e funcional (RaoQ) e a média ponderada da comunidade (CWM) para traços funcionais relacionados à provisão de serviços ecossistêmicos. Fizemos análises de variância (ANOVA) aninhada para testarmos se os CWMs e as diversidades taxonômica, filogenética e funcional diferiam estatisticamente entre os níveis de cobertura e de precipitação.

**Resultados:** A riqueza de espécies nas parcelas de vegetação fechada (9,67±1,55) e intermediária foram similares (8,25±2,37), mas superiores à registrada nas parcelas de vegetação aberta (4,75±0,96), assim como uma menor diversidade filogenética e funcional. Nos fragmentos de vegetação aberta predominam espécies de folhas simples e maior espessura, dispersão anemocórica e baixa resistência à implosão de vasos do xilema. Em relação aos serviços ecossistêmicos estudados, não verificamos diferenças entre os níveis de cobertura vegetal e os mesmos não foram influenciados pelo gradiente espacial de precipitação pluviométrica. Tais resultados indicam que nos diferentes fragmentos analisados não há perda de serviços ecossistêmicos de provisão.

**Conclusões:** O fato de nos fragmentos mais abertos ocorrerem espécies com folhas simples e mais espessas e de maior vulnerabilidade à implosão de vasos do xilema (baixa densidade da madeira), é indicativo da perda de potencial madeireiro e forrageiro e maior vulnerabilidade de perda de espécies diante do aumento da aridez ocasionado pelo aquecimento global. Porém, paisagens susceptíveis à desertificação, que ainda apresentam fragmentos

remanescentes de vegetação nativa podem manter a provisão de serviços ecossistêmicos, e se minimizados os distúrbios antropogênicos crônicos, ainda são passíveis de regeneração natural e reversão da susceptibilidade à desertificação.

**Palavras-chave:** distúrbio antropogênico crônico; diversidade funcional; diversidade filogenética; redundância funcional; resiliência; desertificação; terras secas; caatinga.

**Abstract**

**Objectives:** To evaluate the wood plant diversity and provision of ecosystem services in native vegetation remnants present in areas under chronic use and susceptible to desertification.

**Location:** Areas susceptible to desertification in the state of Ceará, in Brazil's semiarid region.

**Methods:** Based on current state maps of the woody vegetation coverage of each of three nuclei susceptible to desertification, we identified three levels of cover: open ( $49.00 \pm 16.90$  ind./plot), intermediate ( $130.00 \pm 63.92$  ind./plot) and closed ( $204.91 \pm 160.04$  ind./plot). In each of the three nuclei, we selected four points over a rainfall gradient. At each point, a 30 x 30m (0.09 ha) plot was installed at each level of vegetation cover, with a minimum equidistance of 500m between plots. Hence 12 plots were sampled per nucleus, and an overall total of 36 plots (3.24 ha) were sampled. We analyzed the effects of landscape structure on taxonomic, phylogenetic and functional diversity (RaoQ), and the average community weighted mean (CWM) for functional traits related to the provision of ecosystem services. We performed nested analysis of variance (ANOVA) to test whether CWMs and taxonomic, phylogenetic and functional diversities differed statistically between the levels of vegetation cover and rainfall.

**Results:** Species richness in the closed ( $9.67 \pm 1.55$ ) and intermediate ( $8.25 \pm 2.37$ ) vegetation cover plots was similar, but higher than recorded for the open vegetation plots ( $4.75 \pm 0.96$ ), which had lower phylogenetic and functional diversity. In the open vegetation fragments, species with simple, thick leaves, anemochoric dispersal and low resistance to xylem vessel implosion predominated. In relation to the ecosystem services studied, we did not find differences between the levels of vegetation coverage, and these were not influenced by the spatial rainfall gradient. These results indicate that there was no loss of ecosystem service provision in the different fragments analyzed.

**Conclusions:** The fact that species with simple, thicker leaves and greater vulnerability to xylem vessel implosion (low wood density), occurred in the most open fragments indicates a loss of timber and forage potential, and greater vulnerability to increased aridity caused by global warming. However, landscapes susceptible to desertification, which still have remnants of native vegetation, can maintain the provision of ecosystem services, and if chronic anthropogenic disturbances are minimized, they are still liable to natural regeneration and reversal of desertification susceptibility.

**Keywords:** chronic anthropogenic disturbance; functional diversity; phylogenetic diversity; functional redundancy; resilience; desertification; dry lands; caatinga.

### 3.1 Introdução

Os cenários atuais de previsão de mudanças globais associados à expansão e ao aumento da intensidade de uso da terra indicam grandes efeitos negativos sobre a biodiversidade (Sala et al., 2000; Pimm et al., 2014; IPCC, 2014), e também na oferta de serviços ecossistêmicos (ver Chapin et al., 2000; Loreau et al., 2001; Butchart et al., 2010; Costanza et al., 2014, Lü et al., 2014; Han et al., 2017; Cord et al., 2017; Hu et al., 2018). Serviços ecossistêmicos são os benefícios obtidos a partir da natureza (e.g., lenha, forragem, plantas apícolas, ornamentais, purificação da água, recreação, alimentos) e que sustentam o bem-estar humano (Costanza et al., 1997; MEA, 2005).

A forma como os serviços ecossistêmicos são afetados depende do tipo, intensidade e duração do distúrbio nas comunidades, bem como de quais espécies são mais vulneráveis e da ordem em que as espécies são perdidas (Petchey; Gaston, 2002; Laliberté et al., 2010). Nos casos em que apenas uma ou poucas espécies realizam uma determinada função no ecossistema, após um determinado distúrbio, o declínio do serviço ecossistêmico pode ser rápido (Naeem; Li, 1997). Em comunidades consideradas mais resilientes a determinados distúrbios, várias espécies desempenham funções similares (redundância funcional) e, neste caso, a perda de uma espécie pode ser compensada por outra com função similar (Körner, 1993; Naeem; Li, 1997; Dobson et al., 2006).

Em ambientes sob distúrbio crônico, segundo Carreño-Rocabado et al. (2012), espécies com traços funcionais indicativos de crescimento rápido (espécies aquisitivas) tendem a ser favorecidas e predominam na vegetação remanescente. Sabemos que há uma estreita relação entre distúrbio, diversidade (taxonômica, funcional e filogenética) e serviços ecossistêmicos (Díaz et al., 2006; Cardinale et al., 2012; Mace; Norris; Fitter, 2012; Lavorel, 2013), como alimento para animais (Díaz et al., 2007), produção de biomassa (Moretti et al., 2013), culturas (Storkey et al., 2013, 2015), além da interação entre níveis tróficos (e.g., polinização, associação com micorrizas; Lavorel, 2013). Portanto, a análise da diversidade funcional baseada em traços que respondem especificamente às mudanças ambientais tais como: espessura foliar, densidade da madeira e tipo de dispersão (Lavorel; Garnier, 2002) são complementares às análises de riqueza taxonômica e de diversidade filogenética para compreendermos os efeitos dos distúrbios tanto na perda de biodiversidade, mas também na perda de serviços ecossistêmicos de provisão.

Os distúrbios crônicos são de baixo impacto, mas persistente ao longo do tempo, como por exemplo: a extração de lenha, a pecuária extensiva e a agricultura itinerante (Singh, 1998). As mudanças climáticas e a superexploração dos recursos naturais renováveis por atividades humanas resultam na diminuição da cobertura vegetal, perda de fertilidade do solo, comprometimento dos recursos hídricos e, conseqüentemente, perda de serviços ecossistêmicos e a desertificação da terra nas zonas áridas, semiáridas e subúmidas secas (UNCCD, 1994, UNCCD, 2012).

A manutenção de remanescentes de vegetação nativa em regiões susceptíveis à desertificação contribui para minimizar a perda de biomassa, riqueza taxonômica (Guariguata; Ostertag, 2001; Chazdon, 2003; Cook et al., 2005; Syrbe; Walz, 2012) e da diversidade filogenética e funcional nas áreas sob distúrbios (Gámez-Virués et al., 2015; Arroyo-Rodríguez et al., 2015) através da dispersão de diásporos provenientes de fragmentos de vegetação próximas, favorecendo a regeneração natural de áreas desmatadas (Cook et al., 2005; Lopes et al., 2012; Souza et al., 2014).

O extrativismo vegetal, o superpastoreio extensivo e a superexploração do solo por práticas não sustentáveis de agricultura de subsistência itinerante são as principais formas de uso crônico da terra no semiárido brasileiro (Sampaio et al., 1998; Sampaio et al., 2010; Sampaio et al., 2017). O extrativismo da vegetação nativa é considerado uma das fontes de renda para grande parte da população da zona rural (Figueirôa et al., 2006).

A vegetação nativa dominante nas terras baixas (< 500 m a.l.s.) do complexo embasamento cristalino da região semiárida brasileira é conhecida regionalmente por “Caatinga”, classificada como savana-estépica sensu IBGE (2012) e Very Dry Forest sensu Holdridge (1966). As alterações nesse ecossistema foram intensificadas desde os primórdios da colonização pelos europeus, como consequência da introdução da pecuária extensiva associada às práticas agrícolas rudimentares (Abreu, 1998; Andrade et al., 2005).

A intensificação da exploração aliada à baixa precipitação concentrada em três ou quatro meses consecutivos e às altas temperaturas dominantes na região (Aridez de 0,21 a 0,65; UNCCD, 1994) e o predomínio de solos rasos e pedregosos (Sampaio, 1995) tornam muitas áreas do semiárido brasileiro susceptíveis à desertificação (ASDs; FUNCEME, 1993; MMA, 2007). Diante de um histórico de ocupação centenário (Jucá-Neto, 2009) e do uso crônico (Sampaio et al., 1998; Sampaio et al., 2010; Sampaio et al., 2017), nossa principal pergunta é saber o quanto os remanescentes de vegetação nativa presentes nos três núcleos delimitados pela FUNCEME (1993), como susceptíveis à desertificação (cerca de 17.042 km<sup>2</sup>) no estado do Ceará, ainda mantêm de potencial biológico para provisão de serviços

ecossistêmicos. Nossa hipótese é que nas paisagens de locais de maior aridez e com menor cobertura vegetal ocorra maior perda de funções e de diversidade, com consequente perda de serviços ecossistêmicos.

## **3.2 Material e métodos**

### **3.2.1 Área de estudo**

Nossa pesquisa foi desenvolvida em cada um dos três núcleos susceptíveis à desertificação no estado do Ceará (Figura 1). Esses núcleos foram delimitados em 1993, pela Fundação Cearense de Meteorologia e Recursos Hídricos (FUNCEME), com base no índice de aridez, em mapas geológicos e de solo e na ocorrência de degradação de fatores físicos e biológicos, identificados a partir de técnicas de sensoriamento remoto, em uma série temporal de 1975 a 1990 (ver FUNCEME, 1993). Tais núcleos ocupam uma área de 17.042 km<sup>2</sup>, correspondente a 11,45% do território do Ceará. Os núcleos analisados nesse estudo estão submetidos a chuvas concentradas de janeiro a maio e sob temperatura média anual de 26°C e precipitação de 300 a 800 mm/ano, normalmente concentrada em 3 a 5 meses (ver Nimer et al., 1989), com clima do tipo BSh (semiárido quente) de acordo com a classificação de Köppen-Geiger (Peel et al., 2007). Os solos predominantes pertencem às classes leptosols, luvisols e planosols (IUSS, 2015) e a vegetação classificada como Very Dry Forest sensu Holdridge (1966).

A partir do mapeamento do estado atual da cobertura vegetal lenhosa de cada um dos três núcleos delimitados pela FUNCEME (1993), como susceptíveis ao processo de desertificação, identificamos três níveis de cobertura: aberta (49,00±16,90 ind./plot), intermediária (130,00±63,92 ind./plot) e fechada (204,91±160,04 ind./plot). Em cada um dos núcleos, sorteamos quatro pontos ao longo de um gradiente de precipitação. Para cada nível de cobertura lenhosa, sorteamos o fragmento mais próximo do centro do ponto, porém com equidistância mínima de 500m entre si. Em cada fragmento sorteado, instalamos um plot de 30 x 30 m (0,09 ha), totalizando três plots por ponto e 12 por núcleo susceptível à desertificação. A amostragem total, incluindo os três núcleos, foi de 36 plots (3,24 ha), 12 por cada nível de cobertura lenhosa. A precipitação pluviométrica média anual em cada núcleo variou de um mínimo de 230 mm a 1.642 mm no núcleo I (Irauçuba), de 234 mm a 1.383 mm no núcleo II (sertão dos Inhamuns) e de 237 mm a um máximo de 1.715 mm no núcleo III (médio Jaguaribe; série histórica de 37 anos).

### **3.2.2 Dados abióticos dos sítios amostrados**

A precipitação de cada parcela foi obtida a partir da interpolação do repositório mundial atualizado de dados climáticos do WorldClim 2.0 (Fick; Hijmans, 2017) a uma resolução de 1 km. Os dados foram obtidos usando o pacote “raster” v.3.0-7 em R (Hijmans, 2019).

Em cada parcela, coletamos amostras de solos nas profundidades de 0-15 e 15-30 cm. Essas amostras foram previamente secas ao ar livre, destorroadas, peneiradas e armazenadas para posteriores análises. Analisamos os componentes químicos do solo (carbono orgânico e nitrogênio total; detalhe em Material Suplementar 1).

Para analisar os efeitos da estrutura da paisagem sobre as diferentes facetas da diversidade (taxonômica, filogenética e funcional), assim como sobre os traços coletados, construímos buffers circulares com raio de 500 m, circundando as parcelas nos níveis de cobertura vegetal lenhosa aberta, intermediária e fechada e mapeamos as 36 paisagens (McGarigal et al., 2012). O mapeamento e classificação da cobertura vegetal foi feito com base em imagens de satélite Landsat 8, adquiridas na base de dados NASA-USGS (2015) (<http://earthexplorer.usgs.gov>), com resolução espacial de 30 m e no nível de reflectância de superfície e imagens de satélite do Google Earth (Macêdo et al. in preparation).

Calculamos as seguintes métricas de paisagem: a) área da classe – área de todos os fragmentos das três classes de cobertura de vegetação (aberta, intermediária e fechada) em hectares; b) porcentagem da paisagem – porcentagem de ocupação de fragmentos de mesma classe na paisagem; c) número de fragmentos da classe existentes na paisagem; d) índice de maior fragmento – corresponde à porcentagem da paisagem ocupada pela área do maior fragmento da classe; e) índice de divisão da paisagem – é igual a 1 quando a paisagem é formada por uma única mancha e aumenta à medida que a vegetação fechada se torna menor e mais dispersa na paisagem (McGarigal et al., 2012). O mapeamento e as métricas de paisagem foram feitas usando QGis (v2.18) e Fragstats (v4.2.1, McGarigal et al., 2012) no nível de classe paisagem.

