



UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA CATARINA  
CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM RECURSOS GENÉTICOS VEGETAIS

Eduarda da Silva

Efeitos da intensidade de uso da terra sobre a diversidade de florestas em regeneração da  
Amazônia

FLORIANÓPOLIS

2025

Eduarda da Silva

Efeitos da intensidade de uso da terra sobre a diversidade de florestas em regeneração da  
Amazônia

Dissertação submetida ao Programa de Pós-Graduação  
em Recursos Genéticos Vegetais da  
Universidade Federal de Santa Catarina como requisito  
parcial para obtenção do título de Mestra em Ciências,  
área de concentração: Recursos Genéticos Vegetais.

Orientadora: Prof. Dr<sup>a</sup> Ana Catarina Conte Jakovac

Coorientador: Prof. Dr. Eduardo Luís Hettwer Giehl

FLORIANÓPOLIS

2025

da Silva, Eduarda

Efeitos da intensidade de uso da terra sobre a diversidade de florestas em regeneração da Amazônia / Eduarda da Silva ; orientadora, Ana Catarina Conte Jakovac, coorientadora, Eduardo Luís Hettwer Giehl, 2025. 86 p.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Santa Catarina, Centro de Ciências Agrárias, Programa de Pós-Graduação em Recursos Genéticos Vegetais, Florianópolis, 2025.

Inclui referências.

1. Recursos Genéticos Vegetais. 2. uso da terra. 3. homogeneização biótica. 4. florestas secundárias. 5. diversidade alfa; diversidade beta. I. Conte Jakovac, Ana Catarina. II. Hettwer Giehl, Eduardo Luís . III. Universidade Federal de Santa Catarina. Programa de Pós-Graduação em Recursos Genéticos Vegetais. IV. Título.

Eduarda da Silva

**Efeitos da intensidade de uso da terra sobre a diversidade de florestas em regeneração da Amazônia**

O presente trabalho em nível de Mestrado foi avaliado e aprovado, em 12 de agosto de 2025, pela banca examinadora composta pelos seguintes membros:

Prof. Leandro Maracahipes dos Santos, Dr.  
Yale School of the Environment

Prof.(a) Juliana Schietti , Dr.(a)  
Universidade Federal do Amazonas - UFAM

Prof.(a) Ilyas Siddique, Dr.  
Universidade Federal de Santa Catarina

Certificamos que esta é a versão original e final do trabalho de conclusão que foi julgado adequado para obtenção do título de Mestra em Recursos Genéticos Vegetais.

---

Coordenação do Programa de Pós-Graduação

---

Prof.(a) Ana Catarina Conte Jakovac , Dr.(a) Orientador(a)

Florianópolis, 2025

À minha mãe, dedico este trabalho. Com sua força em vida, ensinou-me a caminhar pelos trechos mais tortuosos, a nadar em águas turbulentas e a crescer mesmo na sombra. Dedico também às Samaúmas, mães da floresta, que com suas raízes firmes fortalecem aquelas que vêm de baixo.

## AGRADECIMENTOS

Agradeço à quem me iluminou quando precisei de apoio, cuidados e companhia. Primeiramente, agradeço às comunidades ribeirinhas e indígenas do bioma amazônico, principalmente às do Rio Tapajós, das vilas Boim, Nova Vista, Tucumatuba e Nuquini. Foi lá que eu fui recebida, ouvida, assistida e pude ser uma aprendiz dos conhecimentos mais raros, mais incríveis e grandiosos. Agradeço à cada agricultor/a que permitiu acessar suas roças, suas práticas, suas moradas, seus alimentos, suas histórias, seus caminhos, suas bicicletas, seus barcos e principalmente seus saberes sobre os seres e encantados da floresta. A sensação de estar na floresta amazônica com o povo da floresta foi incrível, pois era uma constante: eles são essa floresta, eles respiram ela, eles sabem de seus mistérios e por onde seguir, por onde não seguir e à quem se pede permissão para entrar. Um imenso agradecimento por ter compartilhado longos dias de trabalhos de campo com Seu Jarana, Naldo, Saci, Reinaldo, Fábio e todos os outros que estiveram conosco.

Agradeço pela oportunidade de conhecer as árvores anciãs, as que regeneram, os animais, os fungos, os alimentos da floresta, os banhos de igarapé, as viagens diárias de barco, aos encantados da floresta e os inesquecíveis pôr do sol no Rio Tapajós. Agradeço pelas trocas, pelo aprendizado, pelos anseios e pelos desafios que o trabalho de campo na Amazônia me proporcionou — experiências que transformaram meu olhar para o mundo.

Meus mais sinceros agradecimentos à minha orientadora Catarina Jakovac, que me estendeu o convite para trabalhar na Amazônia e acreditou que seria possível. A Catá tornou viável a execução deste projeto, viabilizou a logística, compartilhou seu conhecimento com generosidade e esteve presente com resiliência diante dos desafios, sempre com um sorriso no rosto e a serenidade de uma grande mulher, pesquisadora e amiga. Agradeço pelas reuniões, pelas trocas de ideias e, sobretudo, pela tranquilidade que me transmitia nos momentos de ansiedade. De alguma forma, com ela, tudo parecia encontrar seu rumo. Espero seguir sendo sua colega de trabalho e também sua aluna, contribuindo juntas pela conservação das florestas e pela restauração ecológica, para que nossas florestas secundárias possam um dia devolver o que foi tomado pela ganância do capitalismo.

Agradeço ao meu querido orientador e amigo, Eduardo Giehl. O Edu contribuiu em toda minha formação científica. Me desafiou nas trajetórias da botânica, da ecologia e me

inspirou a adentrar na pós-graduação. Ao longo desses cinco anos trabalhando juntos, construímos uma relação muito enriquecedora. Dos trabalhos de campo nas florestas de Araucárias às ligações feitas do meio da floresta amazônica, em todas as etapas, tive seu apoio, incentivo e presença. Sou grata por encerrar mais uma etapa da minha formação sob seu olhar e contribuições e, mais ainda, por seguir no caminho da conservação da nossa biodiversidade. Meus sinceros agradecimentos, Edu.

Agradeço à minha equipe de campo: Catarina, Emeli, Giles, Josephine e todas as pessoas que nos apoiaram nesse desafio imenso que foi fazer campo na floresta amazônica. Um agradecimento especial à Emeli que nos apresentou sua terra, sua família e as memórias dos seus. Também ao Giles por sua energia contagiante, inteligência grandiosa e disponibilidade de ensinar, trocar e trabalhar com ciência. E também à Josephine pela instigante curiosidade, doçura e por ser tão atenciosa e compreensiva.

