

Universidade Federal de Pernambuco
Centro de Biociências
Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal

Ligia de Almeida Fernandes Vieira

Comunidade de plantas herbáceas em um gradiente de precipitação e perturbação antrópica
crônica na Caatinga

Recife
2017

Ligia de Almeida Fernandes Vieira

Comunidade de plantas herbáceas em um gradiente de precipitação e perturbação antrópica
crônica na Caatinga

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Departamento de Botânica, da Universidade Federal de Pernambuco, como parte dos requisitos à obtenção do grau de mestre em Biologia Vegetal.

Orientador: Profº Dr. Bráulio Almeida Santos

Recife
2017

Catálogo na fonte

Elaine Barroso

CRB 1728

Vieira, Lígia de Almeida Fernandes

Comunidade de plantas herbáceas em um gradiente de precipitação e perturbação antrópica crônica na Caatinga/ Lígia de Almeida Fernandes Vieira- 2017.

56 folhas: il., fig., tab.

Orientador: Bráulio Almeida Santos

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco. Centro de Biociências. Biologia Vegetal. Recife, 2018.

Inclui referências, apêndices e anexo

1. Comunidades vegetais 2. Análise cladística 3. Caatinga I. Santos, Bráulio Almeida (orient.) II. Título

581.981

CDD (22.ed.)

UFPE/CB-2018-122

Ligia de Almeida Fernandes Vieira

Comunidade de plantas herbáceas em um gradiente de precipitação e perturbação antrópica
crônica na Caatinga

APROVADA EM 23/02/2017

Banca examinadora

Prof. Dr. Bráulio Almeida Santos – UFPB

Dra. Danielle Gomes de Souza – UFPB

Prof. Dr. Marcelo Tabarelli - UFPE

Recife – PE

2017

Agradecimentos

A CAPES pela bolsa concedida e ao PELD-Catimbau pelo apoio logístico

Ao meu orientador Bráulio pela compreensão, motivação, amizade e ensinamentos para a conclusão deste trabalho. Ao meu coorientador Rubens Queiroz pelo aprendizado, motivação e amizade e Gustavo Souza pelas colaborações que enriqueceram o trabalho

Aos professores que ministraram aulas no PPGBV pois contribuíram para o meu processo de formação, principalmente Marcelo Tabarelli, Inara Leal e Felipe Melo pelos ensinamentos sobre Ecologia, Caatinga e seu funcionamento. Aos técnicos administrativos Hildebrando e Soraya que resolviam os problemas burocráticos

A Elâine Ribeiro, Julia Sfair, Tatiane Calaça e pelas dicas valiosas e pelo apoio prestado a mim durante a execução deste trabalho. A Daniele Gomes, Xavier Arnan, entre outros com quem dividi inquietações sobre o trabalho.

Aos colegas de laboratório do LET que, LEVA e LIPA e a “ Os fi de Bráulio”

Aos amigos das atividades de campo que tornaram estes momentos prazerosos, Rubens, Valdecir, Bianca e Tati que gentilmente me guiou em todas as parcelas que trabalhei. E aos amigos da turma 2015 com quem tive momentos saudosos: Bianca, Gesica, Maryana, Nayara. Eline, Maria, Madson, Joana, Diego, Thales, Marly, Valdecir Jr, entre outros colegas do PPGBV.

Aos amigos biólogos que tive até então e fizeram parte da minha trajetória, em especial os do Laboratório TAXON onde desenvolvi minha monografia

A meus pais e minha irmã pelo apoio e por acreditarem nos meus sonhos, ao restante da minha família, agradeço

RESUMO

Perturbações crônicas como extração de lenha e a pecuária extensiva podem levar à perda de biodiversidade, mas seus efeitos sobre plantas herbáceas ainda são pouco conhecidos, principalmente em ecossistemas vulneráveis a mudanças climáticas e dominados por populações humanas dependentes da floresta. O objetivo principal deste trabalho foi avaliar se áreas de Caatinga mais perturbadas e secas apresentariam menor diversidade filogenética e sofrem modificações na composição taxonômica de plantas herbáceas devido ao favorecimento de poucos clados tolerantes ao distúrbio em detrimento de muitos clados vulneráveis. Considerou-se também a densidade de plantas lenhosas, que geralmente inibem as herbáceas. Amostrou-se 6787 indivíduos herbáceos de 58 espécies distribuídas em 95 subparcelas de 1x1 m ao longo de gradientes independentes de precipitação (486 a 975 mm) e de perturbação crônica (0 a 100%). O aumento do distúrbio crônico não afetou a densidade e riqueza de indivíduos, mas modificou a composição de espécies e reduziu o grau de parentesco entre indivíduos e espécies nos ramos terminais da filogenia (e.g. dentro de famílias e gêneros). A redução da precipitação diminuiu a densidade de indivíduos, modificou a composição de espécies e aumentou o grau de parentesco entre as espécies nos ramos terminais da filogenia. Como esperado, a redução na densidade de plantas lenhosas aumentou a riqueza de espécies herbáceas, o número efetivo de linhagens, o parentesco entre indivíduos e espécies e ao contrário do esperado, aumentou também a divergência filogenética entre espécies. Estes resultados revelam que o estrato herbáceo de uma das florestas secas mais diversas do mundo está sendo erodido paulatinamente pela remoção constante de pequenas quantidades de biomassa.

Palavras chaves: Distúrbio crônico. Diversidade filogenética. Ervas. Florestas Secas.

ABSTRACT

Chronic disruptions such as logging and extensive livestock farming can lead to biodiversity loss, but their effects on herbaceous plants are still poorly understood, especially in ecosystems vulnerable to climate change and dominated by forest dependent human populations. Our main objective was to evaluate if more disturbed and dry areas of Caatinga would present less phylogenetic diversity and would undergo modifications in the taxonomic composition of herbaceous plants due to the favoring of a few clades tolerant to the disturbance to the detriment of many vulnerable clades. We also consider the density of woody plants, which generally inhibit herbaceous plants. We sampled 6787 herbaceous individuals of 58 species distributed in 95 subplots of 1x1 m along independent precipitation gradients (486 to 975 mm) and of chronic disturbance (0 to 100%). Increased chronic disturbance did not affect the density and richness of individuals but modified species composition and reduced the degree of kinship between individuals and species in the terminal branches of phylogeny (e.g. within families and genera). The reduction of precipitation decreased the density of individuals, modified the species composition and increased the degree of relationship between the species in the terminal branches of the phylogeny. As expected, the reduction in the density of woody plants increased the herbaceous species richness, the effective number of lineages, the kinship between individuals and species and, contrary to what was expected, also increased the phylogenetic divergence between species. Our results show that the herbaceous stratum of one of the most diverse dry forests in the world is being gradually eroded by the constant removal of small amounts of biomass.

Key-words: Chronic disruptions. Phylogenetic diversity. Herbs. Dry forests.

SUMÁRIO

1 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA.....	8
1.1 FLORESTAS TROPICAIS SAZONALMENTE SECAS	8
1.2 DIVERSIDADE FILOGENÉTICA DAS COMUNIDADES	10
1.3 COMUNIDADE DE PLANTAS HERBÁCEAS DA CAATINGA	13
1.4 REFERÊNCIAS	14
2 ARTIGO: REDUÇÃO DA PRECIPITAÇÃO E AUMENTO DA PERTURBAÇÃO ANTRÓPICA CRÔNICA EMPOBRECEM AS COMUNIDADES DE PLANTAS HERBÁCEAS DA CAATINGA.....	20
3 CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	37
APÊNDICE A – RESULTADO DOS MODELOS LINEARES	39
APÊNDICE B – LOCALIZAÇÃO DA ÁREA DE ESTUDO	41
APÊNDICE C - ORDENAÇÃO DIRETA DOS GÊNEROS BOTÂNICOS	42
APÊNDICE D - RELAÇÃO COM A DIVERSIDADE TAXONÔMICA.....	43
APÊNDICE E- RELAÇÃO COM DIVERSIDADE FILOGENÉTICA	44
APÊNDICE F - ÍNDICE DE PERTURBAÇÃO ANTRÓPICA CRÔNICA	45
APÊNDICE G - SEQUÊNCIAS DA ÁRVORE BAYESIANA	47
APÊNDICE H - FILOGENIA CALIBRADA.....	52
APÊNDICE I - LISTA FLORÍSTICA DAS ESPÉCIES HERBÁCEAS	54
ANEXO A - NORMAS PARA PUBLICAÇÃO NO PERIÓDICO ECOLOGY	56

1 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

1.1 FLORESTAS TROPICAIS SAZONALMENTE SECAS

Florestas tropicais sazonalmente secas (SDTF) formam um componente importante da vegetação tropical e podem ser definidas como formações que ocorrem em regiões tropicais caracterizadas por sazonalidade no regime de chuvas. Inclui florestas altas em solos úmidos a florestas baixas ricas em plantas suculentas nos locais secos onde precipitação é menor que 1800 mm ao ano. (Murphy and Lugo 1986). A vegetação é majoritariamente decídua durante a seca e o grau de deciduidade cresce com a diminuição da precipitação, apesar de as florestas mais secas terem mais espécies suculentas sempre verdes. SDTF usualmente tem baixa porcentagem de plantas lenhosas dispersa por vertebrados quando comparada a florestas mais húmidas (Bullock 1995). Ao longo de um gradiente de umidade deve-se esperar a redução no número de espécies lenhosas decíduas nas áreas mais úmidas e o aumento de plantas sempre verdes e epífitas c3 nas áreas mais secas (Medina 1995) e uma mudança nas estratégias de polinização e dispersão de sementes (Bullock 1995). Na Caatinga brasileira há uma correlação positiva entre precipitação e a porcentagem de espécies dispersas por vertebrados (Tabarelli et al. 2003)

As plantas das regiões áridas são limitadas pela disponibilidade de água, já que as chuvas anuais são concentradas em 3 ou 4 meses consecutivos (Sampaio 1995). Uma consequência da seca anual é que a maioria das plantas desenvolveram meios de escapar ou tolerar a perda de água (Fahn and Cultler 1992). As plantas que toleram a seca, ou seja, possuem recursos adaptativos para preservação e uso econômico da água como o caso dos cactos e das plantas com bulbos que perdem as folhas no começo da estação seca. As plantas que escapam a seca, as efêmeras, se desenvolvem rápido e são capazes de completar seu ciclo de vida durante um curto período de chuva. As efêmeras cobrem uma grande parte do solo e são uma importante fonte de recurso para os herbívoros (Fahn and Cultler 1992). As plantas efêmeras são o tipo de planta mais largamente distribuído nas regiões áridas são.

As famílias mais abundantes entre as lenhosas estão Fabaceae, Myrtaceae, Capparaceae, Zygophyllaceae, Malvaceae, (subfamília Bombacoidae) e Cactaceae que é uma das famílias mais abundante. A cobertura vegetal a nível do solo é composta principalmente por Bromeliaceae, Asteraceae, Malvaceae, Araceae, Portulacaceae, Marantaceae e poucas gramíneas. (Pennington et al. 2009). Poaceae é um elemento de minoria do nível de solo das SDTFs.

As SDTFs tem sido impactada por atividades humanas durante o milênio, e é amplamente reconhecida como o bioma mais ameaçado do mundo (Pennington et al. 2009), sendo os distúrbio crônicos umas das principais ameaças a este tipo florestal devido ao seu histórico de colonização e uso dos recursos naturais. As perturbações crônicas se caracterizam pela remoção contínua de pequenas quantidades de biomassa (Singh 1998) tais como extração seletiva de madeira, criação extensiva de rebanhos na floresta, coleta de produtos não madeireiros e caça. Esses são exemplos de perturbação crônica que transformam uma região natural em um mosaico de áreas em diferentes graus de perturbação (Singh 1998, Martorell and Peters 2005). Estudos demonstraram redução na riqueza de espécies e densidade de plantas (Sagar et al. 2003, Ribeiro et al. 2015), proliferação de espécies nativas ou exóticas adaptadas ao distúrbio (Marvier et al. 2004), alterações em interações planta-animal como dispersão de sementes e proteção contra herbívoros (Leal et al. 2014) e empobrecimento filogenético de plantas lenhosas (Ribeiro et al. 2016). No entanto, nosso entendimento sobre os impactos da perturbação crônica sobre comunidades biológicas ainda é extremamente limitado, sobretudo em florestas tropicais sazonalmente secas, reconhecidamente vulneráveis a mudanças ambientais em escala local, regional e global (Banda-R et al. 2016).

O mais extenso pedaço de área nas SDTF esta no neotropico, que contém mais de 60% do total dessa vegetação (Miles et al. 2006) e uma das maiores áreas das SDTF é a Caatinga localizada no nordeste brasileiro, apresenta uma área de mais de 800.000 Km² e ocupa 11% do território brasileiro (Sampaio 1995, Miles et al. 2006). Ocupa principalmente a áreas baixas de cristalino que tem altitude abaixo de 500 m. Algumas áreas de caatinga ocorrem também em áreas de formação rochosa sedimentar, que apresenta características edáficas diferentes do cristalino. Solos do cristalino são ricos em nutrientes, rochosos e retém água por um curto período de tempo depois da estação chuvosa. Os solos do sedimentar são pobres em nutrientes, mais profundos e retém agua por um período maior de tempo (Sampaio 1995). A Caatinga já possui grande parte de sua área modificada pelas ações humanas e além disso os cenários mais secos e quentes projetados por modelos climáticos para a região nordeste apontam para uma possível desertificação de todo o ecossistemas (Marengo and Valverde 2007, Pachauri et al. 2008).

Embora a Caatinga tenha sido reconhecida como a segunda floresta tropical sazonalmente seca mais rica do mundo em termos de riqueza de plantas lenhosas (Banda-R et al. 2016), seu histórico de degradação é antigo, assim como as lacunas de conhecimento básico para muitos grupos biológicos (Leal et al. 2005, Santos et al. 2011). Ainda que alguns autores

defendam que grande parte da diversidade de plantas da Caatinga está, na verdade, no seu estrato herbáceo (Moro et al. 2015, Queiroz et al. 2015), pouco se sabe sobre como as herbáceas respondem a modificações ambientais, tais como a perturbação crônica, a diminuição da precipitação e redução na cobertura do dossel. É sabido que a diversidade e a cobertura que as ervas oferecem ao solo são sensíveis às variações dos microhabitats no tempo e no espaço, mas as evidências são pontuais e parecem ser influenciadas pela cobertura do dossel (Araújo et al. 2007).

1.2 DIVERSIDADE FILOGENÉTICA DAS COMUNIDADES

Um dos principais objetivos da ecologia é esclarecer os processos responsáveis pelos padrões de composição e estrutura das assembleias de espécies e diversos estudos buscam testar a ideia de que existem conjuntos de restrições (regras) sobre a formação e manutenção (montagem) das assembleias (Sobral, 2012).

Diversos estudos sugerem que diferentes processos influenciam a coocorrência de espécies e a manutenção das assembleias em diferentes escalas espaciais (Levin 1992, Chase and Leibold 2002). Os processos biogeográficos de grande escala determinam o banco regional de espécies a partir dos quais as assembleias são formadas. Por sua vez os processos ecológicos em escala local podem ser consequência da composição e diversidade do banco regional (Pavlik 1995). Os processos regionais incluem migração a longa distância, especiação e eventos históricos que proporcionam a fonte de espécies para colonizar e aumentar a diversidade das assembleias locais. Em contraste, processos locais incluem fatores tais como competição, predação, parasitismo e perturbações.

Historicamente, a maioria dos estudos de diversidade de plantas tem focado nas medidas tradicionais de diversidade e riqueza. Tais medidas geralmente consideram que todas as espécies pertencem ao mesmo gênero (ou clado) e possuem a mesma função na comunidade, trazendo consigo grande perda de informação biológica (Cianciaruso et al. 2009). Entretanto a dificuldade em chegar a previsões gerais juntamente com o acesso a características detalhadas da história de vida das espécies tem levado a novas abordagens na caracterização da biodiversidade. Nesse contexto, as medidas de diversidade filogenéticas e funcional tem emergido a partir da ideia de que as distancias filogenéticas e funcionais entre as espécies podem ser incluídas nas medidas de biodiversidade (Cousins, 1991).

A diversidade filogenética é uma medida de diversidade de uma comunidade que incorpora as relações filogenéticas das espécies (Magurran 2004). A premissa principal é que a diversidade é maior em comunidades que as espécies são mais distintas, ou seja, uma comunidade em que espécies estão distribuídas em muitos gêneros deve apresentar uma diversidade maior que uma comunidade em que a maioria das espécies pertence a um mesmo gênero (Magurran 2004). Com isso, a extinção de uma espécie sem parentes próximos em uma comunidade tende a levar a uma perda maior de informação genética do que a extinção de uma espécie com parentes próximos (May, 1990; Willians et al. 1991). Por este motivo, é mais interessante, por exemplo, que ações de conservação sejam voltadas para áreas que apresentam maior diversidade filogenética possível (Harvey & Pagel, 1991).