### **3.2.3 Dados da vegetação**

Em cada parcela mensuramos todos os indivíduos com diâmetro ao nível do solo (DNS)  $\geq 3$  cm e altura  $\geq 1$  m, conforme recomendado por Rodal et al. (2013). O sistema de classificação botânica adotado foi baseado no Angiosperm Phylogeny Group IV (APG, 2016) e as grafias foram verificadas na Lista de Espécies da Flora do Brasil 2020 (Flora do Brasil, 2019).

A partir do conjunto de espécies construímos uma árvore filogenética usando a função “phylo.maker” do pacote V.PhyloMaker em R (Jin; Qian, 2019). A mega-árvore usada como referência foi derivada da filogenia datada de Smith e Brown (2018) para plantas de sementes (GBOTB) e da filogenia de Zanne et al. (2014) para pteridófitas, e inclui 74.533 espécies e todas as famílias de plantas vasculares existentes, é a maior filogenia datada para plantas vasculares (Jin; Qian, 2019). A matriz de distância filogenética foi transformada em raiz quadrada, como sugerido por Letten e Cornwell (2015). Segundo esses autores a dissimilaridade do traço aumenta linearmente com o tempo de divergência, para minimizar esse viés fizemos a transformação em raiz quadrada.

Os traços funcionais foram amostrados apenas para as espécies com mais de cinco indivíduos. Essas espécies representaram 97,7% dos indivíduos nas áreas estudadas e corresponderam a 20 espécies (66,7% do total registrado) (Material Suplementar 2). Para cada espécie mensuramos 20 traços com significado funcional relacionado à capacidade competitiva e a resposta a distúrbios ambientais, segundo Cornelissen et al. (2003) e Pérez-Harguindeguy et al. (2013) (Material suplementar 3, Tabela 1). Seleccionamos os traços: gerais da planta (altura máxima e capacidade de rebrota), foliares (área foliar, área foliar específica, clorofila foliar, espessura da folha, segmentação e teor de matéria seca), madeira (densidade da madeira, capacidade de retenção de água, índice de vulnerabilidade à cavitação, potencial de condutividade hidráulica, resistência à implosão de vasos e teor de matéria seca), regenerativos (massa da semente e síndrome de dispersão) e traços relacionados ao provimento de serviços ecossistêmicos (associação micorrízica, síndromes de polinização e formas de uso da planta).

Para coleta de traços, seleccionamos cinco indivíduos de cada uma das espécies para cada um dos polígonos. Foram seleccionados indivíduos adultos, não sombreados e sem injúrias (e.g., danos físicos na planta como corte e herbivoria) de acordo com os protocolos estabelecidos por Cornelissen et al. (2003) e Pérez-Harguindeguy et al. (2013). Para medir os traços foliares, amostramos 10 folhas adultas de cada indivíduo (totalizando 50 amostras por espécie). Após a coleta, as amostras de folhas foram hidratadas com água destilada, no escuro por no mínimo oito horas até atingir a saturação hídrica (Cornelissen et al., 2003). As folhas saturadas foram pesadas (peso fresco) e escaneadas em medidor de área foliar (Laico LI-3000c), para obtenção da área foliar (LS). Posteriormente, as folhas foram secas em estufa a 70°C, por no mínimo 72 horas, até atingir peso constante, e em seguida, tiveram peso seco foliar (LDMC) mensurados. A área foliar específica (SLA) foi calculada através da razão entre LS e peso seco da folha. Medimos a espessura da folha ( $L_{th}$ ) evitando as nervuras

principais. Nas espécies com folhas compostas e recompostas, os traços foliares foram calculados para a folha completa (folíolos e/ou foliólulos), uma vez que segundo Hulshof e Swenson (2010) a variabilidade entre os folíolos é muito maior que entre as folhas ou entre os indivíduos da mesma espécie. A concentração de clorofila ( $\mu\text{g}\cdot\text{mm}^{-2}$ ) foi estimada com o auxílio de um SPAD (Soil Plant Analysis Development), com calibração baseada em Coste et al. (2010).

Para os traços da madeira coletamos três ramos de cada indivíduo (totalizando 30 amostras por espécie). Para densidade da madeira (SSD, razão entre peso seco e o volume da madeira), extraímos amostras cilíndricas de madeira (discos) na altura do peito (1,30 m; Trugilho et al., 1990). A casca dos discos foi retirada e as amostras foram imersas em água destilada, por cinco dias, para reidratar e atingir o ponto de saturação necessário às mensurações de volume e massa saturada. Para obtenção do teor de matéria seca da madeira (TDMC), as amostras foram secas em estufa à temperatura de  $103^{\circ}\text{C}$ , até atingir peso constante (Trugilho et al., 1990). Mensuramos a capacidade de retenção de água ( $\text{WC}_{\text{sat}} = \text{massa fresca saturada} - \text{massa seca}/\text{massa seca}$ ) segundo Borchert (1994).

A altura máxima ( $H_{\text{max}}$ ) por espécie foi considerada a média dos 25 indivíduos mais altos amostrados. Os traços: segmentação foliar, capacidade de rebrota, modo de dispersão, massa da semente, associação micorrízica e modo de polinização foram coletados com base em observações de campo, coleções de herbários (e.g., herbário EAC, SpeciesLink, 2019) e literatura publicada (e.g., Lorenzi, 2002; CNIP, 2019; detalhes em Material Suplementar 3).

Para as características hidráulicas da madeira, amostras de madeira foram fixadas em uma solução de formaldeído-ácido acético (FAA) a 70%, na proporção de 1:1:18 (Johansen, 1940) por 30 dias. Após o período de fixação, o material foi lavado com álcool a 70%, em intervalos de sete dias, e posteriormente preservados em álcool a 70%. Para produzir lâminas histológicas, amolecemos as amostras de madeira por dois processos (Barbosa et al., 2010): (1) fervidos em água e solução de glicerina (proporção 6:4) por vários períodos (de 2 a 45 horas); (2) imerso em solução de etilenodiamina ( $\text{C}_2\text{H}_4(\text{NH}_2)_2$ ) a 10% e mantido em estufa a  $40^{\circ}\text{C}$  por oito dias.

As amostras de madeira foram seccionadas em plano tangencial transversal, com espessuras entre 15 e  $25\mu\text{m}$ , utilizando um micrótomo de lâmina (HYRAX S50 - ZEISS). As seções foram limpas com hipoclorito de sódio a 20%, lavadas em água destilada e coradas com azul de astra e safranina, que garantem melhor contraste para a identificação de tecidos lignificados (Gerlach, 1984). Em seguida, as seções foram desidratadas em uma série crescente de etanol (Johansen, 1940) e montadas em lâminas com resina sintética. As secções

foram analisadas e fotografadas sob microscópio óptico (Leica DM4000 B Led) com uma câmera digital acoplada (Leica DFC295). Para padronizar a região do xilema, foram realizadas microfotografias nas porções mais externas próximas ao câmbio, incluindo os últimos anéis de crescimento (entre 3 e 5 anéis) para padronizar todas as espécies. Foram obtidas imagens com ampliação de 10x para medir parede do vaso (VW), diâmetro do vaso ( $d$  -  $\mu\text{m}$ ), densidade do vaso ( $N$  -  $\text{n}/\text{mm}^2$ ). Medimos uma área de  $1,2 \text{ mm}^2$  em cada imagem para todas as espécies. Ainda nas seções transversais, obtivemos imagens com ampliação de 40x e medimos o lúmen e a espessura dos dois vasos adjacentes para calcular a resistência à implosão do vaso  $(t/b)^2$ . Para cada indivíduo, medimos 10 pares de vasos, totalizando 30 pares por espécie. Analisamos e medimos todas as imagens no software WinCELL Pro 2016a (Regent Instruments Inc, Canadá).

Nós calculamos o Índice de Vulnerabilidade (VI - razão entre o diâmetro e a frequência dos vasos (Carlquist, 1977) e a condutividade hidráulica potencial ( $K_p$ ,  $\text{Kg m MPa}^{-1} \text{ s}^{-1}$ ) com base na lei de Hagen-Poiseuille (Poorter et al., 2010):  $K_p = (\pi\rho_w/128\eta) \times N \times (D_h)^4$ . Onde  $\rho_w$  é a densidade da água a  $20^\circ\text{C}$  ( $998,2 \text{ kg m}^{-3}$ ),  $\eta$  é a viscosidade da água a  $20^\circ\text{C}$  ( $1,002 \times 10^{-3} \text{ Pa s}$ ),  $N$  é a densidade do vaso e  $D_h$  é a diâmetro hidráulico dos vasos em metros.

Calculamos a resistência potencial à implosão do vaso  $(t/b)^2$  para avaliar a tolerância do vaso a pressões negativas durante o estresse hídrico, pela equação proposta por Hacke e Sperry (2001):  $RI = (t/b)^2$ . Onde  $t$  é a soma da espessura da parede de dois elementos de vaso adjacentes e  $b$  é o diâmetro máximo do elemento de vaso. Finalmente, calculamos o índice de vulnerabilidade potencial para a ocorrência de embolia (IV) pela equação (Carlquist, 1977):  $IV = d/N$ . Onde  $d$  ( $\mu\text{m}$ ) é o diâmetro médio do lúmen do vaso e  $N$  ( $\text{mm}^{-2}$ ) é a densidade dos vasos.

### 3.2.4 Análise dos dados

Para remover variáveis colineares, realizamos correlações de Pearson para cada conjunto de dados (traços funcionais, métricas das paisagens e variáveis abióticas). Variáveis com correlação maior que 0,80 foram excluídas das análises (Material Suplementar 4). Adicionalmente, utilizamos análises de componentes principais (PCA) para confirmar a colinearidade. Excluímos as variáveis nas quais os eixos da ordenação foram sobrepostos. Variáveis com pouco significado biológico também foram removidas das análises (Material Suplementar 4). Assim, foram analisadas apenas precipitação média anual, índice de aridez, matéria orgânica e porcentagem de cobertura vegetal (Material Suplementar 4). Dessa

maneira, parcelas com menor cobertura vegetal lenhosa tendem a se localizar em paisagens também com menor densidade vegetacional e em solos menos férteis (Material Suplementar 4).

Calculamos a média ponderada da comunidade (CWM – community weighted mean) para cada traço funcional e serviços ecossistêmicos (Garnier et al., 2004). Os quais também foram correlacionados entre si por meio da correlação de Pearson (Material Suplementar 5). Os traços qualitativos foram transformados em variáveis binárias (variáveis dummy) para permitir análises quantitativas (Pillar et al., 2009). A diversidade taxonômica (TD), filogenética (PD) e funcional (FD) foi calculada usando o índice da entropia quadrática de Rao (RaoQ), esse índice representa a dissimilaridade média entre todas as espécies ocorrentes em uma mesma assembleia (Botta-Dukát, 2005; Laliberté; Legendre, 2010). A entropia quadrática de Rao é calculada a partir de uma matriz de distância espécie-espécie (equidistante, distância de Gower e filogenética para diversidade taxonômica, funcional e filogenética, respectivamente) via função Rao corrigida baseando-se em números equivalentes (Jost, 2007) e para índice de diversidade potencialmente negativo (Villéger; Mouillot, 2008; Bello et al., 2010) (versão 3.6.0; R Development Core Team, 2019).

Testamos se os CWMs e as diversidades taxonômica, filogenética e funcional diferiam estatisticamente entre os níveis de cobertura e de precipitação a partir de análises de variância (ANOVA) aninhada para as parcelas próximas, ou seja, as três parcelas com diferentes níveis de cobertura, mas que estavam próximas em um mesmo polígono. Com isso, pudemos controlar a proximidade entre parcelas ao mesmo tempo em que analisamos a influência da variável ambiental e climática (Zar, 2010). O teste post-hoc de Tukey foi utilizado quando necessário e as análises foram realizadas no pacote “nlme” (Pinheiro et al., 2018). Todas as análises foram realizadas em R (versão 3.6.0; R Development Core Team, 2019).

### 3.3 Resultados

O número de espécies por plot na vegetação fechada ( $9.67 \pm 1.55$ ) e intermediária foram similares ( $8.25 \pm 2.37$ ), o dobro do registrado nas parcelas de vegetação aberta ( $4.75 \pm 0.96$ ). Dentre as 20 espécies analisadas neste estudo, dez espécies (50%) ocorreram nos três níveis de cobertura vegetal (Tabela 1; Material Suplementar 2). As espécies com maior número de indivíduos por plot na vegetação fechada foram *Poincianella bracteosa* ( $38,7 \pm 37,9$  ind.), seguida por *Croton blanchetianus* ( $36,4 \pm 61,5$  ind.) e *Mimosa caesalpiniiifolia* ( $24,3 \pm 24,6$  ind.), respectivamente. No nível intermediário predominaram *C. blanchetianus* ( $51,2 \pm 70,4$  ind.), *P. bracteosa* ( $24,6 \pm 20,0$  ind.) e *M. caesalpiniiifolia* ( $12,3 \pm 10,6$

ind.), respectivamente. Na vegetação aberta predominaram as espécies *Aspidosperma pyriforme* (12,8±14,2 ind.), *Combretum leprosum* (10,8±11,5 ind.) e *P. bracteosa* (6,8±6,0 ind.), respectivamente.

Comparativamente aos fragmentos de cobertura lenhosa intermediária e fechada, os fragmentos de cobertura aberta apresentaram menor riqueza taxonômica e menor diversidade filogenética e funcional (Figura 2, Material Suplementar 5). Além da redução nas diversidades taxonômica, filogenética e funcional nos fragmentos de cobertura lenhosa aberta, predominam espécies de folhas simples, com maior espessura foliar, dispersas pelo vento e com baixa resistência à implosão de vasos do xilema (indicativo de baixa densidade da madeira) (Figura 3, Material Suplementar 5). Os fragmentos de vegetação intermediária e fechada sob maior precipitação pluviométrica não diferiram em termos de serviços ecossistêmicos em relação aos de vegetação aberta. Porém, além de apresentarem maior riqueza taxonômica, o dobro do número de espécies, também apresentaram maior diversidade filogenética e funcional, demonstrando que detêm não só maior número de indivíduos (maior biomassa), mas, potencialmente, também apresentam maior disponibilidade de serviços ecossistêmicos, visto que apresentam maior diversidade funcional (Figura 2, Material Suplementar 5).

Se considerarmos apenas a presença de determinados serviços ecossistêmicos, não verificamos variação relacionada ao nível de cobertura vegetal e nem a variação espacial na precipitação pluviométrica (Material suplementar 5). Tais resultados indicam que nos diferentes fragmentos analisados não há perda de provisão de serviços ecossistêmicos. Porém, o fato de nos fragmentos mais abertos apresentarem as espécies de maior vulnerabilidade à implosão dos vasos do xilema (menor densidade da madeira) e com folhas mais espessas, é indicativo de perda de potencial madeireiro e forrageiro e maior vulnerabilidade ao aumento da aridez diante do aquecimento global.