Aos laboratórios, ReFlor (Restauração e Ecologia de Florestas) e Divecon (Diversidade e Conservação), agradeço de coração o suporte, às pessoas que pude me aproximar e aprender com seus trabalhos, ao espaço físico e materiais cedidos para que pudéssemos desenvolver esse trabalho, as reuniões regadas de sorrisos e piadas, ao acolhimento, as amizades que ficarão para a vida, das quais destaco: a Fernanda, Giles, Djalma, Emeli, Bela, Natália, Nicolle, Teresa, Violeta, Josephine e todos os demais construíram comigo um caminho menos tortuoso e muito mais alegre e afetuoso. E não posso deixar de agradecer, mas muito, muito mesmo ao Núcleo de Florestas tropicais. No núcleo eu quase habitei por nove seguidos, das manhãs até o tardar da noite. No núcleo eu conheci pessoas incríveis e amorosas, como a Juliana, o Chico, a Maráisa, o Montagna e agregados do PGA. Eles tornaram meus dias mais coloridos, mais divertidos, menos solitários e muito mais interessantes. Com eles pude trocar piadas ruins, almoços no RU e muito debate político, além de disputas acirradas no GymRats. Além de tudo, ainda tive um time de futebol, o timECO, com aspirantes da ecologia, que tornou minhas semanas mais divertidas e movimentadas.

Agradeço imensamente ao meu amigo, parceiro e confidente que conviveu diariamente comigo, Djalma. Que com toda delicadeza e elegância ouviu minhas indignações, conviveu diariamente com meu stress, piadas ruins e exigências e não parou de me ajudar até o último dia antes de sua mudança de cidade. Espero que eu tenha retribuído pelo menos um pouco do apoio que ele me ofereceu neste curto tempo que passamos juntos. Também quero agradecer imensamente as Chefas do lab: Mariah, Joana, Sofia, que me apoiaram com seus

scripts, ideias, apoio, escuta, afeto e me fizeram acreditar que seria possível. Obrigada por serem as amigas mais queridas e inspiradoras que a UFSC poderia me presentear.

Agradeço minha família e principalmente minhas duas irmãs: Ana Paula e Ana Aline. Vocês que apoiam minhas loucuras e mesmo discordando, fazem de tudo para que dê certo. Amo vocês do tamanho do mundo. Agradeço pela minha família estendida, a muralha. Laís, Pedro, Rods, China e Nara que são meus amigos irmãos camaradas e estão comigo por onde eu for.

Por fim, agradeço à UFSCmãe, que abraçou 10 anos da minha trajetória. Agradeço à universidade pública, ao restaurante universitário, aos espaços formativos, aos professores, aos servidores públicos e terceirizados. Agradeço às instituições de fomento à pesquisa Serrapilheira e FAPESC, por possibilitar a executibilidade deste projeto e a experiência de estar na Amazônia. Espero que este projeto contribua de alguma forma para a ciência, conservação da biodiversidade, democracia e direito dos povos da floresta, se não for sonhar alto demais.

*“Na nossa comunidade, a maioria das famílias afroconfluentes praticava a agricultura. Ninguém tinha terras, tínhamos cultivos. Se fazíamos uma roça num ano, explorávamos aquele lugar por dois anos, em ciclo. No primeiro ano, plantávamos tudo misturado. Na mesma roça se plantavam, juntos, milho, mandioca, feijão e algodão. Não plantávamos de forma linear; plantávamos de forma triangular, pois de forma linear não seria possível plantar onde houvesse tocos de árvores. De maneira triangular, conseguíamos plantar entre os tocos, e as plantas nativas brotavam em meio às plantas cultivadas. Muitos viventes vinham comer as folhas das plantas nativas e acabavam nos ajudando a proteger as plantas cultivadas. Quando só há um tipo de plantio e não deixamos as plantas nativas brotarem, os viventes comem todo o plantio. É assim que surge a necessidade de jogar veneno. As Ciências Agrárias chegaram à nossa comunidade na década de 1970. Antes disso, não conhecíamos técnicos agropecuários ou agrônomos. Plantávamos vários tipos de sementes juntas porque o que nos regia eram as orientações do cosmos. Nossa geração avó dizia que a gente planta o que a gente quer, o que a gente precisa e o que a gente gosta, e a terra dá o que ela pode e o que a gente merece.”*

*“Somos povos de trajetórias, não somos povos de teoria. Somos da circularidade: começo, meio e começo. As nossas vidas não têm fim. A geração avó é o começo, a geração mãe é o meio e a geração neta é o começo de novo.”*

## RESUMO

As florestas secundárias desempenham papel crucial na conservação da biodiversidade e no fornecimento de serviços ecossistêmicos na Amazônia. O uso da terra modifica filtros ecológicos que afetam a diversidade florística durante os estágios iniciais da sucessão. Este estudo investigou como o histórico de uso da terra, especialmente o sistema de corte e queima, influencia a diversidade alfa e beta de árvores em florestas secundárias jovens (5–7 anos), considerando diferentes estratos florestais (regenerantes, sub-bosque e dossel) e dois contextos climáticos contrastantes: região úmida (Tefé-AM) e menos úmida (Tapajós-PA). A hipótese principal foi que o uso intensivo da terra promoveria homogeneização biótica, especialmente na região úmida. Foram amostradas 40 florestas secundárias distribuídas nas duas regiões, ao longo de gradientes de intensidade de uso da terra. Dados sobre diversidade e composição florística, variáveis ambientais e histórico de uso foram obtidos por inventários em campo, entrevistas com agricultores e análise de imagens de satélite (1984–2024). A diversidade alfa foi estimada pelos índices de Hill ( $q_0$ ,  $q_1$ ,  $q_2$ ), e a diversidade beta por métricas baseadas no índice de Sørensen, pela Contribuição Local para a Diversidade Beta (LCBD), e pelos componentes de substituição (turnover) e diferença de riqueza. A diversidade alfa da parcela como um todo foi maior na região úmida e aumentou com o teor de areia no solo e a cobertura florestal no entorno, mas não se relacionou diretamente à intensidade de uso da terra. No entanto, os efeitos variaram entre os estratos. O uso intensivo reduziu a diversidade alfa dos regenerantes, indicando restrições ao recrutamento e possível simplificação da sucessão, enquanto aumentou a diversidade no dossel. Os efeitos sobre a diversidade beta foram mais evidentes. A substituição de espécies foi o principal componente da dissimilaridade. O aumento do número de ciclos agrícolas reduziu a singularidade das comunidades (menor LCBD), indicando homogeneização biótica, especialmente na região úmida. Além disso, esse aumento também elevou a contribuição do componente de substituição, sugerindo que áreas intensamente usadas mantêm composições florísticas distintas das menos perturbadas. Solos mais ácidos e com alto teor de alumínio estiveram associados à menor diversidade beta. Os efeitos do uso da terra foram estrato-dependentes. A troca sistemática de espécies ao longo do gradiente de intensidade de uso, especialmente nos estratos de regenerantes e dossel, indica a substituição de espécies pioneiras típicas de áreas menos perturbadas por espécies tolerantes ou favorecidas pelo manejo com corte e queima. Apesar da maior diversidade local, a região úmida mostrou maior vulnerabilidade à homogeneização biótica. Os resultados revelam que o histórico e a intensidade de uso da terra moldam a composição florística e a diversidade local e regional das florestas secundárias. Esses achados reforçam a importância de estratégias de manejo e restauração ecológica que considerem o contexto ambiental e o histórico de uso para conservar a diversidade de florestas tropicais.