A incorporação das relações de parentesco das espécies as abordagens clássicas de diversidade estabeleceu a base da emergente área de pesquisa em filogenia de comunidades e tem impulsionado o desenvolvimento de muitas ferramentas para detectar a subjacente estrutura das assembleias (Webb et al. 2002, Cavender-Bares et al. 2009, Tucker et al. 2016). As Métricas de diversidade filogenética apareceram primeiramente em biologia da conservação em resposta a percepção de que em face ao aumento das extinções minimizar a perda de história evolucionária deve ser uma prioridade (Vane-Wright et al. 1991). Maximizando a diversidade evolucionária de um grupo de espécies, deve maximizar as características (i.e. fenotípica, comportamental, ecológica), da diversidade e assim as medidas filogenéticas devem ser mais efetivas (Faith 1992)

Revisões das métricas filogenéticas existentes foram feitas e promoveram uma elucidação matemática das métricas existentes e permitiu o agrupamento das mesmas em 3 dimensões matemáticas: riqueza, divergência e regularidade. Buscando entender as relações conceituais entre as métricas existentes (Tucker et al. 2016) buscou elucidar as redundâncias existentes e encorajar o uso e a interpretação correta das métricas. Riqueza filogenética se refere a soma das relações filogenéticas acumuladas entre os táxons, divergência filogenética é a média das relações filogenéticas entre os táxons de uma comunidade e regularidade filogenética é a variância das diferenças entre os táxons de uma comunidade, também chamado de “evenness”.

Perguntas sobre comunidades ecológicas tem frequentemente considerado distância filogenética como um proxy para diferenças em traços funcionais. Espécies com relação de parentesco próxima são mais similares e sobrepõem o nicho ecológico mais que as espécies de

parentesco distante, sendo assim filtro o processo ecológico. Alternativamente, se interações competitivas são importantes, pode ser hipotetizado que as espécies coocorrentes são menos relacionadas filogeneticamente. Índices de divergência, particularmente MPD e MNTD tem sido usados para testar esta hipótese sobre a média filogenética dos táxons em uma assembleia. Por exemplo, (Helmus et al. 2010) considerou que locais com maior distúrbio tende a conter espécie com relação de parentesco próximas, refletindo o processo de filtro ambiental selecionando espécies tolerantes a distúrbio, hipotetizando que espécies mais relacionadas podem ter traços similares. Se a pergunta é sobre a totalidade da diversidade filogenética, a diferença filogenética entre as comunidades através de um gradiente ambiental, a dimensão associada tem de ser direto para identificar. As métricas podem ser usadas tanto nas dimensões alfa e beta.

Foi proposto duas medidas de diversidade baseadas na recente classificação filogenética das angiospermas (Webb et al. 2002). A distância média par a par (MPD, do inglês *mean pairwise distance*) e a distância média do vizinho mais próximo (MNND e posteriormente MNTD, do inglês *mean nearest neighbor distance*) (Cianciaruso et al. 2009). Como também as medidas padronizadas NTI (índice de táxon mais próximo) e NRI (índice de parentesco líquido), que são índices que comparam as medidas observadas de MPD e MNTD com comunidades aleatórias geradas a partir do mesmo conjunto regional de espécies. Valores positivos de NRI indicam que as espécies estão mais próximas filogeneticamente do que o esperado ao acaso, e valores negativos indicam que as espécies são mais distantes filogeneticamente do que o esperado ao acaso. O NTI foi proposto como uma medida do agrupamento filogenético terminal em uma filogenia, e os valores de NTI tendem a ser positivos quando há muitas espécies cogenéricas e cofamiliares. Quando isso não ocorre, os valores de NTI tendem a ser negativos. Pode-se usar MPD quando a pergunta está relacionada aos ramos ocorrentes no fundo da árvore, versus MNTD para perguntas relacionadas aos ramos terminais (Tucker et al. 2016).

Índices paramétricos, tais como números de Hill em um gradiente q , permitem considerar o impacto de espécies raras e comuns. Pode-se também contar abundância e comparar com as métricas de presença/ausência. As três métricas filogenéticas baseadas nos números de Hill são: ${}^qD(T)$ – diversidade filogenética média na ordem q por “T” anos considerando as ordens 0 [${}^0D(T)$], 1 [${}^1D(T)$] e 2 [${}^2D(T)$]. O parâmetro q se refere ao valor atribuído a abundância relativa de cada nó. Quando $q=0$ só a riqueza de espécies é considerada (presença e ausência, enfatizando assim as espécies raras, e T representa a idade do primeiro

nó. Quando $q=1$ só as espécies dominantes ou muito abundantes são consideradas, e por fim ${}^2D(T)$ quantifica o número efetivo de linhagens muito abundantes em função do tempo evolucionário T (Chao et al. 2010). A métrica ${}^0D(T)$ é considerado uma medida de riqueza filogenética da comunidade, pois calcula a somadas diferenças filogenéticas presente na comunidade. As demais métricas são consideradas medidas de divergência filogenética.

1.3 COMUNIDADE DE PLANTAS HERBÁCEAS DA CAATINGA

Comunidades de plantas herbáceas formam um diverso grupo taxonômico e ecológico em florestas tropicais e temperadas e incluem um amplo espectro de formas de vida e estratégia de sobrevivência incluindo pteridófitas, monocotiledôneas e eudicotiledoneas, além plantas terrestres, trepadeiras e epífitas, (Cicuzza et al. 2013). Comunidades de plantas herbáceas são menos visíveis em florestas densas, mas são o principal elemento e habitats abertos onde frequentemente cobrem o solo e dominam em número de indivíduos e espécies. No cerrado brasileiro, o número de espécies herbáceas é alto, 4.700, e a proporção de espécies herbáceas versus plantas lenhosas é 4,5:1 (Filgueiras 2002). A riqueza do componente herbáceo registrada em alguns levantamentos realizados em áreas de Caatinga apresenta grande amplitude, variando entre 40 e 267 espécies (Araujo et al. 2005, Benevides 2007, Costa et al. 2007, Andrade et al. 2009, Silva et al. 2009, Oliveira et al. 2013, Queiroz et al. 2015).

As herbáceas formam uma parte importante da diversidade de plantas da Caatinga. De acordo com a pesquisa realizada por (Moro et al. 2014) das 18 áreas analisadas a riqueza de espécies herbáceas e lenhosas representou 32,6% e 51,5% respectivamente. No mesmo estudo a riqueza de espécies herbáceas foi superior as lenhosas nos 2 estudos em áreas de cristalino, as herbáceas apresentaram 64,4% e 63,3% do total das espécies e as 9 áreas de solo sedimentar apresentaram riqueza de plantas herbáceas variando entre 21,1% e 42,2% do total de espécies. As plantas herbáceas também foram maioria nas áreas ribeirinhas (60,5%, $n=1$) e nos inselbergs (46,4%, $n=1$).

Alguns estudos sobre plantas herbáceas vêm sendo realizados na caatinga. A maioria busca descrever a composição florística e a estrutura da comunidade e de populações herbáceas. De modo geral, estes estudos comparam a flora herbácea de um ambiente preservado com um ambiente alterado antropicamente (Benevides 2007, Sizenando Filho et al. 2007, Andrade et al. 2009) ou entre diferentes tipos de habitats, como por exemplo, plano, rochoso e ciliar (Araujo et al. 2005), sedimentar X cristalino (Silva et al. 2009), além de estudos que comparam a flora

lenhosa com a flora herbáceas em termos de riqueza de espécies (Silva 2009, Queiroz et al. 2015). Poucos estudos foram realizados na época seca, em virtude da maioria das espécies serem anuais a exceção de alguns estudos, onde um realizou duas coletas interanuais dirigidas a descrever e comparar a influência da variação climática anual na estrutura das populações herbáceas (Reis et al. 2006) e outro avaliou o banco de sementes de uma área de Caatinga e constatou que 80% das plantas que germinaram do banco de sementes eram herbáceas (Silva 2009). A diversidade e cobertura que as ervas oferecem ao solo são sensíveis às variações dos microhabitats no tempo e no espaço. Entretanto, o número de estudos que incluem dados da flora e da estrutura deste componente é baixo quando comparado aos que avaliam o componente lenhoso (Rodal et al. 1999, Araújo et al. 2007)

Os estudos fitossociológicos da flora herbácea de áreas de Caatinga realizados para testar diferenças entre ambientes antropizados e preservados e no geral mostraram diferença significativa em suas frequência e densidade das espécies. O ambiente menos preservado apresentou maior densidade de indivíduos e também maior número de famílias botânicas (20, n=12), porém apresentou menor número de espécies com relação ao ambiente preservado (Benevides 2007). (Sizenando Filho et al. 2007) encontrou mais espécies e famílias botânicas no ambiente mais degradado (Andrade et al. 2009) encontrou mais espécies gêneros e famílias na área mais conservada e maior densidade de indivíduos na área menos conservada.

As plantas herbáceas respondem muito rapidamente a variações no tempo e no espaço. Estudos em comunidades herbáceas da mata atlântica mostraram que fragmentos florestais são 50% menos diversas, perdem grupos particulares de ervas como aquelas tolerantes a sombra (e.g. pteridofitas) e desenvolvem uma proliferação de um pequeno grupo de ervas nativas..florestas, enquanto que florestas contínuas

1.4 REFERÊNCIAS

- Andrade, M. V., A. Andrade, D. Silva, R. Bruno, and D. Guedes. 2009. Floristic Survey and Structures Phytosociological of the Herbaceous Extract and Subarbutive in Areas of Caatinga in the Cariri Paraíba, Brazil. *Revista Caatinga* 22:229–237.
- Araújo, E. L., C. C. Castro, and U. P. Albuquerque. 2007. Dynamics of Brazilian Caatinga – A Review Concerning the Plants , Environment and People. *Functional Ecosystems and Communities* 1:15–28.
- Araujo, E., K. Silva, E. Ferraz, E. Sampaio, and Silva.Suzene. 2005. Diversidade de herbáceas em microhabitats rochoso , plano e ciliar em uma. *Acta Botanica Brasilica* 19:285–294.

- Arroyo-Rodríguez, V., J. Cavender-Bares, F. Escobar, F. P. L. Melo, M. Tabarelli, and B. A. Santos. 2012. Maintenance of tree phylogenetic diversity in a highly fragmented rain forest. *Journal of Ecology* 100:702–711.
- Arroyo-Rodríguez, V., F. P. L. Melo, M. Martínez-Ramos, F. Bongers, R. L. Chazdon, J. A. Meave, N. Norden, B. A. Santos, I. R. Leal, and M. Tabarelli. 2017. Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: new insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. *Biological Reviews* 92:326–340.
- Banda-R, K., A. Delgado-Salinas, K. G. Dexter, R. Linares-Palomino, A. Oliveira-Filho, D. Prado, M. Pullan, C. Quintana, R. Riina, G. M. Rodriguez M., J. Weintritt, P. Acevedo-Rodriguez, J. Adarve, E. Alvarez, A. Aranguren B., J. C. Arteaga, G. Aymard, A. Castano, N. Ceballos-Mago, A. Cogollo, H. Cuadros, F. Delgado, W. Devia, H. Duenas, L. Fajardo, A. Fernandez, M. A. Fernandez, J. Franklin, E. H. Freid, L. A. Galetti, R. Gonto, R. Gonzalez-M., R. Graveson, E. H. Helmer, A. Idarraga, R. Lopez, H. Marcano-Vega, O. G. Martinez, H. M. Maturo, M. McDonald, K. McLaren, O. Melo, F. Mijares, V. Mogni, D. Molina, N. d. P. Moreno, J. M. Nassar, D. M. Neves, L. J. Oakley, M. Oatham, A. R. Olvera-Luna, F. F. Pezzini, O. J. R. Dominguez, M. E. Rios, O. Rivera, N. Rodriguez, A. Rojas, T. Sarkinen, R. Sanchez, M. Smith, C. Vargas, B. Villanueva, and R. T. Pennington. 2016. Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. *Science* 353:1383–1387.
- Benevides, D. D. S. 2007. Estudo da flora herbácea da caatinga no município de caraúbas no estado do rio grande do norte. *Revista Verde de Agroecologia e Desenvolvimento Sustentável*:33–44.
- Bivand, R., and N. Lewin-Koh. 2015. Maptools: tools for reading and handling spatial objects. R package version 0.8-36.[Sl: sn], 2015. R package version 0.8-36.
- Bremer, B., K. Bremer, M. W. Chase, M. F. Fay, J. L. Reveal, L. H. Bailey, D. E. Soltis, P. S. Soltis, P. F. Stevens, and T. A. P. Group. 2009. An update of the angiosperm phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161:105–121.
- Bullock, G. 1995. Plant reproduction in neotropical dry forests. Pages 277–303 in S. Bullock, H. Mooney, and E. Medina, editors. *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge (RU).
- Cavender-Bares, J., K. H. Kozak, P. V. A. Fine, and S. W. Kembel. 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters* 12:693–715.
- Chao, A., C.-H. Chiu, and L. Jost. 2010. Phylogenetic diversity measures based on Hill numbers. *Philosophical Transactions of the Royal Society* 365:3599–609.
- Chao, A., K. H. Ma, and T. C. Hsieh. 2016. iNEXT (iNterpolation and EXTrapolation) Online: Software for Interpolation and Extrapolation of Species Diversity. Program and User's Guide published at http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software_download/.
- Chase, J. M., and M. A. Leibold. 2002. Spatial scale dictates the productivity-biodiversity relationship. *Nature* 416:427–430.
- Cianciaruso, M. V., I. A. Silva, and M. A. Batalha. 2009. Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia de comunidades. *Biota Neotropica* 9:93–103.
- Cicuzza, D., T. Krömer, A. D. Poulsen, S. Abrahamczyk, T. Delhotal, H. M. Piedra, and M. Kessler. 2013. A transcontinental comparison of the diversity and composition of tropical forest

understory herb assemblages. *Biodiversity and Conservation* 22:755–772.

Costa, R., F. Araújo, and L. Lima-Verde. 2007. Flora and life-form spectrum in an area of deciduous thorn woodland (caatinga) in northeastern, Brazil. *Journal of Arid Environments* 68:237–247.

Dai, A. 2012. Increasing drought under global warming in observations and models. *Nature Climate Change* 3:52–58.

Dillon, M. E., G. Wang, and R. B. Huey. 2010. Global metabolic impacts of recent climate warming. *Nature* 467:704–706.

Fahn, A., and D. Cultler. 1992. Xerophytes. Page 176 *Xerophytes*. Gebrüder Borntraeger, Stuttgart.

Faith, D. P. 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation* 61:1–10.

Fensholt, R., T. Langanke, K. Rasmussen, A. Reenberg, S. D. Prince, C. Tucker, R. J. Scholes, Q. B. Le, A. Bondeau, R. Eastman, H. Epstein, A. E. Gaughan, U. Hellden, C. Mbow, L. Olsson, J. Paruelo, C. Schweitzer, J. Seaquist, and K. Wessels. 2012. Greenness in semi-arid areas across the globe 1981–2007 — an Earth Observing Satellite based analysis of trends and drivers. *Remote Sensing of Environment* 121:144–158.

Filgueiras, T. 2002. Herbaceous plant communities. Pages 121–139 *The Cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna*.

Gilman, S. E., M. C. Urban, J. Tewksbury, G. W. Gilchrist, and R. D. Holt. 2017. A framework for community interactions under climate change. *Trends in Ecology & Evolution* 25:325–331.

Helmus, M. R., W. Keller, M. J. Paterson, N. D. Yan, C. H. Cannon, and J. A. Rusak. 2010. Communities contain closely related species during ecosystem disturbance. *Ecology Letters* 13:162–174.

Hijmans, R. J., S. E. Cameron, J. L. Parra, P. G. Jones, and A. Jarvis. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25:1965–1978.

Jacomine, P. K. T., A. C. Cavalcanti, N. Burgos, S. C. P. Pessoa, and C. O. Silveira. 1972. Levantamento exploratório: reconhecimento de solos do Estado de Pernambuco. Page Bol. Tec. SUDENE 2. Bol. Tec. SUDENE-DRN, 1972/73.

Laurance, W. F., J. Sayer, and K. G. Cassman. 2014a. Agricultural expansion and its impacts on tropical nature. *Trends in ecology & evolution* 29:107–16.

Laurance, W. F., J. Sayer, and K. G. Cassman. 2014b. Agricultural expansion and its impacts on tropical nature. *Trends in Ecology & Evolution* 29:107–116.