### 3.4 Discussão

A maior riqueza de espécies não forrageiras constituída por folhas simples e grossas, dispersão pelo vento e baixa resistência à implosão dos vasos do xilema nas áreas de vegetação mais aberta são indicativos de perda de potencial madeireiro e forrageiro. As áreas suscetíveis ao processo de desertificação do Ceará estão sob uso crônico desde o início da colonização europeia. Conforme Jucá-Neto (2009), os primórdios da urbanização no Ceará estão localizadas em tais áreas. Nas áreas com maior intensidade de uso, remanescentes de vegetação aberta, a predominância de *Aspidosperma pyriforme* e *Combretum leprosum*

demonstra que as espécies que têm resistido aos distúrbios crônicos seculares são de baixo valor madeireiro e forrageiro.

A maior diversidade funcional e filogenética nas áreas com maior cobertura vegetal e maior precipitação indica um aumento de funções. Entretanto, apesar das diferenças na composição funcional e diversidade nas paisagens, a perturbação e a pluviosidade não influenciaram na oferta de serviços ecossistêmicos, indicando que as comunidades são redundantes às perturbações e ao clima (ver Laliberté et al., 2010). O uso crônico da terra reduziu significativamente a redundância funcional das espécies (o número de espécies que contribuem de maneira semelhante para um serviço do ecossistema) e a diversidade de respostas. Conforme Laliberté et al. (2010), espécies funcionalmente similares podem responder de forma diferente a um determinado distúrbio. Isso é possível devido às características intrínsecas de cada espécie, que pode ou não favorecer sua permanência após o distúrbio (capacidade de rebrota, síndrome de dispersão e outros) (Laliberté et al., 2010). Assim como o uso pelas comunidades locais favorece espécies menos valiosas economicamente (Sampaio et al., 2017).

O fato de nas áreas abertas dominarem espécies que apresentam vasos do xilema com maior vulnerabilidade à implosão, tais como: *Jatropha mollissima*, *Cnidoscolus quercifolius* e *Combretum leprosum*, são indícios de que tais espécies poderão não resistir ao aumento da aridez com o aquecimento global. Traços caulinares e de ramos estão relacionados com transporte de água, armazenamento de carboidratos, biomecânica de árvores, fenologia de folhas e crescimento (Chave et al., 2009; Poorter et al., 2010; Markesteijn et al., 2011) e a maior resistência à implosão é resultado de maior investimento em estruturas de sustentação (e.g., celulose, lignina; Kelley et al., 1987; Lima et al., 2018) que reforçam e evitam o colapso dos vasos (Hacke et al., 2001; Jacobsen et al., 2007). Entretanto, a menor resistência à implosão é uma desvantagem mecânica contra potencial hídrico muito baixo (Jacobsen et al., 2007), comum em espécies de áreas com déficit hídrico elevado, como a caatinga (Lima et al., 2018). Para essas espécies dominarem atualmente nas áreas mais secas e mais abertas dos núcleos em processo de desertificação, possivelmente há compensação em outros traços, que diminuem essa desvantagem, como por exemplo, maior espessura foliar. Folhas de maior espessura foliar são comumente relatadas na literatura para locais com maior exposição ao sol e com solos menos férteis (Shipley, 1995; Poorter et al., 2009). Além disso, folhas mais grossas tendem a ter baixos teores de nutrientes, alta concentração de lignina e metabólitos secundários (e.g., taninos e fenóis), reduzindo assim a palatabilidade (Pérez-Harguindeguy et al., 2003; Mason et al., 2011; Pérez-Harguindeguy et al., 2013), comuns em áreas com

histórico de pastejo intensivo (Southwood et al., 1986; Sampaio et al., 2010; Mason et al., 2011; Rito et al., 2017a).

A predominância de espécies anemocóricas é comum em florestas secas (Griz; Machado, 2001; Silva; Rodal, 2009; Vieira; Scariot, 2006; Silva et al., 2013), devido ao predomínio de algumas famílias, tais como Fabaceae, Euphorbiaceae, Bignoniaceae e Apocynaceae (Leal et al., 2017). Os distúrbios antrópicos podem reduzir a riqueza e abundância de espécies dispersas por animais (Opdam, 1990). De fato, espécies lenhosas com sementes pequenas, secas e dispersas pelo vento têm maiores chances de colonizar áreas pós-distúrbios e em início de sucessão do que as plantas dispersas por vertebrados (Cook et al., 2005; Vieira; Scariot, 2006; Lopes et al., 2012; Souza et al., 2014). Com a dispersão pelo vento, que ocorre principalmente na estação seca, as sementes podem germinar no início da estação chuvosa, aumentando as chances de sobrevivência do indivíduo (Vieira; Scariot, 2006).

Algumas espécies podem ter respostas positivas aos distúrbios crônicos (Rito et al., 2017b), tais como *Aspidosperma pyrifolium*, *Combretum leprosum*, *Croton blanchetianus*, *Jatropha mollissima* e *Poincianella bracteosa*. Essas espécies são frequentes nas áreas abertas deste estudo e também já citadas na literatura como comuns em áreas pós-distúrbios antrópicos na Caatinga (ver Andrade et al., 2005; Lopes et al., 2012; Ferraz et al., 2014; Rito et al., 2017a; Ribeiro et al., 2019). As espécies nativas tolerantes aos distúrbios antrópicos podem ser consideradas “vencedoras” e tendem a ser dominantes com a diminuição de espécies “perdedoras”, que são mais exploradas economicamente (ver Martorell et al., 2005; Tabarelli et al., 2012; Rito et al., 2017b). Por esse motivo, as espécies nativas mais sensíveis aos distúrbios antrópicos estão presentes nas áreas com cobertura vegetal mais fechada, como *Anadenanthera colubrina* e *Myracrodruon urundeuva*. Essas espécies geralmente são muito exploradas comercialmente, principalmente devido às propriedades físicas da madeira, que possuem alto valor calórico e duração de queima, facilidade de combustão, produzem pouca fumaça e odor agradável ao queimar (ver Ramos et al., 2008).

As áreas susceptíveis à desertificação são o resultado de um histórico de distúrbios agudos e crônicos. Esses distúrbios não afetam todas as espécies igualmente (ver Tschamtker et al., 2012; Ribeiro et al., 2015; Ribeiro-Neto et al., 2016; Rito et al., 2017a, Sfair et al., 2018), de maneira que há mudanças na diversidade taxonômica (ver Singh, 1998; Sagar et al., 2003; Cingolani et al., 2005; Díaz et al., 2007; Ribeiro et al., 2015; Ribeiro-Neto et al., 2016; Rito et al., 2017a), filogenética (ver Ribeiro et al., 2016; Oliveira et al., 2016; Arnan et al., 2018) e funcional (ver Rocha-Santos et al., 2019; Pinho et al., 2019). Entretanto, a perda de

diversidade taxonômica e funcional depende não somente da perturbação, mas também de recurso, como a água. Nossos resultados demonstram que áreas mais chuvosas em paisagens mais conservadas tendem a ter maior diversidade funcional e filogenética. Nos atuais cenários de mudanças climáticas as reduções nas chuvas (de 22% até 2100; Magrin et al., 2014), aumento nas temperaturas e eventos de secas mais frequentes e intensas previstas para o semiárido brasileiro (ver Collevatti et al., 2013; Magrin et al., 2014; IPCC, 2014), podem mudar a composição de espécies e os processos demográficos (Allen et al., 2017). Nesse contexto, as áreas susceptíveis ao processo de desertificação são ainda mais sensíveis às mudanças climáticas, visto que os impactos dos distúrbios podem ser ampliados com estresse hídrico (ver Chaturvedi et al., 2017), podendo haver perda de funções e história evolutiva, conforme indicam nossos resultados. Entretanto, é possível reduzir e recuperar áreas em processo de desertificação (ver Han et al., 2010; Stokes et al., 2010; Amiraslani; Dragovich, 2011; Yan et al., 2015), com o aumento da cobertura vegetal e a redução da erosão do solo (Reynolds et al., 2005).

### **3.5 Conclusão**

Este estudo demonstra que nas áreas susceptíveis ao processo de desertificação no semiárido brasileiro, localizadas no estado do Ceará, embora sob distúrbios antropogênicos desde os primórdios da colonização europeia, ainda mantém serviços ecossistêmicos de provisão tais como: espécies madeireiras, forrageiras, apícolas, energéticas, ornamentais e medicinais.

Baseado no predomínio de espécies com folhas simples e mais grossas, com maior vulnerabilidade à implosão de vasos do xilema (menor densidade da madeira) e dispersão pelo vento, verificamos que nos fragmentos mais abertos, embora a presença dos serviços ecossistêmicos de provisão seja similar aos de fragmentos de vegetação intermediária e fechada, o predomínio de espécies com tais traços funcionais são indicativos de redução do potencial madeireiro e forrageiro, quando comparados às outras áreas de maior biomassa. Porém, considerando o mosaico remanescente de vegetação formado por diferentes níveis de cobertura vegetal derivados das diferentes usos da terra, verifica-se que áreas susceptíveis à desertificação que apresentem tais características, ainda detêm potencial biológico e econômico que justificam ações do poder público no sentido de mitigar os distúrbios antropogênicos crônicos. Tais impactos poderão ser minimizados com a restauração das Áreas de Preservação Permanente, delimitação das Reservas Legais das propriedades rurais e criação de unidades de conservação para proteger o estoque genético de recolonização

potencial nas áreas mais degradadas e implementação de formas de manejo agropastoril compatíveis com a limitação do sistema.

### Agradecimentos

Este estudo foi financiado em parte pela Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código Financeiro 001, pelo Programa “Ciências Sem Fronteiras - SCF” - projeto « Evolução da perda de biodiversidade de áreas em processo de desertificação » (CNPq 400890-2014-3) e pelo INCT IN-TREE: Estudos interdisciplinares e transdisciplinares em ecologia e evolução (CNPq / CAPES / FAPESB).

### 3.6 Figuras

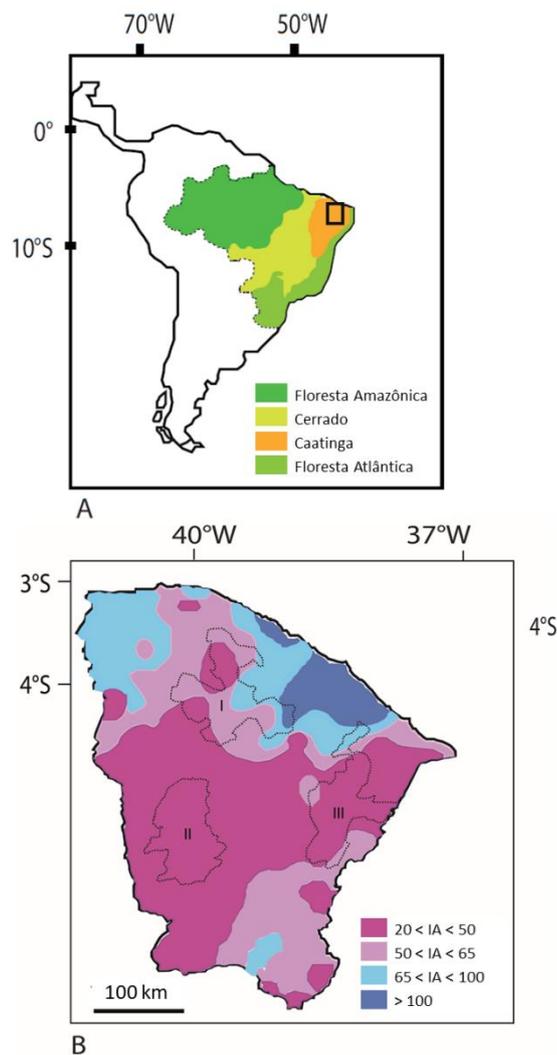


Figura 1. Mapa mostrando as áreas de estudo. A – localização do semiárido brasileiro. B – núcleos susceptíveis à desertificação no estado do Ceará, Brasil (I Região Irauçuba; II Região dos Inhamuns; III Região do Médio Jaguaribe).

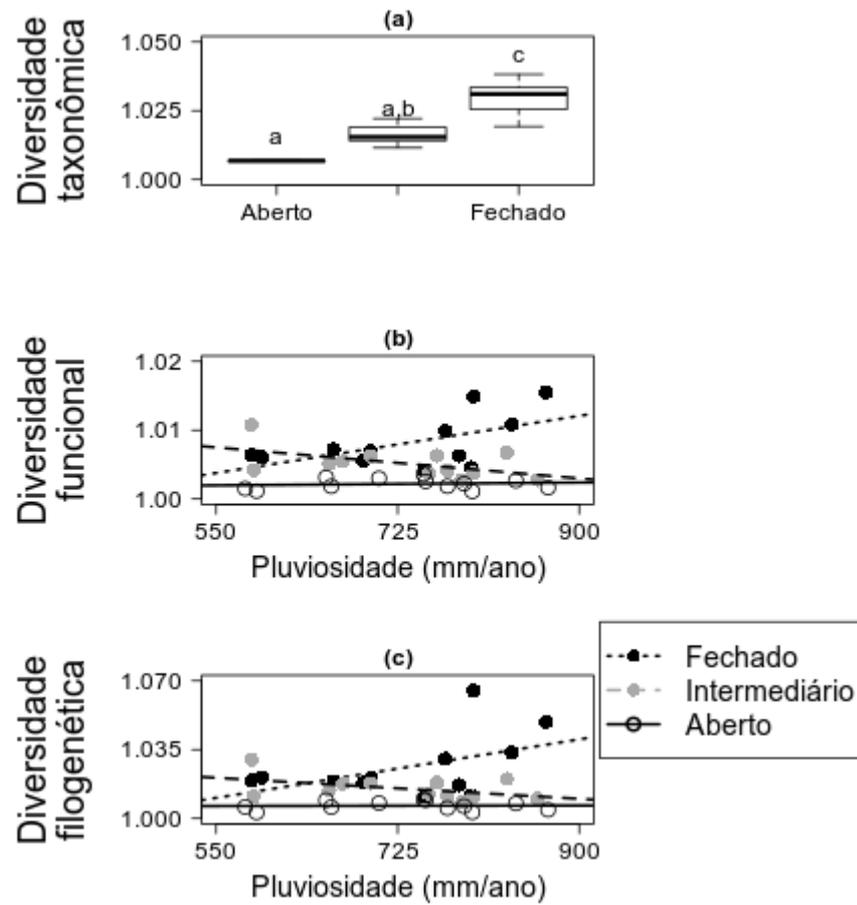


Figura 2. Resultados significativos da ANOVA aninhada para as diversidades taxonômica, funcional e filogenética e cobertura da vegetação com interação com precipitação.