**Palavras-chave:** uso da terra; florestas secundárias; diversidade alfa; diversidade beta; Amazônia; homogeneização biótica

## ABSTRACT

Secondary forests play a crucial role in biodiversity conservation and the provision of ecosystem services in the Amazon. Land-use practices modify ecological filters that affect floristic diversity during the early stages of succession. This study investigated how land-use history, particularly slash-and-burn agriculture, influences alpha and beta diversity of trees in young secondary forests (5–7 years old), considering different forest strata (regenerating layer, understory, and canopy) and two contrasting climatic contexts: a humid region (Tefé-AM) and a less humid region (Tapajós-PA). The main hypothesis was that intensive land use would promote biotic homogenization, especially in the humid region. We sampled 40 secondary forests distributed across both regions, along gradients of land-use intensity. Data on species diversity and composition, environmental variables, and land-use history were obtained through field inventories, farmer interviews, and satellite image analysis (1984–2024). Alpha diversity was estimated using Hill numbers ( $q_0$ ,  $q_1$ ,  $q_2$ ), while beta diversity was assessed using Sørensen-based dissimilarity metrics, Local Contribution to Beta Diversity (LCBD), and the components of turnover and richness difference. Overall, alpha diversity at the plot level was higher in the humid region and increased with soil sand content and surrounding forest cover, but showed no direct relationship with land-use intensity. However, effects varied across forest strata. Intensive land use reduced alpha diversity in the regenerating layer, indicating recruitment constraints and potential simplification of successional trajectories, while increasing diversity in the canopy. Effects on beta diversity were more pronounced. Species turnover was the main component of dissimilarity. An increased number of cultivation cycles reduced community uniqueness (lower LCBD), indicating biotic homogenization, particularly in the humid region. Additionally, turnover increased with land-use intensity, suggesting that intensively used areas maintain floristic compositions distinct from less disturbed sites. More acidic soils with higher aluminum content were associated with lower beta diversity. Land-use effects were stratum-dependent. The systematic replacement of species along the land-use gradient—especially in the regenerating layer and canopy—indicates a shift from fast-growing pioneer species typical of less disturbed areas to disturbance-tolerant species favored by slash-and-burn practices. Despite supporting higher local diversity, the humid region was more vulnerable to biotic homogenization. Our results demonstrate that land-use history and intensity shape the floristic composition and both local and regional diversity of secondary forests. These findings highlight the need for ecological restoration and forest management strategies that account for regional environmental contexts and land-use histories to conserve tropical forest diversity.

**Keywords:** land use; secondary forests; alpha diversity; beta diversity; Amazon; biotic homogenization

## LISTA DE FIGURAS

- 2. Materiais e Métodos**..... 36
- Figura 1** - Mapa da região amazônica brasileira mostrando a distribuição da precipitação média anual (mm), com base em dados climáticos. As cores variam de amarelo (menor precipitação, 1145 mm) a roxo (maior precipitação, 3878 mm). As áreas de estudo estão destacadas em caixas pretas e correspondem às regiões de Tefé e Tapajós. Os pontos vermelhos indicam os locais de coleta de dados de vegetação. O contorno em preto delimita o bioma Amazônia. A seta indica o norte geográfico e a barra de escala representa distâncias em quilômetros..... 37
- Figura 2** - Esquema do desenho amostral representando as regiões de estudo em florestas úmidas e menos úmidas. Em cada região, foram selecionadas paisagens compostas por blocos amostrais localizados em vilas com diferentes históricos de uso da terra. Cada bloco contém diferentes números de unidades amostrais (UAs; retângulos de 10 × 50 m), organizadas ao longo de um gradiente de intensidade de uso da terra, representado pela sequência numérica de 1 a 10 (quantidade de ciclos agrícolas). Fragmentos de floresta madura no entorno das UAs são ilustrados por manchas: verde nas florestas úmidas e laranja nas florestas menos úmidas. Esses fragmentos são considerados no contexto de avaliação da quantidade de florestas de estágio avançado no entorno de cada unidade amostral (parcela)..... 39
- Figura 3** - Análise de Componentes Principais (PCA) dos parâmetros físico-químicos do solo nas duas regiões (úmidas e menos úmidas), com base nas variáveis: pH, P, Ca, SB, Fe, Argila, Areia Total, M.O. (matéria orgânica), K, N, Al e CTC (Capacidade de Troca Catiônica). Os vetores indicam a contribuição (tamanho da seta e inclinação em relação a cada eixo) e direção (direção da seta) de cada variável ambiental para a ordenação dos pontos ao longo dos dois eixos. A cor laranja dos pontos indicam a região menos úmida e a cor azul indica a região úmida..... 44
- 3. Resultados**..... 48
- Figura 4** - Efeitos das variáveis preditoras sobre a riqueza de espécies observada (número de Hill, ordem  $q = 0$ ) em diferentes estratos da floresta. Os pontos representam as estimativas dos coeficientes padronizados (scaled) dos modelos, cujos valores variam de 0 a 1, e as barras horizontais indicam o erro padrão. As cores e formas indicam os diferentes estratos arbóreos: riqueza total (círculo azul), regenerantes (quadrado amarelo), subosque (losango verde) e dossel (triângulo vermelho). Todas as variáveis retidas no modelo médio estão representadas. Os símbolos preenchidos indicam efeitos estatisticamente significativos ( $p < 0.05$ ), enquanto os símbolos vazados representam efeitos não significativos. As variáveis estão agrupadas por tipo: Intensidade de uso (Ciclos, Duração) e Covariáveis ambientais (Região, PC1-solo, PC2-solo - eixos da PCA do solo, floresta no entorno e densidade de indivíduos). A variável "Região" representa a comparação entre a região úmida (Tefé) e a região menos úmida (Tapajós), sendo a região menos úmida como referência. A linha vertical tracejada representa o valor nulo (estimativa = 0), indicando ausência de efeito..... 52
- Figura 5** - Efeitos das variáveis explicativas sobre o número efetivo de espécies (número de Hill, ordem  $q = 1$ ) em diferentes estratos da floresta. Os pontos representam as estimativas dos coeficientes padronizados (scaled) dos modelos, cujos valores variam de 0