Leal, I. R., J. M. C. Silva, M. Tabarelli, and T. E. Lacher. 2005. Changing the Course of Biodiversity Conservation in the Caatinga of Northeastern Brazil. *Conservation Biology* 19:701–706.

Leal, L. C., A. N. Andersen, and I. R. Leal. 2014. Anthropogenic disturbance reduces seed-dispersal services for myrmecochorous plants in the Brazilian Caatinga. *Oecologia* 174:173–181.

Levin, S. A. 1992. The Problem of Pattern and Scale in Ecology: The Robert H. MacArthur

Award Lecture Author(s): Simon A. Levin Source: *Ecology* 73:1943–1967.

Lima, P. B., L. F. Lima, B. A. Santos, M. Tabarelli, and C. S. Zickel. 2015. Altered herb assemblages in fragments of the Brazilian Atlantic forest. *Biological Conservation* 191:588–595.

Lu, X., L. Wang, and M. F. McCabe. 2016. Elevated CO₂ as a driver of global dryland greening. *Scientific Reports* 6:20716.

Magurran, A. E. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwells.

Marengo, J. a, and M. C. Valverde. 2007. Caracterização do clima no Século XX e Cenário de Mudanças de clima para o Brasil no Século XXI usando os modelos do IPCC-AR4. *Revista Multiciência*:5–28.

Martorell, C., and E. M. Peters. 2005. The measurement of chronic disturbance and its effects on the threatened cactus *Mammillaria pectinifera*. *Biological Conservation* 124:199–207.

Marvier, M., P. Kareiva, and M. G. Neubert. 2004. Habitat Destruction, Fragmentation, and Disturbance Promote Invasion by Habitat Generalists in a Multispecies Metapopulation. *Risk Analysis* 24:869–878.

Matos, F. A. R., L. F. S. Magnago, M. Gastauer, J. M. B. Carreiras, M. Simonelli, J. A. A. Meira-Neto, and D. P. Edwards. 2017. Effects of landscape configuration and composition on phylogenetic diversity of trees in a highly fragmented tropical forest. *Journal of Ecology* 105:265–276.

McMahon, S. M., S. P. Harrison, W. S. Armbruster, P. J. Bartlein, C. M. Beale, M. E. Edwards, J. Kattge, G. Midgley, X. Morin, and I. C. Prentice. 2011. Improving assessment and modelling of climate change impacts on global terrestrial biodiversity. *Trends in Ecology & Evolution* 26:249–259.

Medina, E. 1995. Diversity of life forms of higher plants in neotropical dry forests. Pages 221–242 *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge (RU).

Melo, F. P. L., V. Arroyo-Rodríguez, L. Fahrig, M. Martínez-Ramos, and M. Tabarelli. 2013. On the hope for biodiversity-friendly tropical landscapes. *Trends in Ecology and Evolution* 28:461–468.

Miles, L., A. C. Newton, R. S. DeFries, C. Ravillious, I. May, S. Blyth, V. Kapos, and J. E. Gordon. 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography* 33:491–505.

Moro, M. F., E. N. Lughadha, D. L. Filer, F. S. D. Araujo, and F. R. Martins. 2014. A catalogue of the vascular plants of the Caatinga Phytogeographical Domain: a synthesis of floristic and phytosociological surveys. *Phytotaxa* 160:1–118.

Moro, M. F., I. A. Silva, F. S. de Araújo, E. Nic Lughadha, T. R. Meagher, and F. R. Martins. 2015. The Role of Edaphic Environment and Climate in Structuring Phylogenetic Pattern in Seasonally Dry Tropical Plant Communities. *PLOS ONE* 10:119–166.

Murphy, P. G., and a E. Lugo. 1986. Ecology of Tropical Dry Forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17:67–88.

Oliveira, D. G., A. P. Prata, and R. A. Ferreira. 2013. Herbáceas da Caatinga: composição florística, fitossociologia e estratégias de sobrevivência em uma comunidade vegetal. *Revista Brasileira de Ciências Agrárias - Brazilian Journal of Agricultural Sciences* 8:623–633.

- Pachauri, R. K., A. Reisinger, D. L. Albritton, T. Barker, I. A. Bashmakov, O. Canziani, R. Christ, U. Cubasch, O. Davidson, and H. Gitay. 2008. IPCC, 2007: Climate Change 2007: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. In: IPCC 104.
- Parmesan, C. 2006. Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37:637–669.
- Pavlik, B. M. 1995. Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives. *Madrono* 42:523–525.
- Pennington, R. T., M. Lavin, and A. Oliveira. 2009. Woody plant diversity, evolution, and ecology in the tropics: perspectives from seasonally dry tropical forests. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 40:437–457.
- Queiroz, T. R., F. M. Moro, and B. M. Loiola. 2015. Evaluating the relative importance of woody versus non-woody plants for alpha-diversity in a semiarid ecosystem in Brazil. *Plant Ecology and Evolution* 148:361–376.
- Reis, A. M. S., E. L. Araújo, E. M. N. Ferraz, and A. N. Moura. 2006. Inter-annual variations in the floristic and population structure of an herbaceous community of “caatinga” vegetation in Pernambuco, Brazil. *Revista Brasileira de Botânica* 29:497–508.
- Ribeiro, E. M. S., V. Arroyo-Rodríguez, B. A. Santos, M. Tabarelli, and I. R. Leal. 2015. Chronic anthropogenic disturbance drives the biological impoverishment of the Brazilian Caatinga vegetation. *Journal of Applied Ecology* 52:611–620.
- Ribeiro, E. M. S., B. A. Santos, V. Arroyo-Rodríguez, M. Tabarelli, G. Souza, and I. R. Leal. 2016. Phylogenetic impoverishment of plant communities following chronic human disturbances in the Brazilian Caatinga. *Ecology* 97:1583–1592.
- Rito, K. F., V. Arroyo-Rodríguez, R. T. de Queiroz, I. R. Leal, and M. Tabarelli. 2016. Precipitation mediates the effect of human disturbance on the Brazilian Caatinga vegetation. *Journal of Ecology*:1–11.
- Rodal, M. J. N., L. M. do Nascimento, and A. L. de Melo. 1999. Composição florística de um trecho de vegetação arbustiva caducifólia, no município de Ibimirim, PE, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 13:15–28.
- Sagar, R., A. S. Raghubanshi, and J. S. Singh. 2003. Tree species composition, dispersion and diversity along a disturbance gradient in a dry tropical forest region of India. *Forest Ecology and Management* 186:61–71.
- Sampaio, E. 1995. Overview of the Brazilian caatinga. Pages 195–220 in S. H. Bullock, H. A. Mooney, and E. Medina, editors. *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge, Cam, Cambridge (RU).
- Sanchez-Azofeifa, G. A., M. Quesada, J. P. Rodriguez, J. M. Nassar, K. E. Stoner, A. Castillo, T. Garvin, E. L. Zent, J. C. Calvo-Alvarado, M. E. R. Kalacska, L. Fajardo, J. a Gamon, and P. Cuevas-Reyes. 2005. Research Priorities for Neotropical Dry Forests. *Biotropica* 37:477–485.
- Santos, B. A., V. Arroyo-Rodríguez, C. E. Moreno, and M. Tabarelli. 2010. Edge-Related Loss of Tree Phylogenetic Diversity in the Severely Fragmented Brazilian Atlantic Forest. *PLoS ONE* 5:e12625.
- Santos, B. A., M. Tabarelli, F. P. L. Melo, J. L. C. Camargo, A. Andrade, S. G. Laurance, and

- W. F. Laurance. 2014. Phylogenetic Impoverishment of Amazonian Tree Communities in an Experimentally Fragmented Forest Landscape. *PLoS ONE* 9:e113109.
- Santos, J. C., I. R. Leal, J. S. Almeida-Cortez, G. W. Fernandes, and M. Tabarelli. 2011. Caatinga: The Scientific Negligence Experienced by a Dry Tropical Forest. *Tropical Conservation Science* 4:276–286.
- Silva, K. A. 2009. Banco de sementes (Lenhosas e herbáceas) e dinâmica de quatro populações herbáceas em uma área de Caatinga em Pernambuco.
- Silva, K. A. Da, E. D. L. Araújo, and E. M. N. Ferraz. 2009. Estudo florístico do componente herbáceo e relação com solos em áreas de caatinga do embasamento cristalino e bacia sedimentar, Petrolândia, PE, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 23:100–110.
- Singh, S. P. 1998. Chronic disturbance, a principal cause of environmental degradation in developing countries. *Environmental Conservation* 25:1–2.
- Sizenando Filho, F. A., P. B. Maracajá, E. T. Diniz Filho, and R. A. C. de Freitas. 2007. Estudo florístico e fitossociológico da flora herbácea do município de Messias Targino, RN/PB. *Revista de Biologia e Ciências da Terra* 7.
- Sobral, Fernando Landa; Cianciaruso, M. V. 2012. Review article. *Bioscience Journal* 83:111–122.
- Supp, S. R., and S. K. M. Ernest. 2014. Species-level and community-level responses to disturbance: a cross-community analysis. *Ecology* 95:1717–1723.
- Tabarelli, M., A. Vicente, and D. Barbosa. 2003. Variation of seed dispersal spectrum of woody plants across a rainfall gradient in north-eastern Brazil. *Journal of Arid Environments* 52:197–210.
- Teixeira Queiroz, R., M. Freire Moro, and M. Bezerra Loiola. 2015. Evaluating the relative importance of woody versus non-woody plants for alpha-diversity in a semiarid ecosystem in Brazil. *Plant Ecology and Evolution* 148:361–376.
- Thuiller, W. 2007. Biodiversity: Climate change and the ecologist. *Nature* 448:550–552.
- Tilman, D., and A. El Haddi. 1992. Drought and biodiversity in Grasslands. *Oecologia* 89:257–264.
- Tucker, C. M., M. W. Cadotte, S. B. Carvalho, T. J. Davies, S. Ferrier, S. A. Fritz, R. Grenyer, M. R. Helmus, L. S. Jin, A. O. Mooers, S. Pavoine, O. Purschke, D. W. Redding, D. F. Rosauer, M. Winter, and F. Mazel. 2016. A guide to phylogenetic metrics for conservation, community ecology and macroecology. *Biological Reviews*:n/a-n/a.
- Vamosi, S. M., S. B. Heard, J. C. Vamosi, and C. O. Webb. 2009. Emerging patterns in the comparative analysis of phylogenetic community structure. *Molecular Ecology* 18:572–592.
- Vane-Wright, R. I., C. J. Humphries, and P. H. Williams. 1991. What to protect? - Systematics and the agony of choice. *Biological Conservation* 55:235–254.
- Webb, C., D. Ackerly, and S. Kembel. 2011. *Phylocom: Software for the analysis of phylogenetic community structure and character evolution (with phylomatic and ecovolve)*. Cambridge.
- Webb, C. O., D. D. Ackerly, M. a. McPeck, and M. J. Donoghue. 2002. Phylogenies and Community Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33:475–505.

2 ARTIGO: REDUÇÃO DA PRECIPITAÇÃO E AUMENTO DA PERTURBAÇÃO ANTRÓPICA CRÔNICA EMPOBRECEM AS COMUNIDADES DE PLANTAS HERBÁCEAS DA CAATINGA

Ligia A. F. Vieira¹, Gustavo Souza², Rubens T. Queiroz³, Bráulio A. Santos^{3,*}

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

² Departamento de Botânica, Universidade, Federal de Pernambuco, Cidade, Universitária, Av. Professor Moraes Rego, s/n, CEP: 50670-901, Recife, PE, Brasil

³ Departamento de Sistemática e Ecologia, Universidade Federal da Paraíba, Centro de Ciências Exatas e da Natureza, Cidade Universitária, CEP: 58051-900, João Pessoa, PB, Brasil

*autor de correspondência: braulio@dse.ufpb.br

Resumo

Perturbações crônicas como extração de lenha e a pecuária extensiva podem levar à perda de biodiversidade, mas seus efeitos sobre plantas herbáceas ainda são pouco conhecidos, principalmente em ecossistemas vulneráveis a mudanças climáticas e dominados por populações humanas dependentes da floresta. Nosso objetivo principal foi avaliar se áreas de Caatinga mais perturbadas e secas apresentam menor diversidade filogenética e sofrem modificações na composição taxonômica de plantas herbáceas devido ao favorecimento de poucos clados tolerantes ao distúrbio em detrimento de muitos clados vulneráveis. Consideramos também a densidade de plantas lenhosas, que geralmente inibem as herbáceas. Amostramos 6787 indivíduos herbáceos de 58 espécies distribuídas em 95 subparcelas de 1x1 m ao longo de gradientes independentes de precipitação (510 a 940 mm) e de perturbação crônica (0 a 100%). O aumento do distúrbio crônico não afetou a densidade e riqueza de indivíduos, mas modificou a composição de espécies e reduziu o grau de parentesco entre indivíduos e espécies nos ramos terminais da filogenia (e.g. dentro de famílias e gêneros). A redução da precipitação diminuiu a densidade de indivíduos, modificou a composição de espécies e aumentou o grau de parentesco entre as espécies nos ramos terminais da filogenia. A redução na densidade de plantas lenhosas aumentou a riqueza de espécies herbáceas, o número efetivo de linhagens, o parentesco entre indivíduos e espécies e também a divergência filogenética entre espécies. Nossos resultados revelam que o estrato herbáceo de uma das florestas secas mais diversas do mundo está sendo erodido paulatinamente pela remoção constante de pequenas quantidades de biomassa. Além disso, sugerimos que o aumento de eventos de seca prolongada na região manterá linhagens basais, mas eliminará linhagens mais terminais.

Palavras chave: distúrbio, diversidade filogenética, ervas, florestas secas.

1. Introdução

Os ecossistemas vem sofrendo transformações antrópicas que resultam em desmatamento, perda de habitat e fragmentação (Laurance et al. 2014). Essas perturbações agudas ameaçam a biodiversidade e se somam a outras perturbações menos intensas, porém mais frequentes, reconhecidas como perturbações crônicas. As perturbações crônicas se caracterizam pela remoção contínua de pequenas quantidades de biomassa (Singh 1998). Extração seletiva de madeira, criação extensiva de rebanhos na floresta, coleta de produtos não madeireiros e caça são alguns exemplos de perturbação crônica que transformam uma região natural em um mosaico de áreas em diferentes graus de perturbação (Singh 1998, Martorell and Peters 2005). Estudos demonstraram redução na riqueza de espécies e densidade de plantas (Sagar et al. 2003, Ribeiro et al. 2015), proliferação de espécies nativas ou exóticas adaptadas ao distúrbio (Marvier et al. 2004), alterações em interações planta-animal como dispersão de sementes e proteção contra herbívoros (Leal et al. 2014) e empobrecimento filogenético de plantas lenhosas (Ribeiro et al. 2016). No entanto, nosso entendimento sobre os impactos da perturbação crônica sobre comunidades biológicas ainda é extremamente limitado, sobretudo em florestas tropicais sazonalmente secas, reconhecidamente vulneráveis a mudanças ambientais em escala local, regional e global (Banda-R et al. 2016).

O cenário global de mudanças climáticas prevê alterações no regime de chuva, temperatura e concentração de CO₂ na atmosfera, que podem ter como consequência eventos extremos de seca, inundação, fogo e tempestades (Parmesan 2006). Este cenário pode ocasionar mudanças em todos os níveis de organização da biodiversidade, alterando a abundância e distribuição dos organismos em diferentes escalas espaciais e temporais (Dillon et al. 2010, McMahon et al. 2011, Gilman et al. 2017). No caso das plantas terrestres, há evidências desde a década de 90 de que secas prolongadas reduzem a riqueza de espécies e a biomassa local de plantas herbáceas, e que são necessários vários anos de chuvas regulares subsequentes para recuperar as comunidades (Tilman and El Haddi 1992). Isto é preocupante, uma vez que espera-

se um aumento da temperatura nos próximos anos em diferentes partes do globo, com secas severas e prolongadas em regiões semiáridas (Dai 2012). Previsões apontam que a região nordeste ficará 1°C a 3°C mais quente e ocorrerá redução de 10 a 15% da precipitação (Pachauri et al. 2008)

Florestas tropicais sazonalmente secas formam um componente importante da vegetação tropical, sendo consideradas um dos biomas mais ameaçados do mundo (Pennington et al. 2009). Este tipo de floresta é marcado por sazonalidade bem definida que resulta em vários meses de seca (Murphy and Lugo 1986). A literatura aponta ocorrer maior diversidade, volume de madeira, densidade e exuberância da vegetação em áreas com totais pluviométricos mais elevados (Araújo et al. 2007). Também aponta reduções importantes na diversidade taxonômica e filogenética de plantas lenhosas em caatingas perturbadas cronicamente (Ribeiro et al. 2015, 2016).