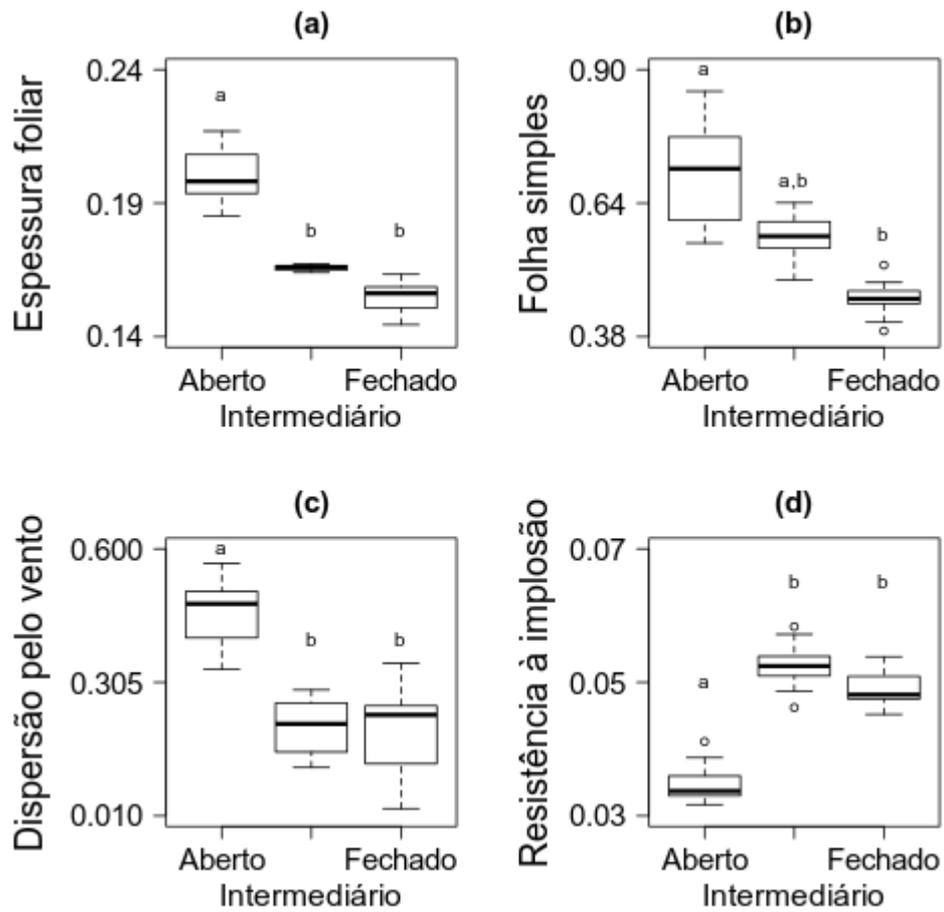


Figura 3. Resultados significativos da ANOVA aninhada para o CWM (Community Weighted Mean) e cobertura da vegetação na parcela. Os resultados para precipitação não foram significativos. (Letras diferentes indicam às diferenças significativas com o teste de Tukey).

### 3.7 Material suplementar

#### Material suplementar 1

##### Análise do teor de carbono orgânico e nitrogênio total

Coletamos amostras de solo em cada uma das 36 parcelas nas profundidades de 0-15 e 15-30 cm. Essas amostras foram previamente secas ao ar livre, destorroadas, peneiradas e armazenadas em laboratório em condições naturais para posteriores análises. Para determinarmos o carbono orgânico total, trituramos as amostras de solo em almofariz e quantificamos o carbono por oxidação via úmida com  $\text{K}_2\text{Cr}_2\text{O}_7$   $0.167 \text{ mol L}^{-1}$  em meio sulfúrico ( $\text{H}_2\text{SO}_4$ ), empregando como fonte de energia o calor desprendido pelo  $\text{H}_2\text{SO}_4$  e uma fonte externa de aquecimento utilizando bloco de digestão em temperatura de  $170^\circ\text{C}$ . O excesso de dicromato, após a oxidação, foi titulado com solução de sulfato ferroso amoniacal  $[\text{Fe}(\text{NH}_4)_2(\text{SO}_4)_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}]$   $0.20 \text{ mol L}^{-1}$ , utilizando a solução o-fenantrolina e  $\text{FeSO}_4$  como indicadora. Para tais análises, seguimos o protocolo de Yeomans e Bremner (1988) e adaptado por Mendonça e Matos (2005). Quantificamos o nitrogênio total (NT) por meio de digestão sulfúrica, seguida de destilação de Kjeldahl e titulação com  $\text{HCl}$   $0.05 \text{ mol L}^{-1}$ , conforme método descrito por Bremner e Mulvaney (1982) e Tedesco et al. (1995). Estimamos os estoques de COT considerando uma densidade média dos solos da caatinga ( $1.5 \text{ g cm}^{-3}$ ).

## Material suplementar 2

Tabela 1. Espécies lenhosas que foram coletados traços funcionais nas áreas susceptíveis à desertificação na caatinga.

Nome científico	Família	Fechada	Intermediária	Aberta	Abundância
<i>Amburana cearensis</i> (Allemão) A.C.Sm.	Fabaceae		42		42
<i>Anadenanthera colubrina</i> (Vell.) Brenan	Fabaceae	11	14		25
<i>Aspidosperma pyrifolium</i> Mart.	Apocynaceae	63	94	154	311
<i>Bauhinia cheilantha</i> (Bong.) Steud.	Fabaceae	77	23		100
<i>Cnidioscolus quercifolius</i> Pohl	Euphorbiaceae		4	15	19
<i>Combretum leprosum</i> Mart.	Combretaceae	164	147	122	433
<b><i>Commiphora leptophloeos</i> (Mart.) J.B.Gillett</b>	Burseraceae	13	4		17
<i>Cordia oncocalyx</i> Allemão	Boraginaceae	169	76	44	289
<i>Croton anisodontus</i> Müll.Arg.	Euphorbiaceae	9	16		25
<i>Croton blanchetianus</i> Baill	Euphorbiaceae	437	614	27	1078
<i>Handroanthus impetiginosus</i> (Mart. ex DC.) Mattos	Bignoniaceae	494	3		497
<i>Jatropha mollissima</i> (Pohl) Baill	Euphorbiaceae	49	33	60	142
<i>Libidibia ferrea</i> (Mart. ex Tul.) L.P.Queiroz	Fabaceae	4	2		6
<i>Luetzelburgia auriculata</i> (Allemão) Ducke	Fabaceae	3	1	14	18
<i>Mimosa caesalpiniiifolia</i> Benth	Fabaceae	292	113	28	433
<i>Mimosa tenuiflora</i> (Willd.) Poir.	Fabaceae	66	40	42	148
<i>Myracrodruon urundeuva</i> Allemão	Anacardiaceae	14	6		20
<i>Piptadenia stipulacea</i> (Benth.) Ducke	Fabaceae	126	29	1	156
<i>Poincianella bracteosa</i> (Tul.) L.P.Queiroz	Fabaceae	465	295	81	841
<i>Pseudobombax marginatum</i> (A.St.-Hil.) A. Robyns	Malvaceae	4	4		8
<b>Total: 20 espécies.</b>		<b>2.460</b>	<b>1.560</b>	<b>588</b>	<b>4.608</b>

## Material suplementar 3

Tabela 1. Traços usados para mensurar a diversidade funcional de espécies lenhosas em áreas susceptíveis à desertificação na caatinga.

<b>TRAÇOS FUNCIONAIS</b>	<b>SIGNIFICADO FUNCIONAL</b>	<b>VARIÁVEL</b>	<b>FORMA DE COLETA</b>
<b>1. Traços gerais das plantas</b>			
1.1. Altura máxima ( $H_{max}$ )	Capacidade competitiva e estratégia de crescimento.	Contínua (m)	A altura máxima por espécie foi considerada a média dos 25 indivíduos mais altos amostrados.
1.2. Capacidade de rebrota*	Capacidade competitiva e persistência após distúrbios.	Catagórica (rebrota, não rebrota)	Literatura publicada.
<b>2. Traços foliares</b>			
			Para medir os traços foliares, amostramos 10 folhas maduras de cada indivíduo (totalizando 50 amostras por espécie).
2.1. Área foliar (LS)	Eficiência na captura de luz.	Contínua ( $mm^2$ )	As folhas saturadas com água destilada foram pesadas (peso fresco) e escaneadas em medidor de área foliar.
2.2. Área foliar específica (SLA)	Relação entre estrutura foliar e eficiência fotossintética.	Contínua ( $mm^2 \cdot mg^{-1}$ )	A área foliar específica foi calculada através da razão entre área foliar e peso seco da folha.
2.3. Clorofila foliar	Crescimento e o desenvolvimento das plantas	Contínua ( $\mu g \cdot mm^{-2}$ )	A concentração de clorofila foi estimada com o auxílio de um SPAD (Soil Plant Analysis Development).
2.4. Comprimento do pecíolo			
2.5. Espessura da folha ( $L_{th}$ )	Resistência mecânica contra danos físicos e herbivoria.	Contínua (mm)	Medimos a espessura da folha com paquímetro digital evitando as nervuras principais das folhas.
2.6. Segmentação foliar	Redução de perda d'água (menor superfície) com eficiência na captura de luz.	Catagórica (simples, composta, recompostas)	Observações em campo.
2.7. Teor de matéria seca (LDMC)	Relação entre estrutura foliar e balanço hídrico.	Contínua ( $mg \cdot g^{-1}$ )	As folhas foram secas em estufa a 70°C, por no mínimo 72 horas, até que toda a umidade fosse eliminada, e em seguida, tiveram seu teor de massa seca foliar mensurados em balança analítica.
<b>3. Traços da madeira</b>			
			Para os traços da madeira coletamos três ramos de cada indivíduo (totalizando 30 amostras por espécie).
3.1. Densidade da madeira (SSD)	Taxa de crescimento, vulnerabilidade do caule, tolerância à seca.	Contínua ( $g \cdot cm^{-3}$ )	A densidade da madeira foi considerada a razão entre peso seco e o volume da madeira. Foram coletadas amostras cilíndricas de madeira (discos) na altura do peito (1,30 m). A casca dos discos foi

			retirada e as amostras foram imersas em água destilada, por cinco dias, para hidratar e atingir o ponto de saturação necessário às mensurações de volume e massa saturada.
3.2. Capacidade de retenção de água (WCsat)	Estocagem de água e resistência à seca.	Contínua (%)	A capacidade de retenção de água = massa fresca saturada - massa seca/massa seca.
3.3. Índice de Vulnerabilidade (VI)	Tolerância à seca.	Contínua	Índice de Vulnerabilidade - razão entre o diâmetro e a frequência dos vasos.
3.4. Potencial de condutividade hidráulica $K_p$	Tolerância à seca.	Contínua ( $\text{Kg.m.Mpa}^{-1}.\text{s}^{-1}$ )	A condutividade hidráulica potencial ( $K_p$ ) foi calculada de acordo com a lei de Hagen-Poiseuille.
3.5. Resistência à implosão	Tolerância à seca.	Contínua ( $(t/b)^2$ )	A resistência à implosão foi determinada através da espessura da parede e do diâmetro máximo do lume do elemento de vaso.
3.6. Teor de matéria seca (TDMC)	Relação entre estrutura e balanço hídrico.	Contínua ( $\text{mg.g}^{-1}$ )	O teor de matéria seca da madeira - as amostras foram secas em estufa à temperatura de 103°C, até atingir peso constante e foram mensuradas em balança analítica.
<b>4. Traços regenerativos</b>			
4.1. Massa da semente*	Distância de dispersão, fecundidade, longevidade das sementes e sobrevivência.	Contínua (mg)	Literatura publicada.
4.2. Modo de dispersão*	Habilidade de recolonização.	Catagórica (anemocoria, autocoria, zoocoria, barocoria, balística)	Literatura publicada.
<b>5. Traços de serviços ecossistêmicos</b>			
5.1. Associação micorrízica*	Crescimento das plantas (aumenta a absorção de água e nutrientes).	Catagórica (se associa, não se associa)	Literatura publicada.
5.2. Modo de polinização*	Estratégias e adaptações para atrair polinizadores.	Catagórica (ambofilia, falenofilia, melitofilia, psicofilia, quiropterofilia)	Literatura publicada.
5.3. Uso*	Prestação de serviços ecossistêmicos	Catagórica (alimentício, apícola, combustível, madeireiro, medicinal, ornamental)	Literatura publicada.

\* Características consultadas em literatura já publicada.

Material Suplementar 4 – Análise de correlação entre as variáveis ambientais, de paisagem e de traços funcionais nas áreas de estudo (Tabelas 1, 2, 3, 4 e 5).

Tabela 1. Correlações entre dados climáticos (precipitação e índice de aridez) e variáveis de solo. Valores na diagonal inferior são o coeficiente de correlação e valores na diagonal superior são o P-valor. Em negrito, valores de coeficiente de correlação maiores do que 0.80.

	Precipitação	Índice de aridez	Carbono orgânico	Matéria orgânica	Nitrogênio total	Carbono total
Precipitação	-	0.00	0.25	0.25	0.60	0.59
Índice de aridez	0.59	-	0.89	0.89	0.57	0.29
Carbono orgânico	0.20	-0.02	-	0.00	0.00	0.00
Matéria orgânica	0.20	-0.02	<b>1.00</b>	-	0.00	0.00
Nitrogênio total	0.09	-0.10	<b>0.82</b>	<b>0.82</b>	-	0.00
Carbono total	0.09	-0.18	<b>0.92</b>	<b>0.92</b>	<b>0.85</b>	-

Tabela 2. Correlações entre variáveis de paisagem. Valores inferiores são o coeficiente de correlação e valores superiores são o P-valor. Em negrito, valores de coeficiente de correlação maiores do que 0.80.

	Cobertura aberta	Cobertura intermediária	Cobertura fechada	Corpos d'água	Mata ciliar	Solo exposto	Sombra
Cobertura aberta	-	0.00	0.00	0.22	0.26	0.01	0.82
Cobertura intermediária	-0.63	-	0.09	0.55	0.25	0.00	0.51
Cobertura fechada	-0.56	-0.29	-	0.38	0.88	0.94	0.69
Corpos d'água	0.21	-0.10	-0.15	-	0.00	0.49	0.87
Mata ciliar	0.19	-0.20	-0.03	0.51	-	0.71	0.69
Solo exposto	0.43	-0.52	0.01	0.12	0.06	-	0.56
Sombra	-0.04	0.11	-0.07	-0.03	-0.07	-0.1	-

Tabela 3. Relação entre a densidade da vegetação na parcela e na paisagem ao redor (em um raio de 500m), precipitação e matéria orgânica do solo. Os valores são a média  $\pm$  o desvio padrão das porcentagens de cada classe de vegetação na paisagem. a,b,c,d,e,f,g,h,i,j são referentes ao teste de Tukey para se verificar a diferença entre pares de classes de paisagens.

<b>Densidade da parcela</b>				
		Aberta	Intermediária	Fechada
Densidade na paisagem	Aberta	<b>50.98<math>\pm</math>30.52a</b>	18.47 $\pm$ 17.76b	7.21 $\pm$ 5.93b
	Intermediária	41.41 $\pm$ 25.83c	<b>67.56<math>\pm</math>17.93d,e</b>	49.42 $\pm$ 22.38c,d
	Fechada	6.94 $\pm$ 9.90f	13.51 $\pm$ 12.18f	<b>42.97<math>\pm</math>23.28g</b>
Clima	Precipitação	730 $\pm$ 93.38h	730.50 $\pm$ 90.34h	736.25 $\pm$ 90.61h
Solo	Matéria orgânica no solo	45.35 $\pm$ 11.24i	<b>74.42<math>\pm</math>32.45i</b>	64.26 $\pm$ 28.36i,j

Tabela 4. Correlações entre as médias ponderadas das comunidades para cada traço. Valores inferiores são o coeficiente de correlação e valores superiores são o P-valor. Em negrito, valores de coeficiente de correlação maiores do que 0.80.