a 1, e as barras horizontais indicam o erro padrão. As formas e cores distinguem os diferentes estratos arbóreos: riqueza total (círculo azul), regenerantes (quadrado amarelo), subosque (losango verde) e dossel (triângulo vermelho). Todas as variáveis retidas no modelo médio estão representadas. Os símbolos preenchidos indicam efeitos estatisticamente significativos ( $p < 0,05$ ), enquanto os símbolos vazados representam efeitos não significativos. As variáveis foram agrupadas em dois blocos: Intensidade de uso (Ciclos, Duração e interação Ciclos  $\times$  Região) e covariáveis ambientais (Região, PC1-solo, PC2-solo - eixos da PCA do solo, floresta no entorno e densidade de indivíduos). A variável "Região" representa a comparação entre a região úmida (Tefé) e a região menos úmida (Tapajós), sendo a região menos úmida como referência. A linha tracejada vertical marca o ponto nulo (estimativa = 0), indicando ausência de efeito..... 53

**Figura 6** - Efeitos das variáveis preditoras sobre a riqueza de espécies dominantes (número de Hill, ordem  $q = 2$ ) em diferentes estratos da floresta. Os pontos representam as estimativas dos coeficientes padronizados (scaled) dos modelos, cujos valores variam de 0 a 1, e as barras horizontais indicam o erro padrão. As formas e cores indicam os diferentes estratos arbóreos: riqueza total (círculo azul), regenerantes (quadrado amarelo), subosque (losango verde) e dossel (triângulo vermelho). Todas as variáveis retidas no modelo médio estão representadas. Os símbolos preenchidos indicam efeitos estatisticamente significativos ( $p < 0,05$ ), enquanto os símbolos vazados representam efeitos não significativos. As variáveis foram agrupadas em dois blocos: intensidade de uso (Ciclos, Duração e interação Duração  $\times$  Região) e covariáveis ambientais (Região, PC1-solo, PC2-solo — eixos da PCA do solo —, floresta no entorno e densidade de indivíduos). A variável "Região" representa a comparação entre a região úmida (Tefé) e a região menos úmida (Tapajós), sendo a região menos úmida como referência. A linha tracejada vertical marca o ponto nulo (estimativa = 0), indicando ausência de efeito..... 54

**Figura 7** - Efeitos da interação entre a intensidade de uso da terra e região sobre a diversidade de espécies arbóreas em duas regiões amazônicas. (a) Relação entre o número de ciclos agrícolas e a riqueza total da parcela ( $q_1$ ) nas regiões úmida (azul) e menos úmida (verde). Houve interação entre ciclos e região ( $Z = 3.232$ ,  $P = 0.001$ ), sendo que o aumento no número de ciclos está associado ao aumento do número efetivo de espécies na região úmida e à redução na região menos úmida. (b) Relação entre a duração do uso agrícola (em anos) e a riqueza de espécies dominantes ( $q_2$ ) nas duas regiões. Houve interação significativa entre duração e região ( $Z = 2.527$ ,  $P = 0.01$ ), com o aumento da duração promovendo maior riqueza de espécies dominantes na região úmida e menor riqueza na região menos úmida. As faixas sombreadas representam os intervalos de confiança de 95%..... 55

**Figura 8** - Efeitos das variáveis preditoras sobre a contribuição local para a diversidade beta (LCBD) em diferentes estratos da floresta. Os pontos representam as estimativas dos coeficientes padronizados (scaled) dos modelos, cujos valores variam de 0 a 1, e as barras horizontais indicam o erro padrão. As cores e formas indicam os diferentes estratos arbóreos: dossel (círculo azul), regenerantes (triângulo amarelo), sub-bosque (quadrado verde) e parcela total (losango vermelho). Todas as variáveis retidas no modelo médio estão representadas. Os símbolos preenchidos indicam efeitos estatisticamente significativos ( $p < 0,05$ ), enquanto os símbolos vazados representam efeitos não significativos. As variáveis estão agrupadas por tipo: Intensidade de uso da terra (Ciclos, Duração) e Covariáveis ambientais (Região, PC1-solo, PC2-solo – eixos da PCA do solo, floresta no entorno e densidade de indivíduos). A variável "Região" representa a comparação entre a região úmida (Tefé) e a região menos úmida (Tapajós), sendo a região

menos úmida usada como referência. A linha vertical tracejada representa o valor nulo (estimativa = 0), indicando ausência de efeito.....	57
<b>Figura 9</b> - Efeitos das variáveis preditoras sobre a substituição de espécies (componente de replacement da diversidade beta) em diferentes estratos da comunidade arbórea. Os pontos representam as estimativas dos coeficientes padronizados (scaled) dos modelos, cujos valores variam de 0 a 1, e as barras horizontais indicam o erro padrão. As cores e formas indicam os diferentes estratos arbóreos: dossel (círculo azul), regenerantes (triângulo amarelo), sub-bosque (quadrado verde) e parcela total (losango vermelho). Todas as variáveis retidas no modelo médio estão representadas. Os símbolos preenchidos indicam efeitos estatisticamente significativos ( $p < 0,05$ ), enquanto os símbolos vazados representam efeitos não significativos. As variáveis estão agrupadas por tipo: Intensidade de uso (Ciclos, Duração) e Covariáveis ambientais (Região, PC1-solo, PC2-solo – eixos da PCA do solo, floresta no entorno e densidade de indivíduos). A variável "Região" representa a comparação entre a região úmida (Tefé) e a região menos úmida (Tapajós), sendo a região menos úmida usada como referência. A linha vertical tracejada representa o valor nulo (estimativa = 0), indicando ausência de efeito.....	59
<b>Figura 10</b> - Efeitos das variáveis preditoras sobre a diferença em riqueza de espécies (componente de richness difference da diversidade beta) em diferentes estratos da comunidade arbórea. Os pontos representam as estimativas dos coeficientes padronizados (scaled) dos modelos, cujos valores variam de 0 a 1, e as barras horizontais indicam o erro padrão. As cores e formas indicam os diferentes estratos arbóreos: dossel (círculo azul), regenerantes (triângulo amarelo), sub-bosque (quadrado verde) e parcela total (losango vermelho). Todas as variáveis retidas no modelo médio estão representadas. Os símbolos preenchidos indicam efeitos estatisticamente significativos ( $p < 0,05$ ), enquanto os símbolos vazados representam efeitos não significativos. As variáveis estão agrupadas por tipo: Intensidade de uso (Ciclos, Duração) e Covariáveis ambientais (Região, PC1-solo, PC2-solo – eixos da PCA do solo, floresta no entorno e densidade de indivíduos). A variável "Região" representa a comparação entre a região úmida (Tefé) e a região menos úmida (Tapajós), sendo a região menos úmida usada como referência. A linha vertical tracejada representa o valor nulo (estimativa = 0), indicando ausência de efeito.....	61
<b>Material Suplementar</b> .....	70
<b>Figura S11</b> - Matriz de correlação entre atributos físico-químicos do solo nas áreas amostradas. Na diagonal estão representados os histogramas da distribuição de frequência de cada variável. Acima da diagonal, os gráficos de dispersão indicam a relação bivariada entre os pares de variáveis, acompanhados por uma linha de tendência (suavização loess). Abaixo da diagonal estão os coeficientes de correlação de Pearson ( $r$ ), que quantificam a força e direção das associações lineares entre os pares de variáveis. Os atributos analisados incluem pH do solo (PH), matéria orgânica (M.O.), nitrogênio total (N), fósforo (P), potássio (K), cálcio (Ca), alumínio (Al), soma de bases (SB), ferro (Fe), capacidade de troca catiônica (CTC), teor de areia total e teor de argila.....	70