Embora a Caatinga tenha sido reconhecida como a segunda floresta tropical sazonalmente seca mais rica do mundo em termos de riqueza de plantas lenhosas (Banda-R et al. 2016), seu histórico de degradação é antigo, assim como as lacunas de conhecimento básico para muitos grupos biológicos (Leal et al. 2005, Santos et al. 2011). Ainda que alguns autores defendam que grande parte da diversidade de plantas da Caatinga está, na verdade, no seu estrato herbáceo (Moro et al. 2015, Queiroz et al. 2015), pouco se sabe sobre como as herbáceas respondem a modificações ambientais, tais como a perturbação crônica, a diminuição da precipitação e redução na cobertura do dossel. É sabido que a diversidade e a cobertura que as ervas oferecem ao solo são sensíveis às variações dos microhabitats no tempo e no espaço, mas as evidências são pontuais e parecem ser influenciadas pela cobertura do dossel (Araújo et al. 2007).

O objetivo deste estudo foi analisar o impacto das perturbações crônicas e da redução da precipitação na estrutura, composição taxonômica e diversidade filogenética de plantas

herbáceas em um trecho de Caatinga do Parque Nacional do Catimbau, Nordeste do Brasil. Esperamos que o aumento da perturbação crônica e a redução da precipitação modifique a estrutura e a composição taxonômica das comunidades, reduza a diversidade filogenética das comunidades e favoreça a co-ocorrência de plantas mais aparentadas, resultando em comunidades filogeneticamente mais agrupadas. Dado que as plantas lenhosas podem inibir o estabelecimento e a reprodução das herbáceas através do aumento na cobertura do dossel (Cicuzza et al. 2013), também avaliamos como a densidade local de plantas lenhosas afeta os atributos taxonômicas e filogenéticos das comunidades herbáceas.

2. Material e métodos

Área de estudo

A área de estudo foi localizada no Parque Nacional do Catimbau, que abrange os municípios de Buíque, Ibimirim e Tupanatinga e apresenta uma área de 62.000 hectares (Apêndice B). O clima no Parque é tropical semiárido, com temperatura anual média de 23° e precipitação média anual de 486 a 975 mm. O Vale do Catimbau está situado na bacia sedimentar do Jatobá e apresenta solo formado por arenitos de granulação grosseira (Jacomine et al. 1972). A fitofisionomia do Parque é caracterizada por espécies arbóreo arbustivas perenifólias e submetida a diferentes níveis de perturbação. O Parque já é alvo de estudos ecológicos e contém 19 parcelas distribuídas ao longo dos gradientes de perturbação antrópica e precipitação (Rito et al. 2016).

Amostragem da comunidade de plantas

O estudo foi conduzido em 95 subparcelas de 1m² distribuídas nas 19 parcelas permanentes (cinco por parcela). Para garantir uma amostragem mais representativa, coletamos dados das comunidades de plantas herbáceas em três expedições nos meses de julho/2015, Jan/2016 e Abril/2016. Dentro das subparcelas contabilizamos o número de espécies e

indivíduos e coletamos alguns indivíduos para posterior identificação. O material coletado foi processado de acordo com as técnicas habituais em taxonomia vegetal no Laboratório de Ecologia Vegetal da UFPE. Identificamos as plantas com o auxílio de chaves analíticas, consulta a bibliografia especializada, consulta a especialistas e ainda através de comparações com o material previamente identificado. A nomenclatura botânica seguiu APGIII (Bremer et al. 2009).

Após a coleta e identificação das ervas, estimamos a completude do nosso inventário botânico utilizando o estimador de cobertura de amostra disponível gratuitamente no software Inext (Chao et al. 2016). O índice é calculado com base na seguinte equação:

$$\hat{C}_n = 1 - \frac{f_1}{n} \left[\frac{(n-1)f_1}{(n-1)f_1 + 2f_2} \right]$$

Onde f_1 e f_2 são as espécies representadas por 1 (singletons) e 2 (doubletons) indivíduos, respectivamente, e n é o número total de indivíduos em cada parcela. A valores de completude das 19 parcelas avaliadas variou entre 0,92 e 1,0, indicando a alta representatividade e qualidade do inventário e dispensando o uso de estimadores não-paramétricos como substitutos à riqueza de espécies (Ribeiro et al. 2015).

Variáveis explanatórias

Consideramos três variáveis explanatórias: perturbação crônica, precipitação anual e densidade de plantas lenhosas. Para estimar a perturbação crônica, quantificamos medidas diretas (no campo) e indiretas (entrevistas e dados geográficos) de distúrbios antropogênicos crônicos observados em cada parcela, tais como comprimento de trilhas de caprinos, volume de serapilheira, número de tocos cortados, número de pessoas por residência, número de caprinos criados e distância da estrada mais próxima (ver Apêndice F). Primeiramente fizemos correlações entre as variáveis de cada tipo de medida de distúrbio crônico e selecionamos as variáveis que não foram altamente correlacionadas ($r < 0.7$). Depois realizamos uma análise de

componentes principais (PCA) com todas as variáveis selecionadas e calculamos a média ponderada das coordenadas dos eixos significativos da PCA. Os eixos significativos da PCA capturaram a maior parte da variabilidade dos dados das diferentes métricas de perturbação. A média foi ponderada pela variância explicada por cada eixo PCA e escalonada de 0 (menos perturbado) a 1 (mais perturbado). Os valores finais foram multiplicados por 100 e apresentados nas figuras como porcentagem.

A precipitação média anual dentro de cada parcela foi obtida a partir do repositório de dados climáticos do WorldClim atualizado (Hijmans et al. 2005), com resolução de 30 segundos ou resolução espacial de 1 km ao longo do equador (www.worldclim.org, pacote *maptools* para R) (Bivand and Lewin-Koh 2015). A precipitação média anual nas parcelas variou de 510 a 940 mm. Finalmente, a densidade de plantas lenhosas foi extraída de outro trabalho desenvolvido nas mesmas parcelas (Rito et al. 2016).

Métricas filogenéticas

Para avaliar o efeito das variáveis explanatórias sobre a dimensão filogenética das comunidades de herbáceas, primeiramente construímos uma filogenia molecular baseada em quatro sequências moleculares: *matK*, *trnL-trnF*, *rbcl* e 5.8s (ver detalhes da construção da filogenia no Apêndice H). Posteriormente utilizamos a função *comstruct* do *Phylocom* 4.2 (Webb et al. 2011) para calcular métricas filogenéticas baseadas em abundância e presença/ausência: MPD – Distância média par a par (do inglês *mean pairwise distance*), MNTD -distância média do vizinho mais próximo (*mean nearest taxon distance*), NRI - Índice de parentesco líquido (*net relatedness index*), NTI – índice do táxon mais próximo (*nearest taxon index*). MPD é a distância média entre todos os pares de indivíduos ou espécies e MNTD é a distância média ao parente mais próximo de todos os indivíduos ou espécies (Webb et al. 2011). As métricas NRI e NTI são medidas padronizadas com base em 999 comunidades

aleatórias de MPD e MNTD, respectivamente, e descrevem a estrutura filogenética da comunidade. Valores positivos indicam parentesco maior que o esperado aleatoriamente (agrupamento filogenético), enquanto valores negativos indicam parentesco menor que o esperado ao acaso (dispersão filogenética). MPD e MNTD são medidas de divergência filogenética, expressas aqui em milhões de anos (Tucker et al. 2016). Valores menores de MPD indicam baixa diversidade filogenética, porém, para MNTD, valores maiores indicam menor diversidade, pois a distância ao parente mais próximo tende a aumentar com a perda de espécies dentro dos clados (Webb et al. 2002, Vamosi et al. 2009).

Também calculamos métricas de diversidade filogenética baseada nos números de Hill (Chao et al. 2010) e expressas pela seguinte fórmula:

$${}^q\bar{D}(T) = \left\{ \sum_{i \in B_T} \frac{L_i}{T} a_i^q \right\}^{1/(1-q)}$$

Onde T é o intervalo de tempo, L_i é o comprimento do ramo i no grupo de todos os ramos presentes no intervalo B_T , a é abundância total de descendentes do ramo i e q é um parâmetro que determina a sensibilidade da medida de diversidade à frequência das espécies. Quando $q=0$ a abundâncias das espécies é ignorada, sendo considerada uma medida de riqueza filogenética (Tucker et al. 2016). Quando $q>0$ as abundâncias das espécies são consideradas, sendo tratadas como medidas de divergência filogenética complementares a MPD e MNTD (Tucker et al. 2016). Neste estudo calculamos as métricas ${}^0D(T)$, ${}^1D(T)$ e ${}^2D(T)$ de cada comunidade (Tucker et al. 2016).

Análise de dados

Para evitar pseudoreplicação, agrupamos os dados das três expedições e das cinco subparcelas em uma única observação, totalizando 19 unidades amostrais. Utilizamos modelos lineares para testar o efeito da perturbação crônica, precipitação anual e densidade de plantas

lenhosas sobre a densidade de indivíduos e espécies herbáceas e as 11 métricas filogenéticas. Antes de rodar os modelos, realizamos correlações lineares entre as variáveis explanatórias para verificar se havia colinearidade entre elas. Nenhuma das três correlações foi significativa, com r variando entre 0,11 a 0,18. A densidade de herbáceas foi transformada a logaritmo devido à grande variação observada entre parcelas (de 54 a 2291 indivíduos); as demais variáveis de resposta não foram transformadas. A normalidade dos resíduos de cada modelo foi avaliada com teste de Shapiro-Wilk. Utilizamos ordenações diretas para examinar como a composição de espécies respondeu às variáveis explanatórias. As análises foram realizadas nos programas R e JMP 8.0.

3. Resultados

Contabilizamos 6787 indivíduos herbáceos distribuídos em 58 espécies distribuídas, 24 famílias e 51 gêneros botânicos (a lista florística encontra-se no apêndice 4). As famílias mais representativas foram Euphorbiaceae, Fabaceae, Malvaceae e Rubiaceae com cinco espécies cada, seguidas de Poaceae com quatro espécies. As espécies mais abundantes foram *Eragrostis* (24%), *Mollugo verticillata* (18%), *Panicum* sp., *Urochloa mollis* e *Bulbostylis* (6%), *Diodela teres* e *Herissantia crispa* (4%). Apenas oito espécies ocorreram em pelo menos 50% das parcelas. A espécie mais frequente foi *Commelina erecta*, presente em 75% das parcelas, *Mollugo verticillata* e *Urochloa mollis* ocorreram em 70% das parcelas, *Portulaca oleraceae* e *Tacinga inamoena* ocorreram em 60% das parcelas e *Bulbostylis* e *Neoglaziovia variegata* ocorreram em 55% das parcelas.

Os gêneros *Ceratosanthes*, *Dalechampia*, *Jacquemontia* e *Dioscorea*, todas de hábito trepadeira, juntamente com *Eragrostis*, *Herissantia*, *Antefora* e *Pavonia*, ocorreram predominantemente nas parcelas com maior precipitação e menor perturbação crônica (Apêndice C). Nas áreas mais secas predominaram os gêneros *Rhaphiodon*, *Astraea*, *Merremia*, *Microtea*, *Richardia*, *Solanum*, *Tacinga* e *Neoglaziovia*, e nas áreas mais perturbadas

predominaram os gêneros *Borreria*, *Turnera*, *Solanum*, *Euphorbia* e *Tarenaya*. Os gêneros *Rhaphiodon*, *Astraea*, *Merremia*, *Richardia* e *Borreria*, comuns nas áreas secas e perturbadas, também caracterizaram as parcelas com menor densidade de lenhosas, juntamente com *Melocactus*, *Chamaecrista*, *Mimosa*, *Piriqueta*, *Blainvilea* e *Indigofera*. Apenas *Physostemom* ocorreu exclusivamente nas áreas com maior densidade de plantas lenhosas.

O aumento do distúrbio crônico não afetou significativamente a densidade de indivíduos e a riqueza de espécies (Apêndice D), mas reduziu o grau de parentesco entre indivíduos e espécies nos ramos terminais da filogenia (e.g. dentro de famílias e gêneros) (Apêndice A; Apêndice E). A redução da precipitação diminuiu a densidade de indivíduos (Apêndice D) e aumentou o grau de parentesco entre as espécies nos ramos terminais (Apêndice A; Apêndice E). A redução na densidade de plantas lenhosas aumentou a riqueza de espécies herbáceas (Apêndice D), o número efetivo de linhagens, o parentesco entre espécies nos ramos terminais e basais da filogenia e aumentou a divergência filogenética nos ramos terminais (Apêndice A; Apêndice E).

4. Discussão

Embora o grande número de trabalhos tenha examinado as respostas de comunidades de plantas a perturbações humanas em florestas tropicais (Melo et al. 2013, Arroyo-Rodríguez et al. 2017), poucos estudos têm analisado como as plantas herbáceas respondem aos distúrbios humanos. Há estudos em florestas tropicais úmidas demonstrando que comunidades de herbáceas sofrem mudanças estruturais e taxonômicas com a fragmentação e perda de habitat (Lima et al. 2015), mas até o momento não havia evidências sobre como essas plantas respondiam a perturbações crônicas e à redução da precipitação. Nossos resultados fornecem as primeiras evidências de que as modificações ambientais causadas pelo homem causam diversos impactos negativos nas comunidades de herbáceas da Caatinga, tanto em termos de estrutura (densidade de indivíduos e de espécies) e composição taxonômica, quanto de

diversidade e estrutura filogenética. Embora novos, esses resultados não são surpreendentes, já que estudos recentes têm demonstrado respostas semelhantes em plantas lenhosas da região (Ribeiro et al. 2015, 2016, Rito et al. 2016).

Um ponto importante que observamos é que a densidade de espécies lenhosas, um indicador de cobertura local de dossel, não afetou negativamente a densidade de ervas como esperávamos. Porém, o aumento na densidade de lenhosas levou à redução na densidade de espécies herbáceas e à mudança na composição taxonômica de suas comunidades, permitindo que apenas poucas espécies permanecessem sob o dossel mais fechado (e.g. *Physostemon*). Isto sugere que o efeito inibidor das lenhosas sobre as herbáceas na nossa área de estudo não atua na germinação das sementes, mas após este processo, eliminando gêneros tais como *Rhaphiodon*, *Astraea*, *Merremia*, *Richardia* e *Borreria*, comuns em áreas secas e perturbadas. Já a redução da precipitação resultou em uma menor densidade de ervas conforme esperado, provavelmente devido à menor disponibilidade de água para germinação, crescimento e desenvolvimento das herbáceas (Cicuzza et al. 2013), mas não redundou em um decréscimo semelhante na densidade de espécies, fazendo com que áreas secas e úmidas apresentassem um número parecido de espécies herbáceas.

Nossas análises também revelaram como abordagens tradicionais em estudos de ecologia, baseadas apenas na dimensão taxonômica da diversidade, podem ignorar anomalias importantes (Cavender-Bares et al. 2009). Por exemplo, observamos que nem a densidade de ervas nem a densidade de espécies respondeu ao gradiente de perturbação crônica, o que poderia indicar que a remoção constante de pequenas quantidades de biomassa não afeta as plantas herbáceas da Caatinga. No entanto, nossos resultados de NTI_{ab} e NTI_{pa} demonstram claramente que as áreas mais perturbadas apresentam indivíduos e espécies menos relacionados filogeneticamente do que as áreas menos perturbadas. Isto ressalta a importância de abordagens complementares à abordagem taxonômica que vem sendo desenvolvida até o momento (Araujo

et al. 2005, Benevides 2007, Costa et al. 2007, Andrade et al. 2009, Silva et al. 2009, Oliveira et al. 2013, Teixeira Queiroz et al. 2015), tais como a filogenética e a funcional, para o entendimento completo das respostas de comunidades biológicas a impactos humanos.

Todas as métricas de divergência filogenética foram pouco influenciadas pelas variáveis explanatórias (exceto pela relação $MNTD_{pa}$ e densidade de lenhosas), indicando que mesmo as comunidades de áreas secas e perturbadas possuem uma diversidade evolutiva significativa. Entretanto, as modificações observadas na estrutura filogenética próximo aos terminais da filogenia e a presença de poucos gêneros dominantes em áreas mais secas e perturbadas sugerem uma erosão gradual na diversidade filogenética das comunidades com a redução da precipitação e aumento da perturbação crônica. Tendência similar tem sido observada com árvores em fragmentos florestais na Amazônia Central, onde a perda de diversidade filogenética só foi detectada após 20 anos de monitoramento (Santos et al. 2014), e em árvores de bordas da Floresta Atlântica, cuja fragmentação ocorreu há mais de 60 anos (Santos et al. 2010).