	Área foliar	Área específica foliar	Espessura foliar	Clorofila	Segmentação foliar – folha simples	Densidade da madeira	Potencial de condutividade hidráulica	Massa da semente	Modo de dispersão – anemocoria	Resistência à implosão	Altura máxima
Área foliar	-	0.80	0.60	0.01	0.00	0.17	0.12	0.70	0.30	0.18	0.92
Área específica foliar	-0.04	-	0.62	0.10	0.00	0.00	0.03	0.02	0.04	0.02	0.34
Espessura foliar	-0.09	-0.09	-	0.00	0.00	0.00	0.01	0.20	0.00	0.00	0.00
Clorofila	0.46	-0.28	0.47	-	0.20	0.12	0.01	0.54	0.00	0.45	0.89
Segmentação foliar – folha simples	-0.58	0.51	0.60	-0.22	-	0.00	0.55	0.11	0.40	0.30	0.02
Densidade da madeira	0.23	-0.47	-0.50	0.26	-0.72	-	0.20	0.00	0.65	0.02	0.02
Potencial de condutividade hidráulica	-0.26	0.36	-0.41	-0.42	0.10	-0.22	-	0.00	0.25	0.34	0.00
Massa da semente	-0.07	0.38	0.22	0.10	0.27	-0.48	0.53	-	0.33	0.00	0.04
Modo de dispersão – anemocoria	0.18	-0.34	0.72	0.62	0.14	-0.08	-0.20	0.17	-	0.00	0.03
Resistência à	0.23	0.39	-0.53	-0.13	-0.18	0.39	-0.17	-0.50	-0.53	-	0.16

implosão												
Altura máxima	0.02	0.16	-0.66	-0.02	-0.39	0.37	0.61	0.34	-0.37	0.24	-	

Tabela 5. Correlações entre as médias ponderadas das comunidades para cada traço relacionado a serviços ecossistêmicos. Valores inferiores são o coeficiente de correlação e valores superiores são o P-valor. Em negrito, valores de coeficiente de correlação maiores do que 0.80.

	Melito filia	Faleno filia	Quiroptero filia	Psico filia	Ambo filia	Associação com micorrizas	Uso – madeira	Uso – combustível	Uso – medicinal	Uso – alimentação	Uso – apícola	Uso – ornamental
Melitofilia	-	0.01	0.78	0.03	0.00	0.04	0.00	0.16	0.00	0.68	0.00	0.84
Falenofilia	-0.42	-	0.24	0.01	0.07	0.39	0.93	0.12	0.05	0.02	0.05	0.00
Quiroptero filia	0.05	-0.20	-	0.74	0.34	0.54	0.03	0.78	0.31	0.65	0.33	0.20
Psicofilia	-0.37	0.43	-0.06	-	0.54	0.41	0.90	0.82	0.52	0.03	0.52	0.15
Ambofilia	-0.69	-0.30	-0.16	-0.10	-	0.01	0.00	0.70	0.00	0.01	0.00	0.03
Associação com micorrizas	-0.34	-0.15	-0.11	0.14	0.46	-	0.00	0.70	0.01	0.06	0.01	0.42
Uso – madeira	-0.54	-0.02	-0.36	0.02	0.67	0.73	-	0.30	0.00	0.08	0.00	0.13
Uso – combustível	-0.24	0.26	-0.05	0.04	0.07	-0.07	0.18	-	0.63	0.53	0.65	0.60
Uso – medicinal	0.66	0.32	0.17	0.11	<b>-0.99</b>	-0.45	-0.64	-0.08	-	0.00	0.00	0.02
Uso – alimentação	0.07	0.40	0.08	0.36	-0.45	0.32	0.30	0.11	0.48	-	0.00	0.00
Uso – apícola	0.66	0.33	0.17	0.11	<b>-0.99</b>	-0.45	-0.64	-0.08	1.00	0.49	-	0.02
Uso – ornamental	-0.04	0.59	-0.22	0.24	-0.37	0.14	0.26	0.09	0.39	0.74	0.40	-

## Material suplementar 5

Tabela 1. Resultados da ANOVA aninhada com interação entre as variáveis precipitação e cobertura vegetal para o CWM dos traços funcionais e as diversidades taxonômica, funcional e filogenética.

	Grau de liberdade	Grau de liberdade	F	P
Área foliar				
Intercepto	1	19	255.27	<0.01
Precipitação	1	19	0.29	0.60
Densidade da cobertura vegetal	2	19	3.50	0.05
Precipitação e Densidade da cobertura vegetal	2	19	0.46	0.64
Área Específica Foliar				
Intercepto	1	19	1225.24	<0.01
Precipitação	1	19	0.25	0.62
Densidade da cobertura vegetal	2	19	1.57	0.23
Precipitação e Densidade da cobertura vegetal	2	19	3.31	0.06
Espessura foliar				
Intercepto	1	19	1485.12	<0.01
Precipitação	1	19	0.12	0.74
Densidade da cobertura vegetal	2	19	9.37	<b>0.00</b>
Precipitação e Densidade da cobertura vegetal	2	19	1.03	0.38
Clorofila foliar				
Intercepto	1	19	1498.61	<0.01
Precipitação	1	19	0.59	0.45
Densidade da cobertura vegetal	2	19	0.80	0.46
Precipitação e Densidade da cobertura vegetal	2	19	1.70	0.21
Segmentação foliar – folha simples				
Intercepto	1	19	206.20	<0.01
Precipitação	1	19	1.03	0.32
Densidade da cobertura vegetal	2	19	3.95	<b>0.04</b>
Precipitação e Densidade da cobertura vegetal	2	19	0.63	0.54
Densidade da madeira				
Intercepto	1	19	9999.53	<0.01
Precipitação	1	19	3.98	0.06
Densidade da cobertura vegetal	2	19	1.74	0.20
Precipitação e Densidade da cobertura vegetal	2	19	1.46	0.26
Potencial de condutividade hidráulica				
Intercepto	1	19	216.16	<0.01
Precipitação	1	19	0.44	0.51

---

Densidade da cobertura vegetal	2	19	0.35	0.71
Precipitação e Densidade da cobertura vegetal	2	19	0.62	0.55
Massa da semente				
Intercepto	1	19	68.23	<0.01
Precipitação	1	19	0.36	0.55
Densidade da cobertura vegetal	2	19	2.74	0.09
Precipitação e Densidade da cobertura vegetal	2	19	1.53	0.24
Modo de dispersão - anemocoria				
Intercepto	1	19	51.20	<0.01
Precipitação	1	19	0.94	0.35
Densidade da cobertura vegetal	2	19	7.75	<b>0.004</b>
Precipitação e Densidade da cobertura vegetal	2	19	0.28	0.76
Resistência à implosão				
Intercepto	1	19	527.46	<0.01
Precipitação	1	19	0.14	0.71
Densidade da cobertura vegetal	2	19	12.85	<b>0.0003</b>
Precipitação e Densidade da cobertura vegetal	2	19	0.23	0.80
Altura máxima				
Intercepto	1	19	4315.45	<0.01
Precipitação	1	19	4.38	0.05
Densidade da cobertura vegetal	2	19	2.67	0.10
Precipitação e Densidade da cobertura vegetal	2	19	0.17	0.85
Diversidade taxonômica				
Intercepto	1	19	387597.40	<0.01
Precipitação	1	19	0.50	0.51
Densidade da cobertura vegetal	2	19	16.00	<b>0.0001</b>
Precipitação e Densidade da cobertura vegetal	2	19	2.70	0.10
Diversidade funcional				
Intercepto	1	19	7054316.00	<0.01
Precipitação	1	19	1.00	0.28
Densidade da cobertura vegetal	2	19	21.00	<0.01
Precipitação e Densidade da cobertura vegetal	2	19	6.00	<b>0.01</b>
Diversidade filogenética				
Intercepto	1	19	433302.10	<0.01
Precipitação	1	19	1.40	0.25
Densidade da cobertura vegetal	2	19	13.70	0.00
Precipitação e Densidade da cobertura vegetal	2	19	3.80	<b>0.04</b>
Serviço – melitofilia				

---

Intercepto	1	19	235.36	<0.01
Precipitação	1	19	2.68	0.12
Densidade da cobertura vegetal	2	19	1.32	0.29
Precipitação e Densidade da cobertura vegetal	2	19	0.46	0.64
Serviço – presença de micorrizas				
Intercepto	1	19	189.91	<0.01
Precipitação	1	19	0.09	0.77
Densidade da cobertura vegetal	2	19	0.46	0.64
Precipitação e Densidade da cobertura vegetal	2	19	0.07	0.93
Serviço – uso da madeira				
Intercepto	1	19	79.17	<0.01
Precipitação	1	19	0.00	0.97
Densidade da cobertura vegetal	2	19	0.07	0.93
Precipitação e Densidade da cobertura vegetal	2	19	0.24	0.79
Serviço – uso na alimentação				
Intercepto	1	19	76.40	<0.01
Precipitação	1	19	0.03	0.86
Densidade da cobertura vegetal	2	19	3.28	0.06
Precipitação e Densidade da cobertura vegetal	2	19	0.69	0.51

## Referências

- Abreu, J. C. (1998). *Capítulos de História Colonial (1500-1800)* (J. Capistrano de Abreu, ed.). Brasília: Conselho Editorial do Senado Federal.
- Ackerly, D. D., Knight, C. A., Weiss, S. B., Barton, K., & Starmer, K. P. (2002). Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: Contrasting patterns in species level and community level analyses. *Oecologia*, *130*(3), 449–457. <https://doi.org/10.1007/s004420100805>
- Allen, K., Dupuy, J. M., Gei, M. G., Hulshof, C., Medvigy, D., Pizano, C., ... Powers, J. S. (2017). Will seasonally dry tropical forests be sensitive or resistant to future changes in rainfall regimes? *Environmental Research Letters*, *12*(2). <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aa5968>
- Amiraslani, F., & Dragovich, D. (2011). Combating desertification in Iran over the last 50 years: An overview of changing approaches. *Journal of Environmental Management*, *92*(1), 1–13. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2010.08.012>
- Andrade, L. A., Pereira, I. M., Leite, U. T., & Barbosa, M. R. V. (2005). Análise da cobertura de duas fitofisionomias de caatinga, com diferentes históricos de uso, no município de São João do Cariri, estado da Paraíba. *Cernea*, *11*(3), 253–262. Retrieved from <http://en.scientificcommons.org/23415622>
- Antongiovanni, M., Venticinque, E. M., & Fonseca, C. R. (2018). Fragmentation patterns of the Caatinga drylands. *Landscape Ecology*, *33*(8), 1353–1367. <https://doi.org/10.1007/s10980-018-0672-6>
- APG, T. A. P. (2016). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*, *181*(11), 1–20.
- Anan, X., Arcoverde, G. B., Pie, M. R., Ribeiro-Neto, J. D., & Leal, I. R. (2018). Increased anthropogenic disturbance and aridity reduce phylogenetic and functional diversity of ant communities in Caatinga dry forest. *Science of The Total Environment*, *631–632*, 429–438. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.03.037>
- Arroyo-Rodríguez, V., Melo, F. P. L., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., Chazdon, R. L., Meave, J. A., ... Tabarelli, M. (2015). Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: new insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. *Biological Reviews*, *92*(1). <https://doi.org/10.1111/brv.12231>
- Barbosa, A. C. F., Pace, M. R., Witovisk, L., Angyalossy, V. (2010). A new method to obtain good anatomical slides of heterogeneous plant parts. *IAWA Journal* *31*, 373–383
- Bello, F., Lavergne, S., Meynard, C. N., Lepš, J., & Thuiller, W. (2010). The partitioning of diversity: showing Theseus a way out of the labyrinth. *Journal of Vegetation Science*, *21*(5), 992–1000. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2010.01195.x>

- Borchert, R. (1994). Soil and Stem Water Storage Determine Phenology and Distribution of Tropical Dry Forest Trees. *Ecology*, 75(5), 1437–1449.
- Botta-Dukát, Z. (2005). Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science*, 16, 533–540.
- Butchart, S. H. M., Walpole, M., Collen, B., van Strien, A., Scharlemann, J. P. W., Almond, R. E. A., ... Watson, R. (2010). Global Biodiversity: Indicators of Recent Declines. *Science*, 328(5982), 1164–1168. <https://doi.org/10.1126/science.1187512>
- Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., ... Naeem, S. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 486(7401), 59–67. <https://doi.org/10.1038/nature11148>
- Carlquist, S. (1977). Ecological Factors in Wood Evolution: A Floristic Approach. *American Journal of Botany*, 64(7), 887. <https://doi.org/10.2307/2442382>
- Rocabado, G., Peña-Claros, M., Bongers, F., Alarcón, A., Licona, J. C., Poorter, L., 2012. Effects of disturbance intensity on species and functional diversity in a tropical forest. *Journal of Ecology*, 100, 1453–1463. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2012.02015.x>
- Chaturvedi, A. K., Bahuguna, R. N., Shah, D., Pal, M., & Jagadish, S. V. K. (2017). High temperature stress during flowering and grain filling offsets beneficial impact of elevated CO<sub>2</sub> on assimilate partitioning and sink-strength in rice. *Scientific Reports*, 7(1). doi:10.1038/s41598-017-07464-6
- Chapin, F. S., Zavaleta, E. S., Eviner, V. T., Naylor, R. L., Vitousek, P. M., Reynolds, H. L., Díaz, S. (2000). Consequences of changing biodiversity. *Aesthetic Surgery Journal*, 405(6), 579–585. <https://doi.org/10.1093/asj/sjx227>
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S. L., Swenson, N. G., & Zanne, A. E. (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters*, 12(4), 351–366. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x>
- Chazdon, R. L. (2003). Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 6(1–2), 51–71. <https://doi.org/10.1078/1433-8319-00042>
- Chazdon, R. L. (2008). Beyond deforestation: Restoring forests and ecosystem services on degraded lands. *Science*, 320(5882), 1458–1460. <https://doi.org/10.1126/science.1155365>
- Cingolani, A. M., Posse, G., & Collantes, M. B. (2005). Plant functional traits, herbivore selectivity and response to sheep grazing in Patagonian steppe grasslands. *Journal of Applied Ecology*, 42(1), 50–59. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2004.00978.x>
- Collevatti, R. G., Lima-Ribeiro, M. S., Diniz-Filho, J. A. F., Oliveira, G., Dobrovolski, R., & Terribile, L. C. (2013). Stability of Brazilian Seasonally Dry Forests under Climate

Change: Inferences for Long-Term Conservation. *American Journal of Plant Sciences*, 04, 792–805. <https://doi.org/10.4236/ajps.2013.44098>