## LISTA DE TABELAS

<b>Material Suplementar</b> .....	70
<b>Tabela S1</b> - Efeitos das variáveis preditoras selecionadas sobre a diversidade alfa da comunidade arbórea (índices de Hill $q = 0, 1$ e $2$ ), estimados por modelos lineares generalizados (GLM). As análises são os componentes da diversidade: riqueza de espécies ( $q_0$ ), diversidade de Shannon ( $q_1$ ) e diversidade de Simpson ( $q_2$ ), em três estratos: riqueza total (sem diferenciar estratos) (RT), regenerantes (R), sub-bosque (S), dossel (D). Estão apresentadas as estimativas dos coeficientes (ES), valores de $p$ (P), estatística Z e erro padrão (ER) para as respectivas preditoras. (continua).....	71
<b>Tabela S2</b> - Efeitos das variáveis preditoras sobre os componentes da diversidade beta da comunidade arbórea, estimados por modelos generalizados (GLMM). Foram analisados três componentes da diversidade beta: repl (substituição de espécies), rich (diferença de riqueza) e LCBD (contribuição local para a diversidade beta), em quatro estratos: comunidade total (P.T), regenerantes (R), sub-bosque (S) e dossel (D). São apresentados os coeficientes estimados (ES), valores de $p$ (P), estatística Z (Z) e erro padrão (ER) para cada variável preditora. (continua).....	75

## SUMÁRIO

<b>1. INTRODUÇÃO GERAL.....</b>	<b>18</b>
<b>REFERENCIAL TEÓRICO.....</b>	<b>20</b>
Diversidade Alfa e Beta.....	20
Homogeneização biótica.....	23
Florestas secundárias e o uso da terra na Amazônia.....	27
<b>1. OBJETIVOS.....</b>	<b>31</b>
1. Introdução.....	32
2. Materiais e Métodos.....	36
2.1 Área de estudo.....	36
2.2 Desenho amostral.....	38
2.3 Histórico de uso da terra.....	40
2.4 Coleta de dados / taxonômica.....	41
2.5 Coleta de dados / variáveis ambientais.....	41
2.6 Análise de dados.....	42
3. Resultados.....	48
Diversidade Alfa.....	49
Diversidade alfa: riqueza total da parcela.....	49
Diversidade alfa: regenerantes.....	50
Diversidade alfa: sub-bosque.....	50
Diversidade alfa: dossel.....	51
Diversidade Beta.....	55
Contribuição dos locais para diversidade beta (LCBD).....	56
Contribuição dos locais para diversidade beta devido à substituição de espécies.....	57
Contribuição dos locais para diversidade beta devido à diferença de riqueza.....	59
4. Discussão.....	62
Conclusão.....	68

Material Suplementar.....	70
<b>CONCLUSÕES GERAIS.....</b>	<b>78</b>
<b>REFERÊNCIAS.....</b>	<b>80</b>

## 1. INTRODUÇÃO GERAL

A biodiversidade é moldada pela interação entre processos evolutivos e ecológicos, mas também, cada vez mais, por ações e processos de origem antrópica. Em ecossistemas tropicais, como a Amazônia, a elevada diversidade de espécies é resultado de condições ambientais complexas, com grande heterogeneidade espacial e longos períodos de coevolução biológica (Ricklefs, 1987; Aguirre-Gutiérrez *et al.*, 2025a). No entanto, essa diversidade é determinada também por fatores ambientais, como clima e solo, e por ações antrópicas que exercem influência crescente sobre os padrões e processos ecológicos, desde a domesticação de espécies e paisagens, até a degradação de ecossistemas nas últimas décadas (Levis *et al.*, 2017; Chase *et al.*, 2020). Neste sentido, a intensificação do uso da terra, impulsionada por mudanças socioeconômicas e expansão agropecuária, tem modificado profundamente as paisagens amazônicas, alterando a estrutura, composição e funcionalidade das florestas secundárias (Rebola *et al.*, 2021). Nesse contexto, é importante compreender como a interação entre condições ambientais e antrópicas modulam a regeneração florestal e a restauração da diversidade de espécies nas florestas secundárias amazônicas, que atualmente representam uma parcela crescente da cobertura florestal no bioma, totalizando cerca de 12 milhões de hectares em 2017 (Nunes *et al.*, 2020).

Na escala da paisagem, a ação humana atua como um filtro ecológico que altera trajetórias sucessionais e reorganiza as comunidades vegetais (Mesquita *et al.*, 2001; Norden *et al.*, 2015). A conversão da vegetação nativa, a perda e fragmentação do habitat e o uso intensivo da terra têm promovido a homogeneização biótica, caracterizada pelo aumento da similaridade entre comunidades e pela proliferação de espécies generalistas adaptadas a distúrbios (McGill *et al.*, 2015; Socolar *et al.*, 2016). Impactos antrópicos afetam diretamente a diversidade local e regional e podem comprometer a regeneração florestal, cujas trajetórias sucessionais dependem fortemente do tipo, frequência e intensidade do uso anterior da terra (Mesquita *et al.*, 2015; Jakovac *et al.*, 2015; Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2017). Apesar de reconhecidas como importantes aliadas na conservação e recuperação de biodiversidade, as florestas secundárias da Amazônia ainda são pouco compreendidas quanto à resiliência ecológica e à capacidade de recuperar a biodiversidade e processos ecossistêmicos (Jakovac *et al.*, 2021).