Ao contrário do que esperávamos, a riqueza filogenética [$^0D(T)$] não variou com a perturbação nem com a precipitação, e a explicação parece estar na razão entre espécies, gêneros e famílias. Observamos praticamente uma espécie por gênero e dois gêneros por família (58 espécies, 51 gêneros e 24 famílias), o que significa que a perda de uma espécie na nossa área de estudo representa a perda completa de um gênero e de metade de uma família. Embora a relação entre a hierarquia taxonômica e o comprimento de ramos de uma filogenia nem sempre coincidam, no nosso banco de dados a perda de uma espécie parece coincidir com a perda de uma linhagem efetiva. Isto explica porque a riqueza filogenética diminuiu apenas nas áreas onde houve perda de espécies (i.e. áreas com maior cobertura de dossel) e se manteve constante nas áreas onde não houve perda de espécies (i.e. aquelas mais secas e perturbadas).

Um resultado curioso foi que o aumento da perturbação e a redução da precipitação tiveram efeitos contrastantes sobre a estrutura filogenética principalmente próximo aos terminais da filogenia. O aumento da perturbação favoreceu a dispersão filogenética, enquanto a redução da precipitação favoreceu o agrupamento filogenético. Uma possível explicação é que as adaptações morfológicas, fisiológicas e ecológicas à perturbação estejam mais distribuídas ao longo da filogenia do que as adaptações à baixa precipitação. Alguns estudos têm proposto que as adaptações que conferem tolerância ao distúrbio antrópico em árvores, de fato, possuem um baixo sinal filogenético (Santos et al. 2010, Arroyo-Rodríguez et al. 2012, Matos et al. 2017), mas estudos específicos sobre a evolução das adaptações são necessários para conclusões mais robustas.

Outro resultado interessante que observamos na estrutura filogenética das comunidades foi que a maioria das relações significativas deixaram de existir quando ponderamos as métricas pela abundância das espécies. No caso da relação da precipitação com NTI_{ab} e NTI_{pa} , esta mudança indica que as linhagens dominantes em áreas mais secas são pouco relacionadas às espécies com as quais co-ocorrem, fazendo com que a tendência de agrupamento filogenético desapareça com a redução da precipitação. Uma situação similar pode ser observada para a relação da densidade de lenhosas com NTI_{ab} e NTI_{pa} . Por outro lado, a relação da perturbação com NTI permaneceu a mesma após a inclusão das abundâncias, indicando que as linhagens dominantes estão tão distribuídas ao longo da filogenia quanto as demais espécies, mantendo a tendência de dispersão filogenética com o aumento da perturbação.

Em síntese, nossos resultados demonstram que (1) as herbáceas da Caatinga constituem uma guilda extremamente diversa do ponto de vista taxonômico e filogenético; (2) a estrutura e a composição taxonômica das comunidades respondem a modificações antrópicas no ambiente, principalmente à redução na precipitação; (3) as linhagens basais, tais como ordem

e classe, parecem ser menos afetadas pelas modificações ambientais que as linhagens terminais. Previsões indicam uma redução de 10 a 15% da precipitação na região nordeste (Pachauri et al. 2008). Embora não haja dados sobre a extensão dos distúrbios crônicos na Caatinga, há fortes evidências de que a remoção constante de pequenas quantidades de biomassa está presente em toda a Caatinga (Ribeiro et al. 2015, 2016, Rito et al. 2016). Se as projeções de redução na precipitação se confirmarem e não houver políticas públicas que logrem reduzir a pressão local por mais recursos da Caatinga (Leal et al. 2005, Santos et al. 2011), acreditamos que o patrimônio evolutivo das herbáceas da Caatinga será erodido de maneira irreversível, atingindo famílias e ordens inteiras.

5. Referências

- Andrade, M. V., A. Andrade, D. Silva, R. Bruno, and D. Guedes. 2009. Floristic Survey and Structures Phytosociological of the Herbaceous Extract and Subarbutive in Areas of Caatinga in the Cariri Paraiba, Brazil. *Revista Caatinga* 22:229–237.
- Araújo, E. L., C. C. Castro, and U. P. Albuquerque. 2007. Dynamics of Brazilian Caatinga – A Review Concerning the Plants , Environment and People. *Functional Ecosystems and Communities* 1:15–28.
- Araujo, E., K. Silva, E. Ferraz, E. Sampaio, and Silva.Suzene. 2005. Diversidade de herbáceas em microhabitats rochoso , plano e ciliar em uma. *Acta Botanica Brasilica* 19:285–294.
- Arroyo-Rodríguez, V., J. Cavender-Bares, F. Escobar, F. P. L. Melo, M. Tabarelli, and B. A. Santos. 2012. Maintenance of tree phylogenetic diversity in a highly fragmented rain forest. *Journal of Ecology* 100:702–711.
- Arroyo-Rodríguez, V., F. P. L. Melo, M. Martínez-Ramos, F. Bongers, R. L. Chazdon, J. A. Meave, N. Norden, B. A. Santos, I. R. Leal, and M. Tabarelli. 2017. Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: new insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. *Biological Reviews* 92:326–340.
- Banda-R, K., A. Delgado-Salinas, K. G. Dexter, R. Linares-Palomino, A. Oliveira-Filho, D. Prado, M. Pullan, C. Quintana, R. Riina, G. M. Rodriguez M., J. Weintritt, P. Acevedo-Rodriguez, J. Adarve, E. Alvarez, A. Aranguren B., J. C. Arteaga, G. Aymard, A. Castano, N. Ceballos-Mago, A. Cogollo, H. Cuadros, F. Delgado, W. Devia, H. Duenas, L. Fajardo, A. Fernandez, M. A. Fernandez, J. Franklin, E. H. Freid, L. A. Galetti, R. Gonto, R. Gonzalez-M., R. Graveson, E. H. Helmer, A. Idarraga, R. Lopez, H. Marcano-Vega, O. G.

- Martinez, H. M. Maturo, M. McDonald, K. McLaren, O. Melo, F. Mijares, V. Mogni, D. Molina, N. d. P. Moreno, J. M. Nassar, D. M. Neves, L. J. Oakley, M. Oatham, A. R. Olvera-Luna, F. F. Pezzini, O. J. R. Dominguez, M. E. Rios, O. Rivera, N. Rodriguez, A. Rojas, T. Sarkinen, R. Sanchez, M. Smith, C. Vargas, B. Villanueva, and R. T. Pennington. 2016. Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. *Science* 353:1383–1387.
- Benevides, D. D. S. 2007. Estudo da flora herbácea da caatinga no município de caraúbas no estado do rio grande do norte. *Revista Verde de Agroecologia e Desenvolvimento Sustentável*:33–44.
- Bivand, R., and N. Lewin-Koh. 2015. Maptools: tools for reading and handling spatial objects. R package version 0.8-36.[Sl: sn], 2015. R package version 0.8-36.
- Bremer, B., K. Bremer, M. W. Chase, M. F. Fay, J. L. Reveal, L. H. Bailey, D. E. Soltis, P. S. Soltis, P. F. Stevens, and T. A. P. Group. 2009. An update of the angiosperm phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161:105–121.
- Cavender-Bares, J., K. H. Kozak, P. V. A. Fine, and S. W. Kembel. 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters* 12:693–715.
- Chao, A., C.-H. Chiu, and L. Jost. 2010. Phylogenetic diversity measures based on Hill numbers. *Philosophical Transactions of the Royal Society* 365:3599–609.
- Chao, A., K. H. Ma, and T. C. Hsieh. 2016. iNEXT (iNterpolation and EXTrapolation) Online: Software for Interpolation and Extrapolation of Species Diversity. Program and User's Guide published at http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software_download/.
- Cicuzza, D., T. Krömer, A. D. Poulsen, S. Abrahamczyk, T. Delhotal, H. M. Piedra, and M. Kessler. 2013. A transcontinental comparison of the diversity and composition of tropical forest understory herb assemblages. *Biodiversity and Conservation* 22:755–772.
- Costa, R., F. Araújo, and L. Lima-Verde. 2007. Flora and life-form spectrum in an area of deciduous thorn woodland (caatinga) in northeastern, Brazil. *Journal of Arid Environments* 68:237–247.
- Dai, A. 2012. Increasing drought under global warming in observations and models. *Nature Climate Change* 3:52–58.
- Dillon, M. E., G. Wang, and R. B. Huey. 2010. Global metabolic impacts of recent climate warming. *Nature* 467:704–706.
- Gilman, S. E., M. C. Urban, J. Tewksbury, G. W. Gilchrist, and R. D. Holt. 2017. A framework for community interactions under climate change. *Trends in Ecology & Evolution* 25:325–

331.

- Hijmans, R. J., S. E. Cameron, J. L. Parra, P. G. Jones, and A. Jarvis. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25:1965–1978.
- Jacomine, P. K. T., A. C. Cavalcanti, N. Burgos, S. C. P. Pessoa, and C. O. Silveira. 1972. Levantamento exploratório: reconhecimento de solos do Estado de Pernambuco. Page Bol. Tec. SUDENE 2. Bol. Tec. SUDENE-DRN, 1972/73.
- Laurance, W. F., J. Sayer, and K. G. Cassman. 2014. Agricultural expansion and its impacts on tropical nature. *Trends in ecology & evolution* 29:107–16.
- Leal, I. R., J. M. C. Silva, M. Tabarelli, and T. E. Lacher. 2005. Changing the Course of Biodiversity Conservation in the Caatinga of Northeastern Brazil. *Conservation Biology* 19:701–706.
- Leal, L. C., A. N. Andersen, and I. R. Leal. 2014. Anthropogenic disturbance reduces seed-dispersal services for myrmecochorous plants in the Brazilian Caatinga. *Oecologia* 174:173–181.
- Lima, P. B., L. F. Lima, B. A. Santos, M. Tabarelli, and C. S. Zickel. 2015. Altered herb assemblages in fragments of the Brazilian Atlantic forest. *Biological Conservation* 191:588–595.
- Martorell, C., and E. M. Peters. 2005. The measurement of chronic disturbance and its effects on the threatened cactus *Mammillaria pectinifera*. *Biological Conservation* 124:199–207.
- Marvier, M., P. Kareiva, and M. G. Neubert. 2004. Habitat Destruction, Fragmentation, and Disturbance Promote Invasion by Habitat Generalists in a Multispecies Metapopulation. *Risk Analysis* 24:869–878.
- Matos, F. A. R., L. F. S. Magnago, M. Gastauer, J. M. B. Carreiras, M. Simonelli, J. A. A. Meira-Neto, and D. P. Edwards. 2017. Effects of landscape configuration and composition on phylogenetic diversity of trees in a highly fragmented tropical forest. *Journal of Ecology* 105:265–276.
- McMahon, S. M., S. P. Harrison, W. S. Armbruster, P. J. Bartlein, C. M. Beale, M. E. Edwards, J. Kattge, G. Midgley, X. Morin, and I. C. Prentice. 2011. Improving assessment and modelling of climate change impacts on global terrestrial biodiversity. *Trends in Ecology & Evolution* 26:249–259.
- Melo, F. P. L., V. Arroyo-Rodríguez, L. Fahrig, M. Martínez-Ramos, and M. Tabarelli. 2013. On the hope for biodiversity-friendly tropical landscapes. *Trends in Ecology and Evolution* 28:461–468.

- Moro, M. F., I. A. Silva, F. S. de Araújo, E. Nic Lughadha, T. R. Meagher, and F. R. Martins. 2015. The Role of Edaphic Environment and Climate in Structuring Phylogenetic Pattern in Seasonally Dry Tropical Plant Communities. *PLOS ONE* 10:119–166.
- Murphy, P. G., and a E. Lugo. 1986. Ecology of Tropical Dry Forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17:67–88.
- Oliveira, D. G., A. P. Prata, and R. A. Ferreira. 2013. Herbáceas da Caatinga: composição florística, fitossociologia e estratégias de sobrevivência em uma comunidade vegetal. *Revista Brasileira de Ciências Agrárias - Brazilian Journal of Agricultural Sciences* 8:623–633.
- Pachauri, R. K., A. Reisinger, D. L. Albritton, T. Barker, I. A. Bashmakov, O. Canziani, R. Christ, U. Cubasch, O. Davidson, and H. Gitay. 2008. IPCC, 2007: Climate Change 2007: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I. II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. In: IPCC 104.
- Parnesan, C. 2006. Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37:637–669.
- Pennington, R. T., M. Lavin, and A. Oliveira. 2009. Woody plant diversity, evolution, and ecology in the tropics: perspectives from seasonally dry tropical forests. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 40:437–457.
- Queiroz, T. R., F. M. Moro, and B. M. Loiola. 2015. Evaluating the relative importance of woody versus non-woody plants for alpha-diversity in a semiarid ecosystem in Brazil. *Plant Ecology and Evolution* 148:361–376.
- Ribeiro, E. M. S., V. Arroyo-Rodríguez, B. A. Santos, M. Tabarelli, and I. R. Leal. 2015. Chronic anthropogenic disturbance drives the biological impoverishment of the Brazilian Caatinga vegetation. *Journal of Applied Ecology* 52:611–620.
- Ribeiro, E. M. S., B. A. Santos, V. Arroyo-Rodríguez, M. Tabarelli, G. Souza, and I. R. Leal. 2016. Phylogenetic impoverishment of plant communities following chronic human disturbances in the Brazilian Caatinga. *Ecology* 97:1583–1592.
- Rito, K. F., V. Arroyo-Rodríguez, R. T. de Queiroz, I. R. Leal, and M. Tabarelli. 2016. Precipitation mediates the effect of human disturbance on the Brazilian Caatinga vegetation. *Journal of Ecology*:1–11.
- Sagar, R., A. S. Raghubanshi, and J. S. Singh. 2003. Tree species composition, dispersion and diversity along a disturbance gradient in a dry tropical forest region of India. *Forest Ecology and Management* 186:61–71.
- Santos, B. A., V. Arroyo-Rodríguez, C. E. Moreno, and M. Tabarelli. 2010. Edge-Related Loss

- of Tree Phylogenetic Diversity in the Severely Fragmented Brazilian Atlantic Forest. *PLoS ONE* 5:e12625.
- Santos, B. A., M. Tabarelli, F. P. L. Melo, J. L. C. Camargo, A. Andrade, S. G. Laurance, and W. F. Laurance. 2014. Phylogenetic Impoverishment of Amazonian Tree Communities in an Experimentally Fragmented Forest Landscape. *PLoS ONE* 9:e113109.
- Santos, J. C., I. R. Leal, J. S. Almeida-Cortez, G. W. Fernandes, and M. Tabarelli. 2011. Caatinga: The Scientific Negligence Experienced by a Dry Tropical Forest. *Tropical Conservation Science* 4:276–286.
- Silva, K. A. Da, E. D. L. Araújo, and E. M. N. Ferraz. 2009. Estudo florístico do componente herbáceo e relação com solos em áreas de caatinga do embasamento cristalino e bacia sedimentar, Petrolândia, PE, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 23:100–110.
- Singh, S. P. 1998. Chronic disturbance, a principal cause of environmental degradation in developing countries. *Environmental Conservation* 25:1–2.
- Teixeira Queiroz, R., M. Freire Moro, and M. Bezerra Loiola. 2015. Evaluating the relative importance of woody versus non-woody plants for alpha-diversity in a semiarid ecosystem in Brazil. *Plant Ecology and Evolution* 148:361–376.
- Tilman, D., and A. El Haddi. 1992. Drought and biodiversity in Grasslands. *Oecologia* 89:257–264.
- Tucker, C. M., M. W. Cadotte, S. B. Carvalho, T. J. Davies, S. Ferrier, S. A. Fritz, R. Grenyer, M. R. Helmus, L. S. Jin, A. O. Mooers, S. Pavoine, O. Purschke, D. W. Redding, D. F. Rosauer, M. Winter, and F. Mazel. 2016. A guide to phylogenetic metrics for conservation, community ecology and macroecology. *Biological Reviews*:n/a-n/a.
- Vamosi, S. M., S. B. Heard, J. C. Vamosi, and C. O. Webb. 2009. Emerging patterns in the comparative analysis of phylogenetic community structure. *Molecular Ecology* 18:572–592.
- Webb, C., D. Ackerly, and S. Kembel. 2011. *Phylocom: Software for the analysis of phylogenetic community structure and character evolution (with phylomatic and ecovolve)*. Cambridge.
- Webb, C. O., D. D. Ackerly, M. a. McPeck, and M. J. Donoghue. 2002. Phylogenies and Community Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33:475–505.

3 CONSIDERAÇÕES FINAIS

A literatura que aborda os impactos das perturbações humanas no ambiente é vasta, entretanto a maioria dos estudos trata sobre perturbações agudas tais como desmatamento e fragmentação deixando lacunas no conhecimento sobre como a perturbação crônica, que atua de maneira silenciosa, altera a estrutura e funcionamento dos ecossistemas. Neste estudo buscamos contribuir para o conhecimento dos efeitos dessas perturbações crônicas sobre a flora, utilizando como modelo comunidades de plantas herbáceas da Caatinga e se destaca por tratar de forma integrada os efeitos da perturbação crônica e diminuição da precipitação na comunidade de plantas herbáceas, um componente importante nas Florestas Tropicais Sazonalmente Secas muitas vezes negligenciado nos estudos ecológicos.