- Cook, W. M., Yao, J., Foster, B. L., Holt, R. D., Patrick, L. B., Ecology, S., & May, N. (2005). Secondary Succession in an Experimentally Fragmented Landscape: Community Patterns across Space and Time. *Ecology*, 86(5), 1267–1279. Retrieved from <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1890/04-0320/full>
- Cord, A. F., Bartkowski, B., Beckmann, M., Dittrich, A., Hermans-Neumann, K., Kaim, A., ... Volk, M. (2017). Towards systematic analyses of ecosystem service trade-offs and synergies: Main concepts, methods and the road ahead. *Ecosystem Services*, 28, 264–272. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2017.07.012>
- Cornelissen, J. H. C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D. E., ... Poorter, H. (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51(4), 335. <https://doi.org/10.1071/BT02124>
- Costanza, R., D'Arge, R., de Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., ... van den Belt, M. (1997). The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387(6630), 253–260. <https://doi.org/10.1038/387253a0>
- Costanza, R., de Groot, R., Sutton, P., van der Ploeg, S., Anderson, S. J., Kubiszewski, I., ... Turner, R. K. (2014). Changes in the global value of ecosystem services. *Global Environmental Change*, 26(1), 152–158. <https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2014.04.002>
- Coste, S., Baraloto, C., Leroy, C., Marcon, É., Renaud, A., Richardson, A. D., ... Hérault, B. (2010). Assessing foliar chlorophyll contents with the SPAD-502 chlorophyll meter: A calibration test with thirteen tree species of tropical rainforest in French Guiana. *Annals of Forest Science*, 67(6), 607. <https://doi.org/10.1051/forest/2010020>
- CNIP- Centro Nordestino de Informações sobre Plantas. Disponível em: <<http://www.cnip.org.br/bdpm/index.php>>. Acesso em: 04 Setembro 2019.
- Díaz, S., Fargione, J., Chapin, F. S., & Tilman, D. (2006). Biodiversity loss threatens human well-being. *PLoS Biology*, 4(8), 1300–1305. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0040277>
- Díaz, S., Lavorel, S., De Bello, F., Quétier, F., Grigulis, K., & Robson, T. M. (2007). Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *PNAS*, 104(52), 20684–20689. <https://doi.org/10.1109/27.338299>
- Dobson, A., Lodge, D., Alder, J., Cumming, G. S., Keymer, J., McGlade, J., ... Xenopoulos, M. A. (2006). Habitat loss, trophic collapse, and the decline of ecosystem services. *Ecology*, 87(8), 1915–1924. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1915:HLTCAT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1915:HLTCAT]2.0.CO;2)
- Ferraz, J. S. F., Ferreira, R. L. C., Silva, J. A. A. da, Meunier, I. M. J., & Santos, M. V. F. dos. (2014). Estrutura Do Componente Arbustivo-Arbóreo Da Vegetação Em Duas Áreas

- De Caatinga, No Município De Floresta, Pernambuco. *Revista Árvore*, 38(6), 1055–1064.
- Fick, S. E., & Hijmans, R. J. (2017). WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 37(12), 4302–4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>
- Figueirôa, J. M. de, Pareyn, F. G. C., Araújo, E. de L., Silva, C. E. da, Santos, V. F. dos, Cutler, D. F., ... Gasson, P. (2006). Effects of cutting regimes in the dry and wet season on survival and sprouting of woody species from the semi-arid caatinga of northeast Brazil. *Forest Ecology and Management*, 229(1–3), 294–303. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.04.008>
- Flora do Brasil 2020. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/> (accessed 18.08.19).
- FUNCEME. Fundação Cearense de Meteorologia e Recursos Hídricos. (1993). Áreas degradadas susceptíveis aos processos de desertificação no Estado do Ceará – 2<sup>a</sup> aproximação. *Anais Do VII Simpósio Brasileiro de Sensoriamento Remoto*, pp. 156–161.
- Gámez-Virués, S., Perović, D. J., Gossner, M. M., Börschig, C., Blüthgen, N., De Jong, H., ... Westphal, C. (2015). Landscape simplification filters species traits and drives biotic homogenization. *Nature Communications*, 6. <https://doi.org/10.1038/ncomms9568>
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M. L., Roumet, C., Debussche, M., ... Toussaint, J. P. (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85(9), 2630–2637. <https://doi.org/10.1890/03-0799>
- Gerlach D. 1984. *Botanische Mikrotechnik*. Stuttgart: Georg ThiemeVerlag.
- Griz, L. M. S., & Machado, I. C. S. (2001). Fruiting phenology and seed dispersal syndromes in caatinga, a tropical dry forest in the northeast of Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 17(2), 303–321. <https://doi.org/10.1017/S0266467401001201>
- Guariguata, M. R., & Ostertag, R. (2001). Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management*, 148, 185–206.
- Hacke UG, Sperry JS. 2001. Functional and ecological xylem anatomy. *Perspectives in plant ecology, evolution and systematics* 4: 97–115
- Han, Z., Song, W., Deng, X., & Xu, X. (2017). Trade-Offs and Synergies in Ecosystem Service within the Three-Rivers Headwater Region, China. *Water*, 9(8), 588. <https://doi.org/10.3390/w9080588>
- Han, Z., Wang, T., Yan, C., Liu, Y., Liu, L., Li, A., & Du, H. (2010). Change trends for desertified lands in the Horqin Sandy Land at the beginning of the twenty-first century. *Environmental Earth Sciences*, 59, 1749–1757. <https://doi.org/10.1007/s12665-009-0157-7>

- Hijmans, R.J. (2019). Raster: Geographic Data Analysis and Modeling. R package version 2.8-4
- Holdridge L.R. The life zone system. *Adansonia* 1966; 6:199-203.
- Hu, Y., Peng, J., Liu, Y., & Tian, L. (2018). Integrating ecosystem services trade-offs with paddy land-to-dry land decisions: A scenario approach in Erhai Lake Basin, southwest China. *Science of the Total Environment*, 625, 849–860.  
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.12.340>
- Hulshof, C. M., & Swenson, N. G. (2010). Variation in leaf functional trait values within and across individuals and species: an example from a Costa Rican dry forest. *Functional Ecology*, 24(1), 217–223. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01614.x>
- IBGE [Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística], 2012. Manual técnico da vegetação brasileira. <http://biblioteca.ibge.gov.br/visualizacao/livros/liv63011.pdf> (accessed 03.04.19).
- IPCC - Intergovernmental Panel on Climate Change. 2014: Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, R.K. Pachauri and L.A. Meyer (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, 151 pp.
- IUSS Working Group WRB (2014) World Reference Base for Soil Resources 2014. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. World Soil Resources Reports, vol 106. FAO, Rome
- Jacobsen, A. L., Agenbag, L., Esler, K. J., Pratt, R. B., Ewers, F. W., & Davis, S. D. (2007). Xylem density, biomechanics and anatomical traits correlate with water stress in 17 evergreen shrub species of the Mediterranean-type climate region of South Africa. *Journal of Ecology*, 95(1), 171–183. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01186.x>
- Jin, Y., & Qian, H. (2019). V.PhyloMaker: an R package that can generate very large phylogenies for vascular plants. *Ecography*, 42(8), 1353–1359.  
<https://doi.org/10.1111/ecog.04434>
- Johansen, D. A. Plant microtechnique. New York: Mcgraw-Hill Book, 1940. 523 p.
- Jost, L. (2007). Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology*, 88(10), 2427–2439.
- Jucá-Neto, C. R. (2009). Primórdios Da Rede Urbana Cearense. *Mercator*, 8(16), 77–102.  
<https://doi.org/10.4215/rm2009.0816.0006>
- Kelley, S. S., Rials, T. G., & Glasser, W. G. (1987). Relaxation behaviour of the amorphous components of wood. *Journal of Materials Science*, 22(2), 617–624.  
<https://doi.org/10.1007/BF01160778>

- Körner, C. (1993) Scaling from species to vegetation: the usefulness of functional groups. In 'Biodiversity and ecosystem function. Ecological studies'. (Eds ED Schulze, HA Mooney) pp. 116–140. (Springer-Verlag: Berlin)
- Laliberté, E., & Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, *91*(1), 299–305. <https://doi.org/10.1890/08-2244.1>
- Laliberté E., Wells, J. A., Declerck, F., Metcalfe, D. J., Catterall, C. P. et al. (2010). Land-use intensification reduces functional redundancy and response diversity in plant communities. *Ecology Letters*, *13*:76–86. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01403.x>
- Lavorel, S. (2013). Plant functional effects on ecosystem services. *Journal of Ecology*, *101*(1), 4–8. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12031>
- Lavorel, S., & Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plants traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, *16*, 545–556. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x>
- Leal, R. I., Lopes, A. V., Machado, I. C., & Tabarelli, M. (2017). Plant–Animal Interactions in the Caatinga: Overview and Perspectives. In J. M. C. Silva, I. R. Leal, & M. Tabarelli (Eds.), *Caatinga: The Largest Tropical Dry Forest Region in South America* (pp. 413–428). [https://doi.org/10.1007/978-3-319-68339-3\\_9](https://doi.org/10.1007/978-3-319-68339-3_9)
- Letten, A. D., & Cornwell, W. K. (2015). Trees, branches and (square) roots: why evolutionary relatedness is not linearly related to functional distance. *Methods in Ecology and Evolution*, *6*(4), 439–444. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12237>
- Lima, T. R. A., Carvalho, E. C. D., Martins, F. R., Oliveira, R. S., Miranda, R. S., Müller, C. S., ... Araújo, F. S. (2018). Lignin composition is related to xylem embolism resistance and leaf life span in trees in a tropical semiarid climate. *New Phytologist*, *219*(4), 1252–1262. <https://doi.org/10.1111/nph.15211>
- Lopes, C. G. R., Ferraz, E. M. N., Castro, C. C. de, Lima, E. N. de, Santos, J. M. F. F. dos, Santos, D. M. dos, & Araújo, E. de L. (2012). Forest succession and distance from preserved patches in the Brazilian semiarid region. *Forest Ecology and Management*, *271*, 115–123. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.01.043>
- Loreau, M., Schmid, B., Tilman, D., Wardle, D. A., Naeem, S., Inchausti, P., ... Raffaelli, D. (2001). Biodiversity and Ecosystem Functioning: Current Knowledge and Future Challenges. *Science*, *294*(October), 804–808. Retrieved from file:///C:/Documents and Settings/Enio\_2/Meus documentos/PASTAS DE TRABALHO/Biblioteca/ES 0318.pdf
- Lorenzi, H., 2002. Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas do Brasil. 4 ed. Nova Odessa: Instituto Plantarum, v.1, 368 p.

- Lü, N., Fu, B., Jin, T., & Chang, R. (2014). Trade-off analyses of multiple ecosystem services by plantations along a precipitation gradient across Loess Plateau landscapes. *Landscape Ecology*, 29(10), 1697–1708. <https://doi.org/10.1007/s10980-014-0101-4>
- Mace, G. M., Norris, K., & Fitter, A. H. (2012). Biodiversity and ecosystem services: a multilayered relationship. *Trends in Ecology and Evolution*, 27(1), 19–26. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.08.006>
- Magrin, G. O., Marengo, J. A., Boulanger, J. P., Buckeridge, M. S., Castellanos, E., Poveda, G., ... Vicuña, S. (2014). Central and South America. In V. R. Barros, C. B. Field, D. J. Dokken, M. D. Mastrandrea, & K. J. Mach (Eds.), *Climate Change 2014: Impacts, Adaptation and Vulnerability: Vol. Central an* (pp. 1499–1566). <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415386.007>
- Markesteijn, L., Poorter, L., Bongers, F., Paz, H., & Sack, L. (2011). Hydraulics and life history of tropical dry forest tree species: coordination of species' drought and shade tolerance. *New Phytologist*, 191(2), 480–495. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03708.x>
- Martorell, C., & Peters, E. M. (2005). The measurement of chronic disturbance and its effects on the threatened cactus *Mammillaria pectinifera*. *Biological Conservation*, 124(2), 199–207. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.01.02>
- Mason, N. W. H., Carswell, F. E., Richardson, S. J., & Burrows, L. E. (2011). Leaf palatability and decomposability increase during a 200-year-old post-cultural woody succession in New Zealand. *Journal of Vegetation Science*, 22(1), 6–17. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2010.01223.x>
- McGarigal, K., SA Cushman, and E Ene. 2012. FRAGSTATS v4: Spatial Pattern Analysis Program for Categorical and Continuous Maps. Computer software program produced by the authors at the University of Massachusetts, Amherst. Available at the following web site: <http://www.umass.edu/landeco/research/fragstats/fragstats.html>
- MEA [Millennium Ecosystem Assessment], 2005. Ecosystems and Human Well-Being: Synthesis. Island Press, Washington, DC. <https://www.millenniumassessment.org/documents/document.356.aspx.pdf> (accessed 18.08.19).
- Moretti, M., de Bello, F., Ibanez, S., Fontana, S., Pezzatti, G. B., Dziocck, F., Rixen C., Lavorel, S. (2013). Linking traits between plants and invertebrate herbivores to track functional effects of land-use changes. *Journal of Vegetation Science*, 24(5), 949–962. <https://doi.org/10.1111/jvs.12022>
- MMA [Ministério do Meio Ambiente], 2007. Atlas das áreas susceptíveis à desertificação do Brasil. [http://www.mma.gov.br/estruturas/sedr\\_desertif/\\_arquivos/129\\_08122008042625.pdf](http://www.mma.gov.br/estruturas/sedr_desertif/_arquivos/129_08122008042625.pdf) (accessed 18.08.19).
- Naeem, S., & Li, S. (1997). Africa appears to have been dominated by tetanurans, including Biodiversity enhances ecosystem reliability. *Nature*, 390(December), 507–509.

Nimer, Edmon. *Climatologia do Brasil I* Edmon Nimer. - 2. ed. - Rio de Janeiro : IBGE, Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais, 1989. 422 p.

Oliveira, F. M. P., Ribeiro-Neto, J. D., Andersen, A. N., & Leal, I. R. (2016). Chronic anthropogenic disturbance as a secondary driver of ant community structure: interactions with soil type in Brazilian Caatinga. *Environmental Conservation*, *44*(2), 115–123. <https://doi.org/10.1017/S0376892916000291>

Opdam, P. 1990. Dispersal in fragmented populations: the key to survival. Pages 3–17 in R. G. H. Bunce and D. C. Howard, editors. *Species dispersal in agricultural habitats*. Belhaven, London, UK.