Em escala regional, a regeneração florestal é modulada pelas condições climáticas e edáficas, especialmente pela precipitação, temperatura e sazonalidade, que exerce influência direta sobre os caminhos sucessionais, a diversidade e a composição florística (Poorter *et al.*, 2016; Rozendaal *et al.*, 2019; Jakovac *et al.*, 2022; Aguirre-Gutiérrez *et al.*, 2025b; Chazdon *et al.*, 2025). O clima atua como um filtro ecológico fundamental na sucessão secundária, afetando a disponibilidade de recursos e selecionando diferentes estratégias funcionais ao longo do tempo (Poorter *et al.*, 2021). Em regiões mais úmidas, a maior disponibilidade de água favorece trajetórias sucessionais mais aceleradas com espécies de árvores com folhas maiores e ao longo do tempo há uma sucessão de espécies de madeira menos densa para mais densa em estágios avançados (Poorter *et al.*, 2019; Poorter *et al.*, 2021). Já em regiões mais secas ou com maior sazonalidade o déficit hídrico e as elevadas temperaturas resultam em uma taxa de regeneração mais lenta (Poorter *et al.*, 2016; Rozendaal *et al.*, 2019) com espécies adaptadas à seca e com características funcionais conservativas, como folhas pequenas e grossas, caducifólias e alta densidade de madeira (Poorter *et al.*, 2021). Nestas regiões mais secas, a sucessão começa com espécies resistentes ao estresse hídrico e progride para espécies de crescimento mais rápido à medida que as condições ambientais se tornam mais amenas (Poorter *et al.* 2019).

A disponibilidade hídrica influencia diretamente na diversidade florística e na regeneração de florestas tropicais, mas seus efeitos dentro da Amazônia ainda são pouco compreendidos. A diversidade florística em regiões secas é geralmente menor do que em regiões mais úmidas (Steege *et al.*, 2023). A recuperação da riqueza de espécies tende a aumentar com a disponibilidade hídrica, o que sugere que um número maior de espécies consegue se estabelecer sob condições mais úmidas, devido a um filtro ambiental menos restritivo (Rozendaal *et al.*, 2019). Por outro lado, a lenta recuperação da riqueza em áreas com menor disponibilidade hídrica pode ser explicada pelo menor pool regional de espécies nessas regiões, refletindo a variação na diversidade observada em florestas maduras neotropicais (Rozendaal *et al.*, 2019). Tais efeitos do clima sobre a regeneração florestal foram descritos principalmente em escalas continentais, considerando grandes variações climáticas entre biomas (Rozendaal *et al.*, 2019; Poorter *et al.*, 2016). No entanto, poucos estudos avaliaram o efeito do clima sobre a regeneração dentro de uma mesma região. Na Amazônia, a disponibilidade de água varia significativamente sendo maior na Amazônia Central e menor na Amazônia Leste e Sul (Chaudhari *et al.*, 2019), contribuindo para

determinar padrões de diversidade de espécies (Steege *et al.*, 2023), de composição funcional (Aguirre-Gutiérrez *et al.*, 2025a) e de biomassa (Malhi *et al.*, 2004; Malhi *et al.*, 2007). No entanto, poucos estudos avaliaram como o clima pode afetar a recuperação das florestas na Amazônia (Heinrich *et al.*, 2021), principalmente em termos de diversidade de espécies.

Neste trabalho, buscamos compreender como o uso da terra influencia os padrões de diversidade de árvores em florestas secundárias amazônicas, analisando a diversidade alfa e beta em dois contextos climáticos distintos. Para isso, apresento inicialmente uma revisão teórica sobre os conceitos e métricas de diversidade, com ênfase nas escalas espaciais e nos mecanismos que determinam a regeneração de comunidades arbóreas em ambientes antropizados. Em seguida, discuto as principais evidências do impacto do uso da terra, com ênfase no sistema de agricultura de corte e queima, sobre os processos de sucessão ecológica e sobre os filtros que atuam sobre as florestas em regeneração.

## **REFERENCIAL TEÓRICO**

### *Diversidade Alfa e Beta*

A biodiversidade é um conceito dinâmico e multifacetado, cuja compreensão requer análises de diferentes escalas espaciais e temporais. Em ecossistemas altamente diversos, como as florestas tropicais amazônicas, a análise da diversidade em múltiplas escalas permite revelar padrões ecológicos e inferir os processos que estruturam as comunidades biológicas. A análise da diversidade alfa é fundamental para entender os padrões ecológicos locais. Para captar a variação na composição de espécies entre diferentes locais ou comunidades, é necessário incorporar a diversidade beta. A diversidade beta não representa diretamente a diversidade total de uma região, mas sim o grau de diferenciação ou similaridade entre locais ou comunidades, sendo um componente chave para entender a organização da diversidade no espaço (Legendre e De Cáceres, 2013; Legendre, 2014). A mensuração da diversidade beta por meio de índices de dissimilaridade tem se consolidado como uma abordagem adicional para investigar padrões espaciais de diversidade e suas possíveis causas e processos ecológicos.

A diversidade alfa ( $\alpha$ ) refere-se à diversidade de espécies dentro de uma área ou comunidade, sendo uma medida fundamental para compreender a composição de espécies em escala local (Whittaker, 1972). A diversidade alfa é frequentemente medida pela riqueza de espécies e por índices de diversidade. A riqueza de espécies, ou seja, o número total de táxons presentes em uma comunidade, é uma das medidas mais fundamentais da diversidade alfa pois considera todos os táxons presentes no local e independe das suas abundâncias (Whittaker, 1972; Magurran, 2004). Dentre os índices de diversidade mais usados, e que consideram a abundância relativa das espécies, estão o índice de Shannon-Wiener ( $H'$ ) e o índice de Simpson. O índice de Shannon-Wiener ( $H'$ ) mede o grau de incerteza em determinar a identidade de uma espécie selecionada aleatoriamente, e é uma medida da diversidade e equitabilidade da comunidade. O índice de Simpson ( $D$ ) mede a probabilidade de dois indivíduos selecionados aleatoriamente pertencerem a espécies diferentes, atribuindo maior peso às espécies mais abundantes (Magurran, 2004), e portanto pode ser interpretado como a dominância de espécies. Para integrar as métricas sob uma abordagem comum, foram propostos os Números da série de Hill (Hill, 1972), que permitem convertê-las em unidades comparáveis de "número equivalente de espécies". Nessa abordagem,  $q_0$  representa a riqueza de espécies e dá o mesmo peso às espécies abundantes ou raras, de forma que as espécies raras são enfatizadas em comparação com suas abundâncias relativas,  $q_1$  corresponde ao exponencial do índice de Shannon e reflete o número de espécies típicas, fazendo um balanço em termos de abundância relativa em que nem as espécies raras, nem as dominantes são enfatizadas, e  $q_2$  equivale ao inverso do índice de Simpson, dando ênfase às espécies mais abundantes ou dominantes (Jost *et al.*, 2010; Chao *et al.*, 2014).