Em síntese, nossos resultados demonstram que um maior empobrecimento filogenético em decorrência de perturbações crônicas e diminuição da precipitação foi observado nas linhagens terminais, enquanto que as linhagens basais tais como classe e ordem foram menos afetadas. Embora não haja dados sobre a extensão dos distúrbios crônicos na Caatinga, há fortes evidências de que a remoção constante de pequenas quantidades de biomassa está presente em toda a Caatinga (Ribeiro et al. 2015, 2016, Rito et al. 2016). Uma vez que previsões indicam uma redução de 10 a 15% da precipitação na região nordeste (Pachauri et al. 2008) e se isso se confirmar e não houver políticas públicas que logrem reduzir a pressão local por mais recursos da Caatinga (Leal et al. 2005, Santos et al. 2011), acreditamos que o patrimônio evolutivo das herbáceas da Caatinga será erodido de maneira irreversível, atingindo famílias e ordens inteiras. Por isso reforçamos a proteção de remanescente de áreas de Caatinga para evitar perda de biodiversidade

APÊNDICE A – RESULTADO DOS MODELOS LINEARES

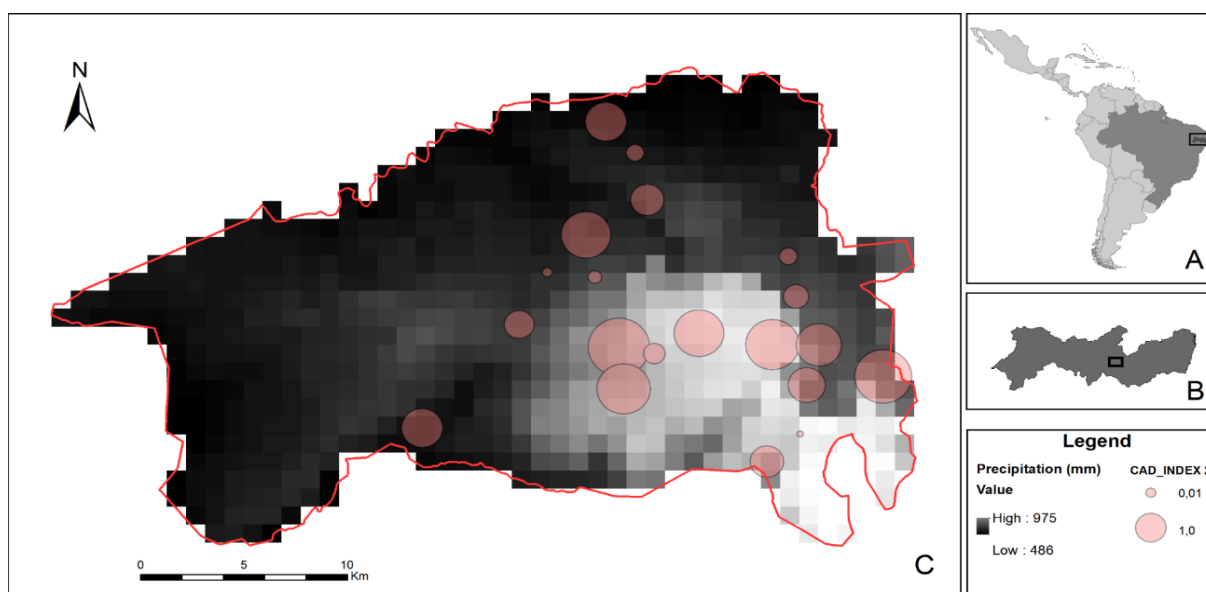
Resultados dos modelos lineares aplicados a métricas taxonômicas e filogenéticas				
Modelo	Estimador	Erro padrão	t	p
<i>Densidade de ervas (log)</i>				
Perturbação	0,1098	0,7507	0,1463	0,8856
Precipitação	0,0038	0,0014	2,6558	< 0,05
Densidade de lenhosas	-0,0031	0,0021	-1,4953	0,1556
<i>Densidade de espécies herbáceas</i>				
Perturbação	3,2479	4,7655	0,6815	0,5059
Precipitação	0,0035	0,0090	0,3865	0,7046
Densidade de lenhosas	-0,0284	0,0133	-2,1419	< 0,05
<i>MPDab</i>				
Perturbação	25,1687	40,4868	0,6217	0,5435
Precipitação	-0,0389	0,0762	-0,5111	0,6167
Densidade de lenhosas	0,0840	0,1128	0,7449	0,4679
<i>NRIab</i>				
Perturbação	-1,2347	0,7864	-1,5702	0,1372
Precipitação	-0,0010	0,0015	-0,6938	0,4984
Densidade de lenhosas	-0,0021	0,0022	-0,9592	0,3527
<i>MNTDab</i>				
Perturbação	56,9518	34,0972	1,6703	0,1156
Precipitação	0,0061	0,0642	0,0950	0,9256
Densidade de lenhosas	0,0567	0,0950	0,5967	0,5596
<i>NTIab</i>				
Perturbação	-1,5075	0,6837	-2,2048	< 0,05
Precipitação	-0,0019	0,0013	-1,4492	0,1679
Densidade de lenhosas	0,0005	0,0019	0,2537	0,8031
<i>⁰D(T)</i>				
Perturbação	1,3386	1,8631	0,7185	0,4835
Precipitação	0,0013	0,0035	0,3787	0,7102
Densidade de lenhosas	-0,0114	0,0052	-2,2055	< 0,05
<i>¹D(T)</i>				
Perturbação	0,1462	0,9541	0,1532	0,8803

Modelo	Estimador	Erro padrão	t	p
Precipitação	-0,0016	0,0018	-0,9181	0,3731
Densidade de lenhosas	-0,0007	0,0027	-0,2731	0,7885
<i>²D(T)</i>				
Perturbação	-0,1391	0,6532	-0,2130	0,8342
Precipitação	-0,0009	0,0012	-0,7472	0,4665
Densidade de lenhosas	0,0005	0,0018	0,2928	0,7737
<i>MPDpa</i>				
Perturbação	9,8091	8,1360	1,2056	0,2466
Precipitação	0,0206	0,0153	1,3438	0,1990
Densidade de lenhosas	0,0416	0,0227	1,8362	0,0862
<i>NRIpa</i>				
Perturbação	-0,7133	0,7762	-0,9191	0,3726
Precipitação	-0,0017	0,0015	-1,1873	0,2536
Densidade de lenhosas	-0,0055	0,0022	-2,5629	< 0,05
<i>MNTDpa</i>				
Perturbação	25,8281	17,0225	1,5173	0,1500
Precipitação	0,0213	0,0320	0,6643	0,5166
Densidade de lenhosas	0,1552	0,0474	3,2733	< 0,01
<i>NTIpa</i>				
Perturbação	-1,3436	0,5214	-2,5769	< 0,05
Precipitação	-0,0022	0,0010	-2,2023	< 0,05
Densidade de lenhosas	-0,0046	0,0015	-3,2011	< 0,01

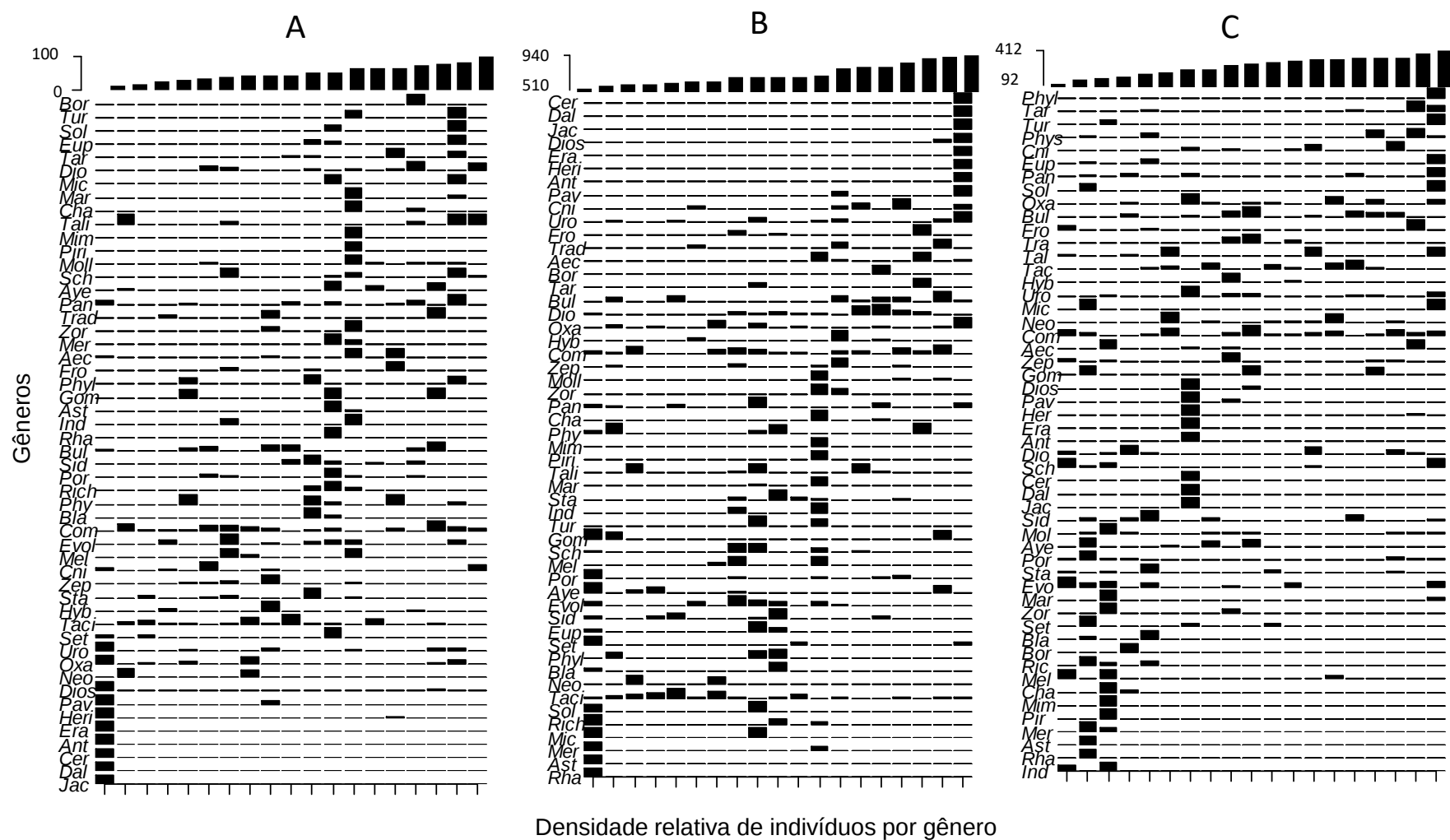
.

APÊNDICE B – LOCALIZAÇÃO DA ÁREA DE ESTUDO

Localização da área de estudo no Parque Nacional do Catimbau (C), estado de Pernambuco (B), Nordeste do Brasil (A). Círculos vermelhos indicam parcelas de 20 x 50 m onde as plantas herbáceas foram amostradas. O tamanho do círculo é proporcional à intensidade de perturbação crônica. A coloração de cada pixel indica a precipitação anual média na localidade.

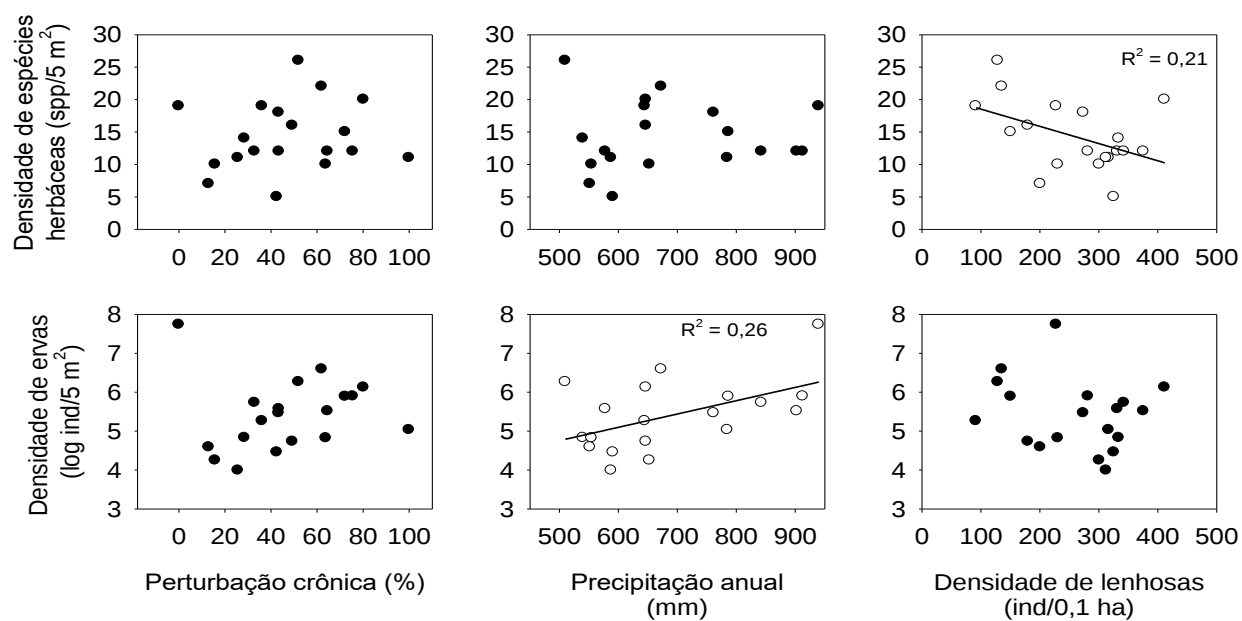


APÊNDICE C - ORDENAÇÃO DIRETA DOS GÊNEROS BOTÂNICOS



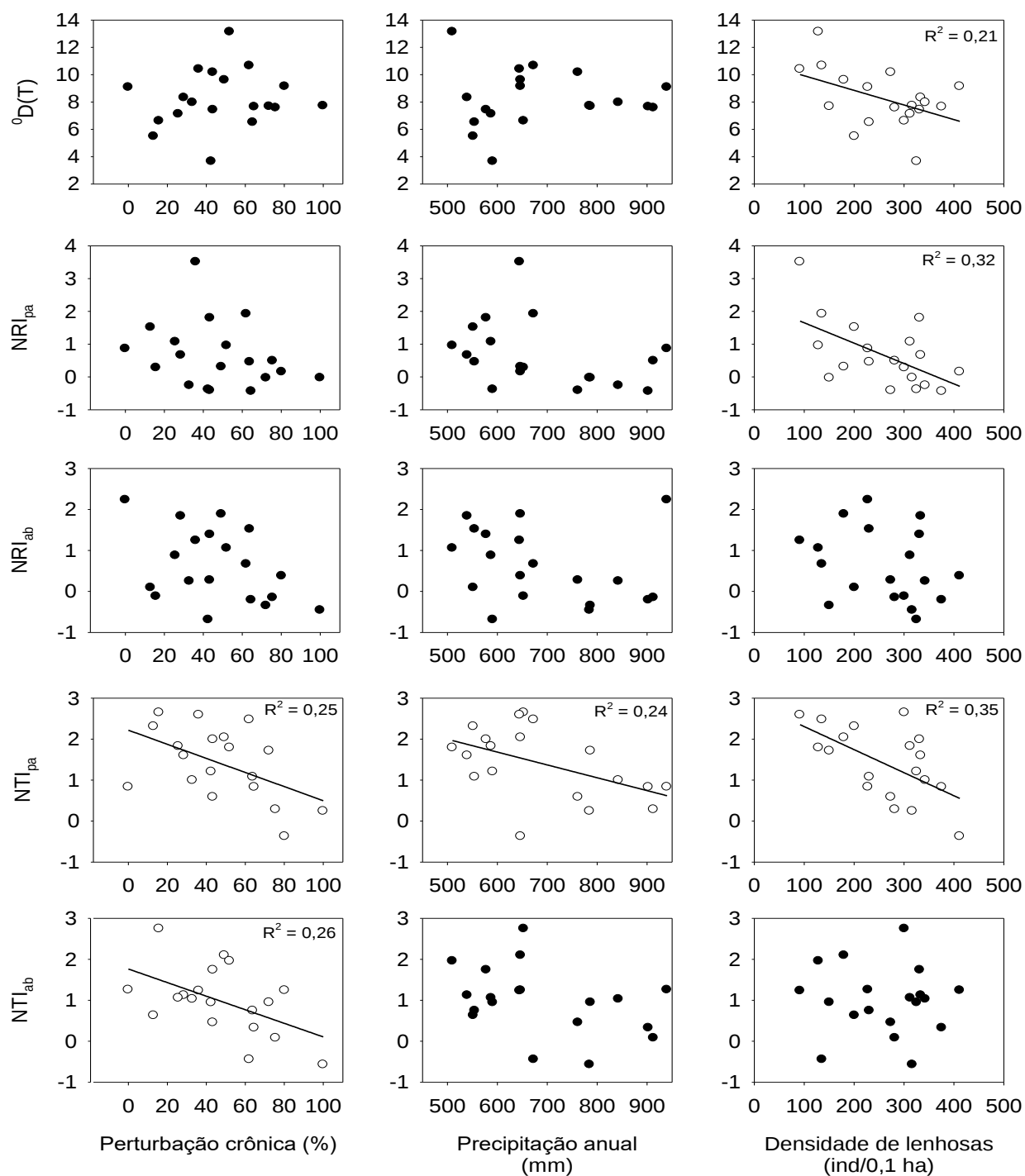
APÊNDICE D - RELAÇÃO COM A DIVERSIDADE TAXONÔMICA

Relação da perturbação crônica, precipitação anual e densidade de plantas lenhosas com a densidade de indivíduos e espécies herbáceas no Parque Nacional do Catimbau, Nordeste do Brasil. As relações significativas ($p < 0,05$) são indicadas por círculos brancos com seu respectivo ajuste linear