Peel, M. C., Finlayson, B. L., & McMahon, T. A. (2007). Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences*, *11*(5), 1633–1644. <https://doi.org/10.5194/hess-11-1633-2007>

Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Vendramini, F., Cornelissen, J. H. C., Gurvich, D. E., & Cabido, M. (2003). Leaf traits and herbivore selection in the field and in cafeteria experiments. *Austral Ecology*, *28*(6), 642–650. <https://doi.org/10.1046/j.1442-9993.2003.01321.x>

Pérez-Harguindeguy N., Díaz S., Garnier E., Lavorel S., Poorter H., Jaureguiberry P., Bret-Harte M. S., Cornwell W. K., Craine J. M., Gurvich D. E., Urcelay C., Veneklaas E. J., Reich P. B., Poorter L., Wright I. J., Ray P., Enrico L., Pausas J. G., de Vos A. C., Buchmann N., Funes G., Quétier F., Hodgson J. G., Thompson K., Morgan H. D., ter Steege H., van der Heijden M. G. A., Sack L., Blonder B., Poschlod P., Vaieretti M. V., Conti G., Staver A. C., Aquino S., Cornelissen J. H. C. (2013) New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, *61*, 167-234. <http://dx.doi.org/10.1071/BT12225>

Petchey, O. L., & Gaston, K. (2002). Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*, *5*, 402–411.

Pillar, V. D., Duarte, L. S., Sosinski, E. E., & Joner, F. (2009). Discriminating trait-convergence and trait-divergence assembly patterns in ecological community gradients. *Journal of Vegetation Science*, *20*(2), 334–348. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.05666.x>

Pimm, S. L., Jenkins, C. N., Abell, R., Brooks, T. M., Gittleman, J. L., Joppa, L. N., ... Sexton, J. O. (2014). The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection. *Science*, *344*(6187), 1246752–1246752. <https://doi.org/10.1126/science.1246752>

Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S. Sarkar, D. (2018). R Core Team (2018). nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models\_. R package version 3.1-137, <URL: <https://CRAN.R-project.org/package=nlme>>.

Pinho, B. X., Tabarelli, M., Engelbrecht, B. M. J., Sfair, J., & Melo, F. P. L. (2019). Plant functional assembly is mediated by rainfall and soil conditions in a seasonally dry

- tropical forest. *Basic and Applied Ecology*, 40, 1–11.  
<https://doi.org/10.1016/j.baae.2019.08.002>
- Poorter, H., Niinemets, Ü., Poorter, L., Wright, I. J., Villar, R. (2009). Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist*, 182, 565–588. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.02830.x>
- Poorter, L., McDonald, I., Alarcón, A., Fichtler, E., Licona, J.-C., Peña-Claros, M., ... Sasse, U. (2010). The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. *New Phytologist*, 185(2), 481–492. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03092.x>
- Rocabado, G., Peña-Claros, M., Bongers, F., Alarcón, A., Licona, J. C. & Poorter, L. (2012). Effects of disturbance intensity on species and functional diversity in a tropical forest. *Journal of Ecology*, 100, 1453–1463. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2012.02015.x>
- Ramos, M. A., Medeiros, P. M. de, Almeida, A. L. S. de, Feliciano, A. L. P., & Albuquerque, U. P. de. (2008). Can wood quality justify local preferences for firewood in an area of caatinga (dryland) vegetation? *Biomass and Bioenergy*, 32(6), 503–509. <https://doi.org/10.1016/j.biombioe.2007.11.010>
- R Development Core Team, 2019. R: A language and environment for statistical computing: R Foundation for Statistical Computing version 3.6.0 (software). Austria.
- Ribeiro, E. M. S., Arroyo-Rodríguez, V., Santos, B. A., Tabarelli, M., & Leal, I. R. (2015). Chronic anthropogenic disturbance drives the biological impoverishment of the Brazilian Caatinga vegetation. *Journal of Applied Ecology*, 52(3), 611–620. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12420>
- Ribeiro, E. M. S., Santos, B. A., Arroyo-Rodríguez, V., Tabarelli, M., Souza, G., & Leal, I. R. (2016). Phylogenetic impoverishment of plant communities following chronic human disturbances in the Brazilian Caatinga. *Ecology*, 97(6), 1583–1592. <https://doi.org/10.1890/15-1122.1>
- Ribeiro-Neto, J. D., Arnan, X., Tabarelli, M., & Leal, I. R. (2016). Chronic anthropogenic disturbance causes homogenization of plant and ant communities in the Brazilian Caatinga. *Biodiversity and Conservation*, 25(5), 943–956. <https://doi.org/10.1007/s10531-016-1099-5>
- Rito, K. F., Arroyo-Rodríguez, V., Queiroz, R. T., Leal, I. R., & Tabarelli, M. (2017a). Precipitation mediates the effect of human disturbance on the Brazilian Caatinga vegetation. *Journal of Ecology*, 105(3), 828–838. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12712>
- Rito, K. F., Tabarelli, M., & Leal, I. R. (2017b). Euphorbiaceae responses to chronic anthropogenic disturbances in Caatinga vegetation: from species proliferation to biotic homogenization. *Plant Ecology*, 218(6), 749–759. <https://doi.org/10.1007/s11258-017-0726-x>

- Rocha-Santos, L., Mayfield, M. M., Lopes, A. V., Pessoa, M. S., Talora, D. C., Faria, D., & Cazetta, E. (2019). The loss of functional diversity: A detrimental influence of landscape-scale deforestation on tree reproductive traits. *Journal of Ecology*, 1365-2745.13232. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13232>
- Rodal, M. J. N., Sampaio, E. V. de S. B., & Figueiredo, M. A. (2013). *Manual sobre métodos de estudo florístico e fitossociológico* (M. J. N. Rodal, E. V. de S. B. Sampaio, & M. A. Figueiredo, Eds.). Retrieved from <http://www.botanica.org.br/ebook>
- Reynolds, J. F., Maestre, F. T., Herrick, J., & Kemp, P. R. (2005). Aspectos socioeconômicos y biofísicos de la desertificación. *Ecossistemas*, 14(3), 3–21.
- Sagar, R., Raghubanshi, A. ., & Singh, J. . (2003). Tree species composition, dispersion and diversity along a disturbance gradient in a dry tropical forest region of India. *Forest Ecology and Management*, 186(1–3), 61–71. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(03\)00235-4](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(03)00235-4)
- Sala, O. E., Chapin, F. S., Armesto, J. J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., ... Wall, D. H. (2000). Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science*, 287(5459), 1770–1774. <https://doi.org/10.1126/science.287.5459.1770>
- Sampaio E.V.S.B. (1995). Overview of the Brazilian Caatinga. In: Bullock SH, Mooney HA, Medina E (eds) Seasonally tropical dry forests. Cambridge University Press, Cambridge, pp 35–63
- Sampaio, E. V. S. B., Araújo, E. D. L., Salcedo, I. H., & Hessen, H. (1998). Regeneração da vegetação de caatinga após corte e queima, em Serra Talhada, PE. *Pesquisa Agropecuaria Brasileira*, 33(5), 621–632.
- Sampaio, E. V. S. B., 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. *Forest Ecology and Management*, 259(6), 1135–1140. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.12.028>
- Sampaio, E. V. S. B., Menezes, R. S. C., Sampaio, Y. de S. B., & de Freitas, A. D. S. (2017). Sustainable agricultural uses in the Caatinga. In J. M. C. Silva, I. R. Leal, & M. Tabarelli (Eds.), *Caatinga: The Largest Tropical Dry Forest Region in South America* (pp. 413–428). [https://doi.org/10.1007/978-3-319-68339-3\\_16](https://doi.org/10.1007/978-3-319-68339-3_16)
- Sfair, J. C., de Bello, F., de França, T. Q., Baldauf, C., & Tabarelli, M. (2018). Chronic human disturbance affects plant trait distribution in a seasonally dry tropical forest. *Environmental Research Letters*. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aa9f5e>
- Shipley, B. (1995). Structured Interspecific Determinants of Specific Leaf Area in 34 Species of Herbaceous Angiosperms. *Functional Ecology*, 9(2), 312–319. <https://doi.org/10.2307/2390579>
- Silva, A. C.C., Prata, A. P. do N., Mello, A. A. de, & Santos, A. C. A. da S. (2013). Síndromes de dispersão de Angiospermas em uma Unidade de Conservação na

- Caatinga, SE, Brasil. *Hoehnea*, 40(4), 601–609. <https://doi.org/10.1590/s2236-89062013000400003>
- Silva, M. C. N. A., & Rodal, M. J. N. (2009). Padrões das síndromes de dispersão de plantas em áreas com diferentes graus de precipitação, PE, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 23(4), 1040–1047.
- Singh, S. P. (1998). Chronic disturbance, a principal cause of environmental degradation in developing countries. *Environmental Conservation*, 25(1), 1–2. <https://doi.org/10.1017/S0376892998000010>
- Smith, S. A., & Brown, J. W. (2018). Constructing a broadly inclusive seed plant phylogeny. *American Journal of Botany*, 105(3), 302–314. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1019>
- Southwood, T. R. E., Brown, V. K., & Reader, P. M. (1986). Leaf palatability, life expectancy and herbivore damage. *Oecologia*, 70, 555–548.
- 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. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.12.042>
- Souza, J. T., Ferraz, E. M. N., Albuquerque, U. P., & Araújo, E. L. (2014). Does proximity to a mature forest contribute to the seed rain and recovery of an abandoned agriculture area in a semiarid climate? *Plant Biology*, 16(4), 748–756. <https://doi.org/10.1111/plb.12120>
- SpeciesLink (2019). <http://splink.cria.org.br/>. (accessed 18.08.19).
- Stokes, A., Sotir, R., Chen, W., & Ghestem, M. (2010). Soil bio- and eco-engineering in China: past experience and future priorities. *Ecological Engineering*, 36(3), 247–257. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2009.07.008>
- Storkey, J., Brooks, D., Haughton, A., Hawes, C., Smith, B. M., & Holland, J. M. (2013). Using functional traits to quantify the value of plant communities to invertebrate ecosystem service providers in arable landscapes. *Journal of Ecology*, 101(1), 38–46. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12020>
- Storkey, J., Döring, T., Baddeley, J., Collins, R., Roderick, S., Jones, H., & Watson, C. (2015). Engineering a plant community to deliver multiple ecosystem services. *Ecological Applications*, 25(4), 1034–1043. <https://doi.org/10.1890/14-1605.1>
- Syrbe, R. U., & Walz, U. (2012). Spatial indicators for the assessment of ecosystem services: Providing, benefiting and connecting areas and landscape metrics. *Ecological Indicators*, 21, 80–88. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2012.02.013>
- Tabarelli, M., Peres, C. A., & Melo, F. P. L. (2012). The “few winners and many losers” paradigm revisited: Emerging prospects for tropical forest biodiversity. *Biological Conservation*, 155, 136–140. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.06.020>

- Trugilho, P. F., Silva, D. A. da, Frazão, F. J. L., & Matos, J. L. M. de. (1990). Comparação de métodos de determinação da densidade básica em Madeira. *Acta Amazonica*, 20(0), 307–319. <https://doi.org/10.1590/1809-43921990201319>
- Tscharntke, T., Tylianakis, J. M., Rand, T. A., Didham, R. K., Fahrig, L., Batáry, P., ... Westphal, C. (2012). Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. *Biological Reviews*, 87(3), 661–685. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00216.x>
- UNCCD [United Nations Convention to Combat Desertification], 1994. Elaboration of an international convention to combat desertification in countries experiencing serious drought and/or desertification, particularly in Africa. <http://www.unccd.int/Lists/SiteDocumentLibrary/conventionText/conv-eng.pdf> (accessed 18.08.19).
- UNCCD [United Nations Convention to Combat Desertification], 2012. The United Nations World Water Development Report 4: Managing Water under Uncertainty and Risk. Paris, UNESCO.
- Villéger, S., & Mouillot, D. (2008). Additive partitioning of diversity including species differences: A comment on Hardy & Senterre (2007). *Journal of Ecology*, 96(5), 845–848. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2007.01351.x>
- Walker, B. H. (1992). Biodiversity and Ecological Redundancy. *Conservation Biology*, 6(1), 18–23.
- Yan, Q., Zhu, J., Zheng, X., & Jin, C. (2015). Causal effects of shelter forests and water factors on desertification control during 2000–2010 at the Horqin Sandy Land region, China. *Journal of Forestry Research*, 26(1), 33–45. <https://doi.org/10.1007/s11676-014-0012-x>
- Yeomans, J. C., & Bremner, J. M. (1988). A rapid and precise method for routine determination of organic carbon in soil. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 19(13), 1467–1476. <https://doi.org/10.1080/00103628809368027>
- Vieira, D. L. M., & Scariot, A. (2006). Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration. *Restoration Ecology*, 14(1), 11–20.
- Zanne, A. E., Tank, D. C., Cornwell, W. K., Eastman, J. M., Smith, S. A., Fitzjohn, R. G., ... Beaulieu, J. M. (2014). Three keys to the radiation of angiosperms into freezing environments. *Nature*, 506(7486), 89–92. <https://doi.org/10.1038/nature12872>
- Zar, J. H. *Biostatistical Analysis*. New Jersey: Prentice-Hall, 2010. 944p.

#### 4 CONSIDERAÇÕES FINAIS

As áreas susceptíveis à desertificação no semiárido brasileiro, localizadas no estado do Ceará, embora sob distúrbios antropogênicos crônicos desde os primórdios da colonização europeia, ainda apresentam parâmetros estruturais, de solo e de paisagem. Tais características indicam seu potencial regenerativo e que estas áreas ainda mantêm serviços ecossistêmicos de provisão essenciais para as comunidades locais, tais como: espécies madeireiras, forrageiras, apícolas, energéticas, ornamentais e medicinais.

Embora a presença dos serviços ecossistêmicos de provisão nas áreas abertas seja similar às áreas intermediárias e fechadas, há uma redução quantitativa significativa. As espécies que compõem as áreas mais abertas, devido a um maior tempo de uso crônico, principalmente agricultura itinerante e pecuária extensiva, mantêm traços indicativos de redução do potencial madeireiro e forrageiro. Esses traços, folhas simples e mais grossas, com maior vulnerabilidade à implosão de vasos do xilema (menor densidade da madeira) e dispersão pelo vento, resultam da seleção direcionada do consumo humano e animal, como por exemplo, o uso de espécies de maior densidade da madeira para construções e plantas mais palatáveis consumidas por bovino, ovinos e caprinos.

Porém, considerando o mosaico remanescente de vegetação formado por diferentes níveis de cobertura vegetal derivados dos diferentes usos da terra, verificamos que áreas susceptíveis à desertificação que apresentam essas características, ainda detêm potencial biológico e econômico que justificam ações do poder público para mitigar os distúrbios antropogênicos crônicos. Tais impactos poderão ser minimizados com a restauração das Áreas de Preservação Permanente, delimitação das Reservas Legais das propriedades rurais, criação de unidades de conservação para proteger o estoque genético de recolonização potencial nas áreas mais degradadas e implementação de formas de manejo agropastoril compatíveis com a limitação do sistema.