Para uma compreensão mais abrangente dos padrões e processos de biodiversidade, é necessária a incorporação de outras abordagens sobre diversidade. A diversidade beta ( $\beta$ ) se refere à variação na composição de espécies entre diferentes locais ou comunidades (Whittaker, 1972; Magurran, 2004). É uma medida de diferenciação da diversidade biológica e um componente chave para entender como a diversidade é organizada no espaço e no tempo (Legendre; Gauthier, 2014). A diversidade beta pode ser quantificada através de vários índices de dissimilaridade, que indicam o quão diferentes entre si são as comunidades de diferentes locais (Magurran, 2004). Dentre os mais utilizados estão os índices de Jaccard e Sorensen que

levam em consideração apenas a presença e ausência das espécies, e o índice de Bray-Curtis que considera a abundância relativa das espécies em cada comunidade. (Magurran, 2004).

Um aspecto importante da diversidade beta baseada em dissimilaridades é que ela é influenciada tanto pela diferença de riqueza de espécies entre comunidades quanto pela diferença em composição de espécies. Por isso, para compreender melhor os processos subjacentes, a diversidade beta pode ser decomposta em componentes de diferença de riqueza (*richness difference*) e de troca de espécies (*replacement*) (Legendre e De Cáceres, 2013; Legendre, 2014). A troca de espécies ocorre quando espécies presentes em um local não estão presentes em outro local, ou seja são substituídas por espécies diferentes em outro local. Uma elevada importância do componente de troca de espécies para a diversidade beta, pode sugerir que estratégias de conservação da biodiversidade devem visar múltiplos locais. Já a diferença de riqueza está relacionada à diferença do número de espécies presentes em cada comunidade, que pode advir da perda ou ganho aleatório de espécies, ou de um processo de aninhamento (*nestedness*), quando as comunidades de locais menos diversos são subconjuntos das comunidades de locais mais ricos. Uma elevada importância da substituição de espécies para a diversidade beta que pode indicar, por exemplo, que estratégias de conservação devem priorizar os locais mais ricos em espécies (Legendre, 2014).

Além de ser avaliada diretamente por meio de índices de dissimilaridade, a diversidade beta pode ser medida em relação à quão única ou singular é a composição de espécies de cada comunidade em relação à média do conjunto de amostras (Legendre; De Cáceres, 2013). Para isso, é possível calcular, para cada amostra, a Contribuições Locais para a Diversidade Beta (do inglês Local Contribution to Beta Diversity - LCBD) (Legendre; De Cáceres, 2013). Uma das principais vantagens de estimar a diversidade beta a partir da variância total é a possibilidade de particionar essa variação de diferentes maneiras. Essa abordagem permite quantificar a contribuição individual de cada local ou de cada espécie para a diversidade beta, o que possibilita responder a diferentes questões ecológicas (Legendre; De Cáceres, 2013). Altos valores de LCBD podem indicar locais ecologicamente únicos, bons alvos para conservação, ou locais muito degradados, sendo bons alvos para ações de restauração ecológica (Legendre, 2014).

### *Homogeneização biótica*

Os impactos antrópicos afetam a biodiversidade, alterando a estrutura e a composição de espécies das comunidades regenerantes, em diferentes escalas. Mudanças no uso da terra que incluem fragmentação florestal, perda de habitat, perda de cobertura florestal, introdução de espécies exóticas, uso do fogo e práticas de manejo da terra são alguns dos vetores que promovem a reorganização da diversidade biológica, afetando a riqueza, composição e distribuição das espécies de árvores (Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2015; Mesquita *et al.*, 2015; Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2023). Em resposta a essas pressões, diferentes comunidades podem seguir trajetórias distintas, resultando em processos de homogeneização ou de heterogeneização biótica (Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2013). A homogeneização biótica ocorre quando comunidades tornam-se mais semelhantes entre si, diminuindo a diversidade beta, enquanto a heterogeneização é quando as comunidades ficam mais distintas entre si e portanto com maior diversidade beta (Daru *et al.*, 2021). A homogeneização pode ocorrer quando os distúrbios geram uma resposta semelhante entre comunidades, por exemplo favorecendo um mesmo conjunto de espécies, enquanto a heterogeneização pode emergir quando as comunidades têm respostas ecológicas distintas aos distúrbios locais (Norden *et al.*, 2015; Socolar *et al.*, 2016). Estas transformações podem ser observadas em diferentes facetas da biodiversidade, como a taxonômica, funcional e filogenética, respectivamente associadas a mudanças no número e identidade das espécies, na diversidade de funções ecológicas e na história evolutiva representada nas comunidades (Magurran, 2004; Tucker *et al.*, 2017). Analisar como esses processos de homogeneização e heterogeneização ocorrem em resposta a efeitos antrópicos em diferentes contextos climáticos, é fundamental para compreender as respostas ecológicas das florestas em regeneração às ações antrópicas. Tal conhecimento é essencial para desenharmos ações de conservação e restauração ecológica da biodiversidade mais efetivas.

Uma das principais características do Antropoceno é a crise da biodiversidade observada em diferentes processos e escalas (McGill *et al.*, 2015). O aumento da taxa de extinção em relação à taxa de especiação explica o decaimento da biodiversidade em escala global (McGill *et al.*, 2015). Um dos processos que explica a queda na diversidade global é a homogeneização biótica, em que cada vez mais, diferentes locais estão se assemelhando entre

si em termos de composição de espécies, levando à redução da biodiversidade regional (McGill *et al.*, 2015; Socolar *et al.*, 2016). A homogeneização biótica é uma preocupação central na conservação da biodiversidade, pois as paisagens modificadas pelos humanos tendem a favorecer um subconjunto específico de espécies, levando à perda de espécies especialistas, endêmicas e raras, enquanto promovem a proliferação de espécies tolerantes a distúrbios, generalistas e espécies não nativas e/ou invasoras (Chase *et al.*, 2020; Maureza *et al.*, 2024; Pinho *et al.*, 2025). A perda e fragmentação de habitat são as principais impulsionadoras desse processo de homogeneização em escala global (McGill *et al.*, 2015).