APÊNDICE E- RELAÇÃO COM DIVERSIDADE FILOGENÉTICA

Relação da perturbação crônica, precipitação anual e densidade de plantas lenhosas com métricas de riqueza e estrutura filogenética de plantas herbáceas no Parque Nacional do Catimbau, Nordeste do Brasil. As relações significativas ($p < 0,05$) são indicadas por círculos brancos com seu respectivo ajuste linear



APÊNDICE F - ÍNDICE DE PERTURBAÇÃO ANTRÓPICA CRÔNICA

Nós realizamos medidas indiretas (geográficas e entrevistas) e medidas diretas (Medidas diretas em campo) da perturbação antrópica crônica. Na tabela 1 nós mostramos as métricas originais de cada tipo de medida da PAC (Tabela 1). Primeiramente nós rodamos correlações entre as variáveis cada medida da PAC, e nós selecionamos as medidas que não são altamente relacionadas ($r < 0.7$). As variáveis selecionadas também estão presentes na tabela 1. Então nós conduzimos correlações entre as variáveis selecionadas a partir de três diferentes grupos de variáveis. Como as variáveis não foram relacionadas, todas foram utilizadas para computar o índice da PAC.

1) *Análise de componentes principais (PCA).*

Realizamos um PCA com todas as variáveis selecionadas e calculamos a média ponderada das coordenadas dos eixos significativos da PCA. Os eixos significativos da PCA capturou maior parte da variabilidade dos dados das diferentes métricas de perturbação. A média foi ponderada pela variância explicada por cada eixo PCA.

Este índice de PAC foi computado separadamente para cada um dos 19 plotes. Finalmente, os valores de cada parcela foram escalonados de 0 (mais conservado) a 1 (maior distúrbio crônico).

Tabela 1. Lista de medidas das variáveis originais e selecionadas (*) utilizadas para a computação do índice de PAC. Os maiores valores correspondem a maior intensidade da perturbação antrópica crônica.

Variáveis	Unidades
Medidas geográficas – indiretas	
Proximidade da casa mais próxima (distância em linha reta)	1/(log(x) em metros
Proximidade da vila mais próxima (distância em linha reta)	1/(log(x) em metros
Proximidade da vila mais próxima multiplicada pelo número de casas (distância em linha reta)	1/(log(x) em metros
Proximidade da estrada mais próxima (distância em linha reta)*	1/(log(x) em metros
Proximidade da casa mais próxima (distância de custo)*	1/(log(x) em metros
Proximidade da vila (distancia de custo)*	1/(log(x) em metros
Proximidade da vila mais próxima multiplicada pelo número de casas (distância de custo)	1/(log(x) em metros
Proximidade da estrada mais próxima (distância de custo)*	1/(log(x) em metros
Medidas em campo – diretas	
Comprimento da trilha de bodes*	Metros
Fezes de bodes	n/0.1 ha

Fezes de bois*	n/0.1 ha
Extração de madeira viva (corte do lenho)*	cm ² /0.1 ha
Extração de madeira morta (serrapilheira)*	1/(Kg litter/Kg total biomass)
Medidas da entrevista - indiretas	
Número de pessoas próximas a casa com influência	n
Número de cabras criadas mais próximas a casa com influência	n
Número de bois criados mais próximos a casa com influência	n
Madeira utilizada na casa mais próxima com influência	Kg/mês
Número de pessoas mais próximas a casa com influência, média da distância de custo.	n
Número de cabras criadas mais próximas a casa com influência média da distância de custo.	n
Número de bois criados mais próximos a casa com influência, média da distância de custo.	n
Número de pessoas mais próximas a casa com influência, média da distância de custo.	n
Madeira utilizada mais próxima a casa com influência, média da distância do custo	Kg/mês
Número de pessoas próximas a vila com influência	n
Número de cabras criadas próximas a vila com influencia	n
Número de bois criados próximos a vilas com influencia	n
Madeira utilizada próxima a vila com influencia	Kg/mês
Número de pessoas próximas a vila com influência, custo de distância médio*	n
Número de cabras criadas próxima a vila com influência, média da distância de custo *	n
Números de bois criados próximos a vila com influência, média da distância de custo*	n
Madeira utilizada próxima a vila com influência, média da distância de custo	Kg/mês

APÊNDICE G - SEQUÊNCIAS DA ÁRVORE BAYESIANA

Sequências usadas para estimar a árvore Bayesiana (Apêndice S4). Foram utilizados quatro regiões do DNA maturase K (matK), 5.8S gene do RNA ribossomal (5.8S), gene ribulose-1,5-carboxilase / difosfato (rbcL), e espaçador intergênico (trnL-trnF). Os dados de sequências disponíveis no GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>) e no banco de dados do genoma Amborella (<http://amborella.huck.psu.edu/shortstack>). NA - Casos em que a informação estava ausente para as espécies e seus gêneros.

Espécies	rbcL	Espécie usada para rbcL	matK	Espécie usada para matK	5.8s	Espécie usada para 5.8s	trnL-trnF	Espécie usada para trnL-trnF
<i>Aeschynomene viscidula</i>	KJ773248	<i>Aeschynomene viscidula</i>	KJ772525	<i>Aeschynomene viscidula</i>	KT821162	<i>Aeschynomene schimperi</i>	NA	NA
<i>Antheophora hermaphrodita</i>	KC123352	<i>Antheophora hermaphrodita</i>	KC123394	<i>Antheophora hermaphrodita</i>	HM347005	<i>Antheophora pubescens</i>	DQ005007	<i>Tripsacum dactyloides</i>
<i>Astraea lobata</i>	EF405829	<i>Astraea lobata</i>	KJ708871	<i>laevifolius</i>	AY971172	<i>Astraea lobata</i>	EU586999	<i>Astraea lobata</i>
<i>Ayenia erecta</i>	JQ594194	<i>Ayenia micrantha</i>	HM488419	<i>Ayenia microphylla</i>	NA	NA	HM488377	<i>Ayenia microphylla</i>
<i>Blainvillea sp</i>	JQ933237	<i>Blainvillea acmella</i>	AY297646	<i>Blainvillea rhomboidea</i>	AY303404	<i>Blainvillea rhomboidea</i>	AY297679	<i>Blainvillea rhomboidea</i>
<i>Borreria sp</i>	X81679	<i>Spermacoce assurgens</i>	NA	NA	KF736997	<i>Borreria schumannii</i>	KT252883	<i>Spermacoce marginata</i>
<i>Bulbostylis sp</i>	KJ773324	<i>Bulbostylis warei</i>	KJ513580	<i>Bulbostylis atrosanguinea</i>	AY506765	<i>Bulbostylis striatella</i>	AY506711	<i>Bulbostylis striatella</i>
<i>Ceratosanthes sp</i>	DQ535788	<i>Ceratosanthes palmata</i>	DQ536646	<i>Ceratosanthes palmata</i>	NA	NA	DQ536795	<i>Ceratosanthes palmata</i>
<i>Chamaecrista rotundifolia</i>	U74187	<i>Chamaecrista fasciculata</i>	AY386955	<i>Chamaecrista fasciculata</i>	FJ009857	<i>Chamaecrista rotundifolia</i>	FJ009911	<i>Chamaecrista rotundifolia</i>

Espécies	rcbL	Espécie usada para rbcL	matK	Espécie usada para matK	5.8s	Espécie usada para 5.8s	trnL-trnF	Espécie usada para trnL-trnF
<i>Cnidoscolus</i> sp	AB267937	<i>Cnidoscolus</i> <i>aconitifolius</i>	JQ587479	<i>Cnidoscolus</i> <i>urens</i>	NA	NA	EU518895	<i>Cnidoscolus</i> <i>tubulosus</i>
<i>Commelina</i> <i>erecta</i>	JQ591126	<i>Commelina</i> <i>erecta</i>	KJ772671	<i>Commelina</i> <i>erecta</i>	KR733806	<i>Commelina</i> <i>africana</i>	KR737593	<i>Commelina</i> <i>erecta</i>
<i>Dalechampia</i> sp	AB233863	<i>Dalechampia</i> <i>spathulata</i>	AB233759	<i>Dalechampia</i> <i>spathulata</i>	GQ463796	<i>Dalechampia</i> <i>scandens</i>	AY794754	<i>Dalechampia</i> <i>spathulata</i>
<i>Diodella</i> <i>teres</i>	KJ773460	<i>Diodella</i> <i>teres</i>	KJ772733	<i>Diodella</i> <i>teres</i>	KF737006	<i>Diodella</i> <i>teres</i>	NA	NA
<i>Dioscorea</i> sp	AB557671	<i>Dioscorea</i> <i>polystachya</i>	AB557663	<i>Dioscorea</i> <i>polystachya</i>	EU808018	<i>Dioscorea</i> <i>polystachya</i>	KF357955	<i>Dioscorea</i> <i>humilis</i>
<i>Eragrostis</i> sp	JN681667	<i>Eragrostis</i> <i>reptans</i>	JN681647	<i>Eragrostis</i> <i>reptans</i>	EF153046	<i>Eragrostis</i> <i>tenella</i>	EF196902	<i>Eragrostis</i> <i>obtusiflora</i>
<i>Euphorbia</i> <i>comosa</i>	JN249284	<i>Euphorbia</i> <i>comosa</i>	X661940	<i>Euphorbia</i> <i>maculata</i>	AF537503	<i>Euphorbia</i> <i>comosa</i>	N249619	<i>Euphorbia</i> <i>comosa</i>
<i>Evolvulus</i> <i>glomeratus</i>	AY101012	<i>Evolvulus</i> <i>glomeratus</i>	HQ384566	<i>Evolvulus pilosus</i>	EF567109	<i>Evolvulus</i> <i>glomeratus</i>	AY101121	<i>Evolvulus</i> <i>glomeratus</i>
<i>Froelichia</i> <i>humboldtiana</i>	FR775276	<i>Froelichia</i> <i>drummondii</i>	FR775294	<i>Froelichia</i> <i>drummondii</i>	AY174401	<i>Froelichia</i> <i>drummondii</i>	EF688751	<i>Froelichia</i> <i>floridana</i>
<i>Gomphrena</i> <i>vaga</i>	AY270090	<i>Gomphrena</i> <i>serrata</i>	AM887524	<i>Gomphrena</i> <i>ferruginea</i>	KP875880	<i>Gomphrena</i> <i>kanisii</i>	EF688766	<i>Gomphrena</i> <i>vaga</i>
<i>Habranthus</i> <i>sylvaticus</i>	KC704788	<i>Zephyranthes</i> <i>candida</i>	JX464591	<i>Zephyranthes</i> <i>candida</i>	AF223503	<i>Zephyranthes</i> <i>candida</i>	JX464398	<i>Zephyranthes</i> <i>candida</i>
<i>Herissantia</i> <i>crispa</i>	HM849734	<i>Abutilon</i> <i>theophrasti</i>	KR734848	<i>Abutilon</i> <i>mauritanum</i>	JQ753295	<i>Abutilon</i> <i>costicalyx</i>	KR738579	<i>Abutilon</i> <i>mauritanum</i>
<i>Herissantia</i> <i>tiubae</i>	KP094518	<i>Abutilon</i> <i>indicum</i>	HQ696683	<i>Abutilon</i> <i>theophrasti</i>	KT779103	<i>Abutilon</i> <i>indicum</i>	HQ696727	<i>Abutilon</i> <i>theophrasti</i>
<i>Hybanthus</i> sp	KC699586	<i>Hybanthus</i> <i>galeottii</i>	DQ842613	<i>Hybanthus</i> <i>floribundus</i>	HM483598	<i>Hybanthus</i> <i>enneaspermus</i>	GQ262538	<i>Hybanthus</i> <i>concolor</i>
<i>Indigofera</i> <i>suffruticosa</i>	JQ591788	<i>Indigofera</i> <i>suffruticosa</i>	AF142697	<i>Indigofera</i> <i>suffruticosa</i>	AF467051	<i>Indigofera</i> <i>suffruticosa</i>	KR737795	<i>Indigofera</i> <i>hochstetteri</i>