## REFERÊNCIAS

- AMIRASLANI, F.; DRAGOVICH, D. Combating desertification in Iran over the last 50 years: An overview of changing approaches. **Journal of Environmental Management**, v. 92, n. 1, p. 1–13, 2011.
- BRANDON, K. et al. Reconciling biodiversity conservation, people, protected areas, and agricultural suitability in Mexico. **World Development**, v. 33, n. 9 SPEC. ISS., p. 1403–1418, 2005.
- CGEE (Centro de Gestão e Estudos Estratégicos), 2016a. Desertificação, degradação da terra e secas no Brasil. Brasília, DF.
- CGEE (Centro de Gestão e Estudos Estratégicos), 2016b. Degradação neutra de terra: o que significa para o Brasil? Brasília, DF.
- CHAPIN III, F. S. et al. Consequences of changing biodiversity. **Aesthetic Surgery Journal**, v. 405, n. 6, p. 579–585, mai. 2000.
- CHAZDON, R. L. Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 6, n. 1–2, p. 51–71, jan. 2003.
- COOK, W. M. et al. Secondary Succession in an Experimentally Fragmented Landscape: Community Patterns across Space and Time. **Ecology**, v. 86, n. 5, p. 1267–1279, 2005.
- COSTANZA, R. et al. The value of the world's ecosystem services and natural capital. **Nature**, v. 387, n. 6630, p. 253–260, mai. 1997.
- DAVIES, J. et al. **Conserving Dryland Biodiversity**, pp. 84, 2012.
- FUNCEME. **Áreas degradadas susceptíveis aos processos de desertificação no Estado do Ceará – 2ª aproximação**. Anais do VII Simpósio Brasileiro de Sensoriamento Remoto, 1993.
- GUARIGUATA, M. R.; OSTERTAG, R. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. **Forest Ecology and Management**, v. 148, p. 185–206, 2001.
- HADDAD, N. M. et al. Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. **Science Advances**, v. 1, n. 2, p. e1500052, mar. 2015.
- HAN, Z. et al. Change trends for desertified lands in the Horqin Sandy Land at the beginning of the twenty-first century. **Environmental Earth Sciences**, v. 59, p. 1749–1757, fev. 2010.
- HOLDRIDGE, L.R. The life zone system. **Adansonia**, v. 6, p. 199-203, 1966.
- IBGE [Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística], 2012. Manual técnico da vegetação brasileira. Disponível em: <<http://biblioteca.ibge.gov.br/visualizacao/livros/liv63011.pdf>> Acesso em: 03 Abr. 2019

INSA- Instituto Nacional do Semiárido. **Mapas dos Núcleos de Desertificação**. 2014. Disponível em: <http://www.insa.gov.br/noticias/insa-publica-mapas-dos-nucleos-de-desertificacao-do-semiarido/#.Va42N7XLLAI> . Acesso em: 23 Jul. 2015.

INSA [Instituto Nacional do Semiárido]. **Sinopse do Censo Demográfico para o Semiárido Brasileiro**. Campina Grande, Brasil: INSA, 2012

IUCN, I. U. FOR C. OF N. **Drylands and climate change**. 2019. Disponível em: <https://www.iucn.org/resources/issues-briefs/drylands-and-climate-change>. Acesso em: 28 Ago. 2019.

JUCÁ-NETO, C. R. Primórdios Da Rede Urbana Cearense. **Mercator**, v. 8, n. 16, p. 77–102, 2009.

LEAL, I.R., Tabarelli, M., Silva, J.M.C., 2003. **Ecologia e conservação da caatinga**. Recife: Ed. Universitária UFPE.

LOPES, C. G. R. et al. Forest succession and distance from preserved patches in the Brazilian semiarid region. **Forest Ecology and Management**, v. 271, p. 115–123, 2012.

MARTORELL, C.; PETERS, E. M. The measurement of chronic disturbance and its effects on the threatened cactus *Mammillaria pectinifera*. **Biological Conservation**, v. 124, n. 2, p. 199–207, 2005.

MEA [Millennium Ecosystem Assessment]. 2005. **Ecosystems and Human Well-Being: Synthesis**. Island Press, Washington, DC. Disponível em: <https://www.millenniumassessment.org/documents/document.356.aspx.pdf> Acesso em 18 Ago. 2019.

MMA. 2005. Ministério do Meio Ambiente - MMA. Ministério da Ciência e Tecnologia - MCT. Portaria interministerial nº 1, de 09 de março de 2005. Atualiza os critérios que delimitam a região semiárida do Nordeste. Diário Oficial da União.

MMA. 2007. Atlas das áreas susceptíveis à desertificação do Brasil, Secretaria de Recursos Hídricos, Universidade Federal da Paraíba; Marcos Oliveira Santana, orgs. Brasília: MMA.

NAUGHTON-TREVES, L.; HOLLAND, M.B.; BRANDON, K. The role of protected areas in conserving biodiversity and sustaining local livelihoods. **Annu. Rev. Environ. Resour.** v. 30, 219–252, 2005.

PEDROSO-JÚNIOR, N. N.; SATO, M. Ethnoecology and conservation in protected natural areas: incorporating local knowledge in Superagui National Park management. **Brazilian journal of biology = Revista brasleira de biologia**, v. 65, n. 1, p. 117–127, 2005.

QUEIROZ, L. P. et al. **Diversity and evolution of flowering plants of the Caatinga domain**. In: J. M. C. Silva, I. R. Leal, & M. Tabarelli (Eds.), *Caatinga: The largest tropical dry forest region in South America* Cham, Switzerland: Springer International Publishing, pp. 23–64, 2017.

REYNOLDS, J. F. et al. Aspectos socioeconómicos y biofísicos de la desertificación. **Ecosistemas**, v. 14, n. 3, p. 3–21, 2005.

RIBEIRO, E. M. S. et al. Chronic anthropogenic disturbance drives the biological impoverishment of the Brazilian Caatinga vegetation. **Journal of Applied Ecology**, v. 52, n. 3, p. 611–620, 2015.

RIBEIRO, E. M. S. et al. Phylogenetic impoverishment of plant communities following chronic human disturbances in the Brazilian Caatinga. **Ecology**, v. 97, n. 6, p. 1583–1592, 2016.

SAMPAIO, E.V.S.B.; SALCEDO, I.H.; KAUFFMAN, J.B. Effect of different fire severities on coppicing of Caatinga vegetation in Serra Talhada, PE, Brazil. **Biotropica**, v. 25, 452–460, 1993.

SAMPAIO, E.V.S.B. **Caracterização do bioma Caatinga**. In: Gariglio, M.A., Sampaio, E.V.S.B., Cestaro, L.A., Kageyama, P.Y. (Eds.), *Uso sustentável e conservação dos recursos 1089 florestais da caatinga*. Brasília: Serviço Florestal Brasileiro, pp. 29–48, 2010.

SAMPAIO, E.V.B. et al. **Agricultura sustentável no semi-árido brasileiro**. Editora Universitária UFPE, Recife, 2009.

SCHMITT, C.B. et al. Global analysis of the protection status of the world's forests. **Biol Conserv.**, v. 142: 2122–2130, 2009.

SILVA, J. M. C.; LEAL, I. R.; TABARELLI, M. **Caatinga: The Largest Tropical Dry Forest Region in South America**. (J. M. C. SILVA; I. R. LEAL; M. TABARELLI, eds.). Springer, 2017.

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

SOUZA, J. T. et al. Does proximity to a mature forest contribute to the seed rain and recovery of an abandoned agriculture area in a semiarid climate? **Plant Biology**, v. 16, n. 4, p. 748–756, jul. 2014.

STOKES, A. et al. Soil bio- and eco-engineering in China: past experience and future priorities. **Ecological Engineering**, v. 36, n. 3, p. 247–257, mar. 2010.

UNCCD [United Nations Convention to Combat Desertification]. **Elaboration of an international convention to combat desertification in countries experiencing serious drought and/or desertification, particularly in Africa**. 1994. Disponível em: <http://www.unccd.int/Lists/SiteDocumentLibrary/conventionText/conv-eng.pdf>. Acesso em: 18 Ago. 2017.

UNCCD [United Nations Convention to Combat Desertification]. **WWAP [World Water Assessment Programme]. The United Nations World Water Development Report 4: Managing Water under Uncertainty and Risk**. Paris, UNESCO. 2012. Disponível em: <http://www.unesco.org/new/en/natural-sciences/environment/water/wwap/wwdr/wwdr4%202012>. Acesso em: 18 Ago. 2019.

URETA, C.; MARTORELL, C. (2009). Identifying the impacts of chronic anthropogenic disturbance on two threatened cacti to provide guidelines for population-dynamics restoration. **Biological Conservation**, v. 142, n. 10, 1992–2001, 2009.

YAN, Q. et al. Causal effects of shelter forests and water factors on desertification control during 2000–2010 at the Horqin Sandy Land region, China. **Journal of Forestry Research**, v. 26, n. 1, p. 33–45, 2015.

## APÊNDICE A – LISTA DE TABELAS

### Capítulo 1

Tabela 1 - Caracterização climática de municípios susceptíveis ao processo de desertificação no estado do Ceará. Dados históricos de temperatura (1980-2016; INMET 2019) e precipitação (FUNCEME 2019). Cálculos (evapotranspiração potencial e déficit hídrico) utilizando BHídrico GD 4.0 (D'Angiolella and Vasconcellos 2004) .....	29
Tabela 2 - Proporção dos níveis de cobertura do solo em áreas susceptíveis à desertificação no Estado do Ceará, semiárido do Nordeste do Brasil. Área (km <sup>2</sup> ); % = Porcentagem de cobertura em relação ao tamanho do site .....	29
Tabela 3 - Parâmetros estruturais da vegetação em áreas susceptíveis à desertificação em diferentes níveis de cobertura lenhosa .....	33
Tabela 4 - Seleção de modelos de acordo com o critério de informação de Akaike (AIC) para cada uma das variáveis respostas (riqueza de espécies, densidade de indivíduos, área basal e altura média). Na tabela constam os valores dos estimadores para cada variável preditora do modelo. AF = área da paisagem com vegetação no nível fechado (ha); AI = área da paisagem com vegetação no nível intermediário (ha); CO = carbono orgânico no solo (g.kg <sup>-1</sup> ); ID = idade do local amostrado; N = nitrogênio total no solo (g.kg <sup>-1</sup> ); nF = número de fragmentos em nível fechado; nI = número de fragmentos em nível intermediário; P = fósforo total no solo (g.kg <sup>-1</sup> ); Spt = SPLIT (índice de retalhamento) do nível de cobertura fechado. Delta = diferença no valor de AIC para o melhor modelo (menor AIC). Peso = peso do AIC. Somente modelos com AIC < 4 foram apresentados .....	38

### Capítulo 2

Tabela 1 - (Material Suplementar 2) Espécies lenhosas que foram coletados traços funcionais nas áreas susceptíveis à desertificação na caatinga .....	65
Tabela 1 - (Material Suplementar 3) Traços usados para mensurar a diversidade funcional de espécies lenhosas em áreas susceptíveis à desertificação na caatinga .....	66
Tabela 1 - (Material Suplementar 4) Correlações entre dados climáticos (precipitação	

	e índice de aridez) e variáveis de solo. Valores na diagonal inferior são o coeficiente de correlação e valores na diagonal superior são o P-valor. Em negrito, valores de coeficiente de correlação maiores do que 0,80 ..... 68	68
Tabela 2 -	(Material Suplementar 4) Correlações entre variáveis de paisagem. Valores inferiores são o coeficiente de correlação e valores superiores são o P-valor. Em negrito, valores de coeficiente de correlação maiores do que 0,80 ..... 68	68
Tabela 3 -	(Material Suplementar 4) Relação entre a densidade da vegetação na parcela e na paisagem ao redor (em um raio de 500m), precipitação e matéria orgânica do solo. Os valores são a média $\pm$ o desvio padrão das porcentagens de cada classe de vegetação na paisagem. a,b,c,d,e,f,g,h,i,j são referentes ao teste de Tukey para se verificar a diferença entre pares de classes de paisagens ..... 69	69
Tabela 4 -	(Material Suplementar 4) Correlações entre as médias ponderadas das comunidades para cada traço. Valores inferiores são o coeficiente de correlação e valores superiores são o P-valor. Em negrito, valores de coeficiente de correlação maiores do que 0,80 ..... 69	69
Tabela 5 -	(Material Suplementar 4) Correlações entre as médias ponderadas das comunidades para cada traço relacionado a serviços ecossistêmicos. Valores inferiores são o coeficiente de correlação e valores superiores são o P-valor. Em negrito, valores de coeficiente de correlação maiores do que 0,80 ..... 70	70
Tabela 1 -	(Material Suplementar 5) Resultados da ANOVA aninhada com interação entre as variáveis precipitação e cobertura vegetal para o CWM dos traços funcionais e as diversidades taxonômica, funcional e filogenética ..... 71	71

## APÊNDICE B – LISTA DE FIGURAS

### Capítulo 1

Figura 1 -	Níveis de cobertura do solo em áreas susceptíveis à desertificação no estado do Ceará, Brasil .....	30
Figura 2 -	Boxplots dos parâmetros estruturais da vegetação (densidade, área basal e altura média) e riqueza de áreas susceptíveis à desertificação em diferentes níveis de cobertura lenhosa (aberto, intermediário e fechado). F = Análise de variância (ANOVA). Letras diferentes indicam diferenças significativas pelo teste de Tukey (p-valor < 0,05) .....	31
Figura 3 -	Escalonamento Multidimensional não-Métrico (NMDS) baseado na dissimilaridade de Jaccard (A) e Bray-Curtis (B) de três níveis de cobertura lenhosa .....	32
Figura 4 -	Rarefação da riqueza de espécies de áreas susceptíveis à desertificação no Estado do Ceará em diferentes níveis de cobertura lenhosa e áreas com o mesmo tipo de vegetação sob condições abióticas similares, porém sem presença de distúrbios antrópicos. C1 - Iguatu/CE (Lima and Coelho 2015), C2 - Aiuaba/CE (Lemos and Meguro 2015), C3 - Crateús/CE (Costa and Araújo, 2012), C4 - Canindé de São Francisco/SE (Ferraz et al. 2013) e C5 - Floresta/PE (Ferraz et al. 2014) .....	37
Figura 5 -	Boxplot da betadiversidade ( $\beta_{jac}$ e $\beta_{bray}$ ) entre diferentes níveis de cobertura lenhosa (aberto, intermediário e fechado) em áreas susceptíveis à desertificação no Estado do Ceará. F = Análise de variância (ANOVA). Letras diferentes indicam diferenças significativas pelo teste de Tukey (p-valor < 0,05) .....	37

### Capítulo 2

Figura 1 -	Mapa mostrando as áreas de estudo. A – localização do semiárido brasileiro. B – núcleos susceptíveis à desertificação no estado do Ceará, Brasil (I Região Irauçuba; II Região dos Inhamuns; III Região do Médio Jaguaribe) .....	61
Figura 2 -	Resultados significativos da ANOVA aninhada para as diversidades taxonômica, funcional e filogenética e cobertura da vegetação com interação com precipitação .....	62

Figura 3 - Resultados significativos da ANOVA aninhada para o CWM (Community Weighted Mean) e cobertura da vegetação na parcela. Os resultados para precipitação não foram significativos. (Letras diferentes indicam às diferenças significativas com o teste de Tukey) ..... 63