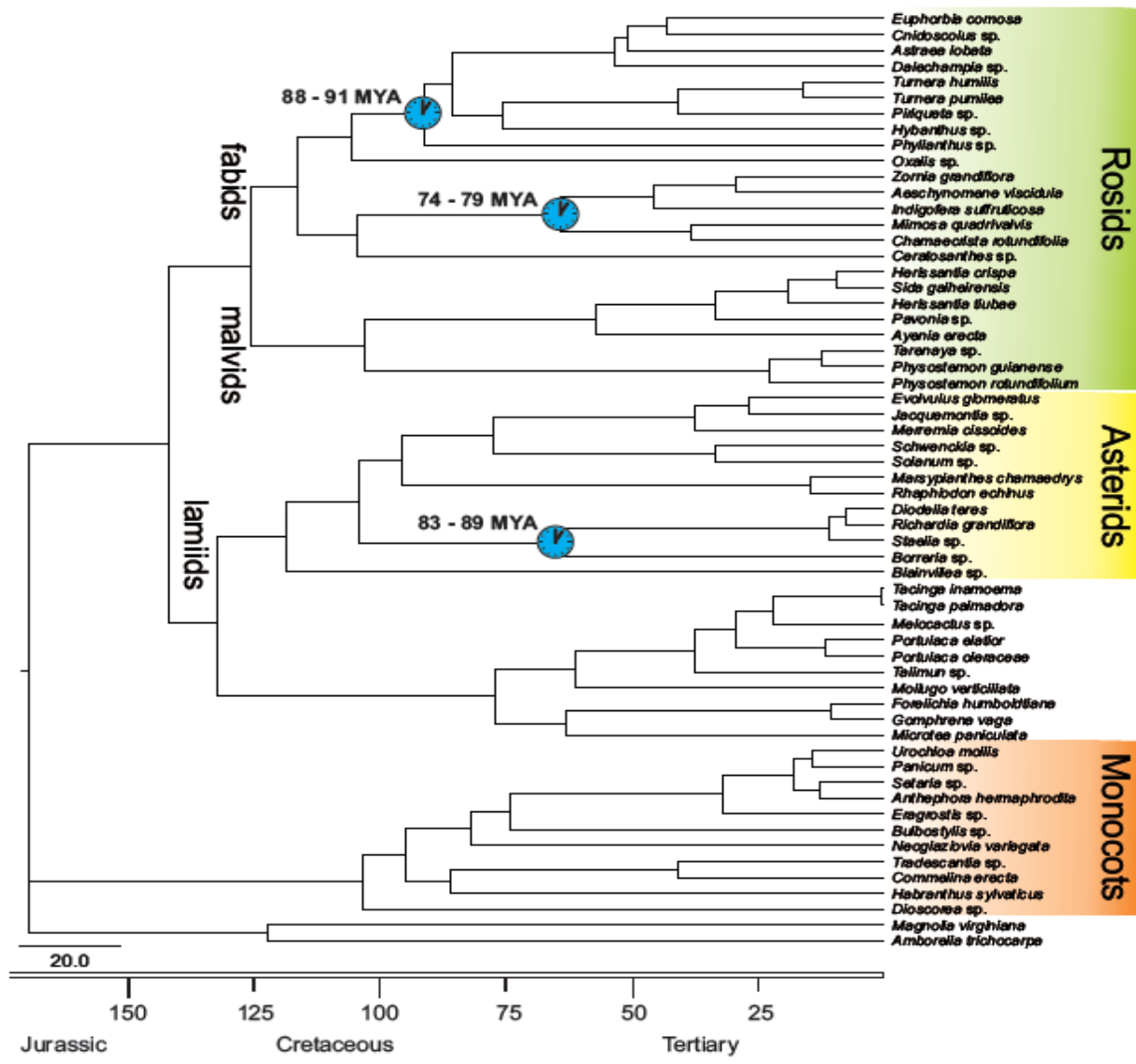
Espécies	rcbL	Espécie usada para rbcL	matK	Espécie usada para matK	5.8s	Espécie usada para 5.8s	trnL-trnF	Espécie usada para trnL-trnF
<i>Jacquemontia sp</i>	HQ384918	<i>Jacquemontia reclinata</i>	HQ384567	<i>Jacquemontia reclinata</i>	DQ219864	<i>Jacquemontia pentanthos</i>	AY101147	<i>Jacquemontia sandwicensis</i>
<i>Marsypianthes chamaedrys</i>	JQ592298	<i>Marsypianthes chamaedrys</i>	JQ588075	<i>Marsypianthes chamaedrys</i>	JF301435	<i>Marsypianthes chamaedrys</i>	JF357815	<i>Marsypianthes chamaedrys</i>
<i>Melocactus sp</i>	AM502566	<i>Melocactus oreas</i>	JX683849	<i>Melocactus zehntneri</i>	AY181585	<i>Cephalocereus senilis</i>	HM041301	<i>Melocactus intortus</i>
<i>Merremia cissoides</i>	AY100981	<i>Merremia vitifolia</i>	KR024951	<i>Merremia cissoides</i>	KP261977	<i>Merremia cissoides</i>	KP236652	<i>Merremia cissoides</i>
<i>Microtea paniculata</i>	NA	NA	FN597633	<i>Microtea scabrida</i>	JX232577	<i>Microtea debilis</i>	NA	NA
<i>Mimosa quadrivalvis</i>	JQ591943	<i>Mimosa watsonii</i>	JQ587781	<i>Mimosa watsonii</i>	KF420983	<i>Mimosa scabrella</i>	Q344588	<i>Mimosa quadrivalvis</i>
<i>Mollugo verticillata</i>	M62566	<i>Mollugo verticillata</i>	JQ844142	<i>Mollugo verticillata</i>	EU434729	<i>Mollugo verticillata</i>	FJ405003	<i>Mollugo verticillata</i>
<i>Neoglaziovia variegata</i>	KC123377	<i>Neoglaziovia variegata</i>	AY950051	<i>Neoglaziovia variegata</i>	NA	NA	KJ580376	<i>Neoglaziovia variegata</i>
<i>Oxalis sp</i>	JN587327	<i>Oxalis holosericea</i>	AF542605	<i>Oxalis stricta</i>	KT737728	<i>Oxalis stricta</i>	EU437137	<i>Oxalis nubigena</i>
<i>Panicum sp</i>	KJ773713	<i>Panicum dichotomiflorum</i>	KF163754	<i>Panicum dichotomiflorum</i>	AY129706	<i>Panicum dichotomiflorum</i>	JQ041847	<i>Panicum capillare</i>
<i>Pavonia sp</i>	KU054393	<i>Pavonia multiflora</i>	KJ012705	<i>Pavonia paludicola</i>	KT966954	<i>Pavonia spinifex</i>	KR738611	<i>Pavonia sp</i>
<i>Phyllanthus sp</i>	KC514097	<i>Phyllanthus talbotii</i>	KC514101	<i>Phyllanthus talbotii</i>	KC414630	<i>Phyllanthus talbotii</i>	HG971916	<i>Phyllanthus orbicularis</i>
<i>Physostemon guianense</i>	KU739630	<i>Cleome gynandra</i>	KF923159	<i>Cleome tucumanensis</i>	DQ455811	<i>Cleome tucumanensis</i>	KR738198	<i>Cleome gynandra</i>
<i>Physostemon rotundifolium</i>	KU739615	<i>Cleome amblyocarpa</i>	KF923151	<i>Cleome rotundifolia</i>	KF923182	<i>Cleome rotundifolia</i>	Y122440	<i>Cleome monophylla</i>

Espécies	rcbL	Espécie usada para rbcL	matK	Espécie usada para matK	5.8s	Espécie usada para 5.8s	trnL-trnF	Espécie usada para trnL-trnF
<i>Piriqueta sp</i>	KJ773752	<i>Piriqueta cistoides</i>	KJ773008	<i>Piriqueta cistoides</i>	AY973391	<i>Piriqueta cistoides</i>	JQ723391	<i>Piriqueta viscosa</i>
<i>Portulaca elatior</i>	KJ773784	<i>Portulaca pilosa</i>	KJ773040	<i>Portulaca pilosa</i>	JF508542	<i>Portulaca elatior</i>	KR738472	<i>Portulaca quadrifida</i>
<i>Portulaca oleraceae</i>	HM850279	<i>Portulaca oleraceae</i>	HQ620836	<i>Portulaca oleraceae</i>	KM051437	<i>Portulaca oleraceae</i>	LN559099	<i>Portulaca oleraceae</i>
<i>Rhaphiodon echinus</i>	NA	NA	JF357840	<i>Rhaphiodon echinus</i>	JF301543	<i>Rhaphiodon echinus</i>	JF357809	<i>Rhaphiodon echinus</i>
<i>Richardia grandiflora</i>	KJ773840	<i>Richardia grandiflora</i>	KJ773090	<i>Richardia grandiflora</i>	KM215370	<i>Richardia grandiflora</i>	EU543156	<i>Richardia scabra</i>
<i>Schwenckia americana</i>	JQ594138	<i>Schwenckia americana</i>	EF439053	<i>Schwenckia americana</i>	NA	NA	EU581057	<i>Schwenckia glabrata</i>
<i>Setaria sp</i>	KC123385	<i>Setaria viridis</i>	JQ588817	<i>Setaria palmifolia</i>	HQ600484	<i>Setaria viridis</i>	JQ041853	<i>Setaria viridis</i>
<i>Sida galheirensis</i>	KJ773889	<i>Sida rhombifolia</i>	KR735155	<i>Sida tenuicarpa</i>	JN542430	<i>Sida spinosa</i>	KR738229	<i>Sida tenuicarpa</i>
<i>Solanum sp</i>	KC535808	<i>Solanum aethiopicum</i>	KC535801	<i>Solanum aethiopicum</i>	LC020015	<i>Solanum tuberosum</i>	GU323356	<i>Solanum villosum</i>
<i>Staelia sp</i>	NA	NA	NA	NA	KF737026	<i>Staelia virgata</i>	GU357187	<i>Staelia thymoides</i>
<i>Tacinga inamoema</i>	JF787305	<i>Tacinga inamoena</i>	JF786870	<i>Tacinga inamoena</i>	JF787027	<i>Tacinga inamoena</i>	JF712844	<i>Tacinga inamoena</i>
<i>Tacinga palmadora</i>	JF787307	<i>Tacinga palmadora</i>	JF786872	<i>Tacinga palmadora</i>	JF787028	<i>Tacinga palmadora</i>	JF712845	<i>Tacinga palmadora</i>
<i>Talinum sp</i>	HM850388	<i>Talinum paniculatum</i>	AY015274	<i>Talinum paniculatum</i>	JF508608	<i>Talinum paniculatum</i>	KM261958	<i>Talinum portulacifolium</i>
<i>Tarenaya sp</i>	KU739634	<i>Tarenaya spinosa</i>	KU739547	<i>Tarenaya spinosa</i>	AY254535	<i>Cleome spinosa</i>	KF849815	<i>Cleome spinosa</i>
<i>Tradescantia sp</i>	JQ734524	<i>Tradescantia spathacea</i>	GU135029	<i>Tradescantia spathacea</i>	NA	NA	KC512107	<i>Tradescantia spathacea</i>

Espécies	rcbL	Espécie usada para rbcL	matK	Espécie usada para matK	5.8s	Espécie usada para 5.8s	trnL-trnF	Espécie usada para trnL-trnF
<i>Turnera humilis</i>	JX664074	<i>Turnera ulmifolia</i>	JX661965	<i>Turnera ulmifolia</i>	JQ723375	<i>Turnera oculata</i>	JQ723405	<i>Turnera ulmifolia</i>
<i>Turnera pumilea</i>	JQ593111	<i>Turnera acuta</i>	AB536654	<i>Turnera odorata</i>	AY973375	<i>Turnera pumilea</i>	JQ723403	<i>Turnera subulata</i>
<i>Urochloa mollis</i>	LN907901	<i>Urochloa semiundulata</i>	LN906665	<i>Urochloa semiundulata</i>	AY346350	<i>Urochloa decumbens</i>	GU594534	<i>Urochloa mollis</i>
<i>Zornia grandiflora</i>	KJ773997	<i>Zornia bracteata</i>	KJ773243	<i>Zornia bracteata</i>	KF477932	<i>Zornia areolata</i>	KF477982	<i>Zornia reptans</i>

APÊNDICE H - FILOGENIA CALIBRADA

A seguir estão os métodos utilizados para construir a filogenia calibrada. Inicialmente, pesquisamos quatro regiões de DNA (gene ribulose-bisfosfato carboxilase (rbcL), maturase K (matK), gene RNA ribossomal 5,8S e espaçador intergênico trnL-trnF (trnL-F)] a partir de dados de sequência disponíveis no GenBank (Apêndice 2). Quando os dados de sequência para uma espécie não estavam disponíveis, usamos uma espécie alternativa escolhida aleatoriamente dentro do gênero para estimar a relação com esse. Espera-se que o efeito sobre o comprimento de ramo da utilização destas espécies substitutas seja mínimo, dada a amplitude da amostragem filogenética (Cadotte et al., 2008, 2009). Utilizamos *Amborella trichocarpa* e *Magnolia virginiana* para enraizar a árvore e aumentar a profundidade de amostragem de taxon (Burns e Strauss 2011). As sequências foram alinhadas para cada região independentemente e posteriormente combinadas em uma supermatriz única usando Geneious versão 7.1.4 (Kearse et al., 2012). A pesquisa de inferência bayesiana foi realizada usando o Mr. Bayes v3.1.2 (Ronquist e Huelsenbeck 2003), permitindo estimar o modelo de tempo geral reversível (GTR) + γ e usando as configurações padrão. Foram realizadas múltiplas execuções para assegurar que a filogenia resultante não ficasse presa num ótimo local. Em seguida, criamos uma filogenia calibrada no tempo, adotando pontos de calibração fósseis derivados de Bell et al. (2010) usando BEAST v1.8.2 (Drummond et al., 2012). Análises simultâneas de tempo de divergência e filogenética foram realizadas usando métodos MCMC implementados em BEAST v1.8.2, que emprega um modelo lognormal de relógio relaxado para estimar os tempos de divergência. Abaixo mostramos a árvore calibrada no tempo que ilustra nossa filogenia regional e os pontos de calibração da árvore derivados de Bell et al. (2010): I Gentianales (54-78 MY), (II) Malpighiales (88-97 MY) e Fabaceae (49-77 MY).



Referências Bibliográficas

- Bell, C. D., D. E. Soltis, and P. S. Soltis. 2010. The age and diversification of the angiosperms re-revisited. *American Journal of Botany* 97:1296–303.
- Burns, J. H., and S. Y. Strauss. 2011. More closely related species are more ecologically similar in an experimental test. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* 108:5302–5307.
- Cadotte, M. W., B. J. Cardinale, and T. H. Oakley. 2008. Evolutionary history and the effect of biodiversity on plant productivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* 105:17012–17017.

APÊNDICE I - LISTA FLORÍSTICA DAS ESPÉCIES HERBÁCEAS

Lista Florística das espécies herbáceas encontradas no parquet Nacional do Catimbau

Famílias	Espécies
Amaranthaceae	<i>Forelichia humboldtiana</i> <i>Gomphrena vaga</i>
Amaryllidaceae	<i>Habranthus sylvaticus</i>
Asteraceae	<i>Blainvillea sp</i>
Bromeliaceae	<i>Neoglaziovia variegata</i>
Cactaceae	<i>Melocactus sp</i> <i>Tacinga inamoema</i> <i>Tacinga palmadora</i>
Cleomaceae	<i>Physostemon guianense</i> <i>Physostemon rotundifolium</i> <i>Tarenaya sp</i>
Commelinaceae	<i>Commelina erecta</i> <i>Tradescantia sp</i>
Convolvulaceae	<i>Evolvulus glomeratus</i> <i>Jacquemontia sp</i> <i>Merremia cissoides</i>
Curcubitaceae	<i>Ceratosanthes sp</i>
Cyperaceae	<i>Bulbostylis sp</i>
Dioscoreaceae	<i>Dioscorea sp</i>
Euphorbiaceae	<i>Astraea lobata</i> <i>Cnidoscolus sp</i> <i>Dalechampia sp</i> <i>Euphorbia comosa</i> <i>Phyllanthus sp</i>
Lamiaceae	<i>Marsypianthes chamaedrys</i> <i>Rhaphiodon echinus</i>
Leguminosa	<i>Aeschynomene viscidula</i> <i>Chamaecrista rotundifolia</i> <i>Indigofera suffruticosa</i> <i>Mimosa quadrivalvis</i> <i>Zornia grandiflora</i>
Malvaceae	<i>Ayenia erecta</i> <i>Herissantia crispa</i> <i>Herissantia tiubae</i> <i>Pavonia sp</i> <i>Sida galheirensis</i>
Molluginaceae	<i>Mollugo verticillata</i>
Oxalidaceae	<i>Oxalis sp</i>
Phytolaccaceae	<i>Microtea paniculata</i>

Famílias	Espécies
Poaceae	<i>Antheophora hermaphrodita</i> <i>Eragrostis sp</i> <i>Panicum sp</i> <i>Setaria sp</i> <i>Urochloa mollis</i>
Portulacaceae	<i>Portulaca elatior</i> <i>Portulaca oleraceae</i> <i>Talinum sp</i>
Rubiaceae	<i>Borreria sp</i> <i>Diodella teres</i> <i>Richardia grandiflora</i> <i>Staelia sp</i>
Solanaceae	<i>Schwenckia americana</i> <i>Solanum sp</i>
Turneraceae	<i>Piriqueta sp</i> <i>Turnera humilis</i> <i>Turnera pumilea</i>
Violaceae	<i>Hybanthus sp</i>

ANEXO A - NORMAS PARA PUBLICAÇÃO NO PERIÓDICO *ECOLOGY*

Normas para publicação no periódico *Ecology*, disponível em :
[http://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/hub/journal/10.1002/\(ISSN\)1939-9170/resources/author-guidelines-ecy.html](http://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/hub/journal/10.1002/(ISSN)1939-9170/resources/author-guidelines-ecy.html) (acesso em 8/04/2018).

Manuscript Submission

Revisions and final versions of manuscripts originally submitted on EcoTrack should follow the resubmission instructions from their most recent decision letter.

New submissions must be submitted through **ScholarOne**.

If you have not already done so, check to see if you are already in the ScholarOne database by putting your email address in the E-mail Address field under Password Help and click "Go". You could be in the database even if you were never previously an author of a manuscript submitted to any of the ESA journals. Do not create a new account if you are already in the database. If you suspect we have an old email address for you, please contact esajournals@esa.org to update your record. If you have verified that there is no account for you, you can create an account at the submission site by clicking on the "Register Here" button. Please study the site's Instructions and Forms using the link at the top of the screen and then let the system guide you through the submission process. Online help is available to you at all times during the process.

Types of contributions

Ecology is publishing more concise papers than has been the tradition for this journal. Concise publications yield increased interest, allow a greater number of papers and topics to appear in the journal, and provide greater content per page printed. The number and average length of Articles published in *Ecology* is decreasing, and the number of Reports is increasing. Many publications conceived in the past as Articles will hence forth be cast as Reports, with an average length of 5-6 journal pages. Our goal is to publish Reports within one year of submission. Articles and Concepts and Synthesis papers will continue to be published in *Ecology*, but these will be shorter than the average Article of the past. Authors will designate portions of their manuscript as digital supporting information to appear in Wiley Online Library and be directly linked to the publication in the online version of the journal.

Length limits with respect to manuscripts refer to all pages, including title page, text, literature cited, tables and figures. Each figure will count as one page. Generally 3.5 pages of the double-spaced manuscript, inclusive of tables and figures, corresponds to one printed journal page.

Final decisions on article types are at the discretion of ESA. (i) Papers submitted/accepted as Reports or Notes that require more than 8.0 printed pages in the final version will be published as Articles. (ii) Papers submitted/accepted as Articles that occupy fewer than 6.0 pages when typeset will be published as Notes. (iii) Articles, Concepts and Synthesis,