Em muitos contextos de florestas tropicais, observa-se que a biodiversidade segue uma dinâmica temporal marcada por uma fase inicial de heterogeneização local transitória, seguida por um processo de homogeneização biótica (Socolar *et al.*, 2016). A heterogeneização inicial pode ocorrer logo após perturbações, quando diferentes locais respondem de forma diferenciada a fatores como a criação de bordas de habitat, o isolamento geográfico que limita o fluxo de sementes e organismos, ou ainda à atuação de distintos regimes de distúrbio entre os fragmentos (Maureza *et al.*, 2024; Wuerges *et al.*, 2024). Nesses casos, observa-se um aumento temporário da diversidade beta, refletindo uma reorganização comunitária, com composição diferenciada entre os locais. Contudo, com o avanço do tempo e/ou com o aumento da intensidade e da escala dos distúrbios, essa diferenciação tende a reduzir, resultando à homogeneização biótica (Socolar *et al.*, 2016). À medida que as paisagens antropizadas e modificadas atuam como filtros ecológicos, há uma substituição de espécies especialistas, endêmicas e raras (espécies perdedoras) por espécies generalistas, tolerantes a distúrbios e/ou exóticas invasoras (espécies vencedoras) (McGill *et al.*, 2015; Maurenza *et al.*, 2024). Como resultado, diferentes comunidades tornam-se progressivamente mais similares entre si, reduzindo a diversidade beta em larga escala (Socolar *et al.*, 2016). Essa transição da heterogeneização para a homogeneização evidencia que a homogeneização biótica não é necessariamente um evento imediato, mas sim o resultado de transformações sucessivas ao longo do tempo. Dessa forma, o monitoramento contínuo da diversidade beta em diferentes escalas espaciais e temporais é essencial para detectar trajetórias ecológicas e subsidiar estratégias de conservação eficazes, que considerem o estado atual das comunidades e também a sua dinâmica temporal.

Em resposta à processos de degradação e alteração antrópica de paisagens, foram observadas a perda de espécies raras e tolerantes à sombra e o aumento da dominância de espécies adaptadas a distúrbios (Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2013). Dentro desse processo, foram propostos os conceitos de espécies vencedoras (“winners”) e perdedoras (“losers”) do processo de degradação, ajudando a explicar as mudanças na composição das comunidades diante das perturbações antrópicas (Tabarelli *et al.*, 2012; McGill *et al.*, 2015). As espécies perdedoras do processo de degradação são geralmente especialistas, endêmicas ou raras, sensíveis à perda de habitat e às alterações ambientais, sendo frequentemente eliminadas de ambientes degradados (McGill *et al.*, 2015; Pinho *et al.*, 2025). Em contraste, as espécies vencedoras são aquelas que aumentam em abundância e distribuição em resposta à degradação, sendo tipicamente generalistas, tolerantes a distúrbios ou invasoras, que se beneficiam das novas condições (McGill *et al.*, 2015). Assim, a homogeneização biótica é marcada não apenas pela perda de diversidade, mas também pela substituição sistemática de espécies perdedoras por vencedoras em ecossistemas modificados (McGill *et al.*, 2015).

A biodiversidade é considerada como um conceito multifacetado, dependente não só da variação taxonômica, mas também funcional e filogenética. A homogeneização biótica é frequentemente associada a uma redução nas diferentes facetas da diversidade: taxonômica, funcional e filogenética. A diversidade taxonômica refere-se a diferentes táxons que compõem as comunidades bióticas nos ambientes (Magurran, 2004; Tucker *et al.*, 2017). Embora neste trabalho iremos considerar apenas a diversidade taxonômica, as demais facetas também estão relacionadas com o processo de homogeneização. A diversidade taxonômica é definida pela diferenciação morfológica das formas de vida e contribui para o dimensionamento de riqueza de espécies na composição e distribuição destas no ambiente. Estudos mostram que a homogeneização taxonômica implica, no processo de sucessão, na colonização preferencial pelas mesmas espécies dos ambientes mais degradados (Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2017). A diversidade funcional contempla a variedade e o alcance dos atributos das espécies que afetam o funcionamento do ecossistema (Aguirre-Gutiérrez *et al.*, 2025a). A diferenciação pelos atributos funcionais das espécies, contribui o dimensionamento da riqueza funcional e a relação destas com o ambiente. A perda de diversidade funcional, resultado da homogeneização, pode reduzir a resiliência dos ecossistemas aos distúrbios e impactar negativamente os serviços ecossistêmicos (Cardinale,

2012; Steege *et al.*, 2025). Já a diversidade filogenética incorpora a história evolutiva das espécies nos ambientes. A homogeneização desta pode ser expressa como uma redução na diversidade filogenética, indicando que linhagens evolutivas distintas estão sendo perdidas (Chao *et al.*, 2014). A homogeneização, portanto, ameaça a conservação da biodiversidade e contribui para redução da resiliência do ecossistema à distúrbios e implica numa diminuição de provisão de serviços ecossistêmicos (McGill *et al.*, 2015).

Para mensurar o processo de homogeneização é necessário considerar as diferentes escalas espaciais. Em escala local, como dentro de uma mesma paisagem, a homogeneização tende a ocorrer de forma mais evidente, uma vez que os locais ou fragmentos compartilham um mesmo pool regional de espécies e estão sujeitos a filtros ecológicos semelhantes (Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2013). Nesse contexto, o uso intensivo da terra e a fragmentação promovem a perda de espécies especialistas e favorecem a proliferação de espécies generalistas adaptadas a distúrbios, resultando em comunidades mais similares entre si (Olden; Rooney, 2006). Em contrapartida, em escalas regionais mais amplas, o surgimento de padrões de homogeneização exige que os impactos antrópicos se sobreponham aos filtros ambientais, como gradientes de clima e solo, e a restrições impostas por processos evolutivos e biogeográficos, como a limitação à dispersão e a história evolutiva das espécies (Socolar *et al.*, 2016; Chase *et al.*, 2020). O aumento da homogeneidade biótica ocasiona uma redução da diversidade regional e esta pode reduzir o tamanho do conjunto regional de espécies, limitando a diversidade disponível para dispersão. Na escala regional, a homogeneização se manifesta quando há alterações ambientais generalizadas, como defaunação, degradação da cobertura florestal e disseminação de espécies generalistas, capazes de reduzir ou anular os mecanismos naturais de diferenciação entre comunidades (Olden; Rooney, 2006). Assim, a escala espacial é determinante para mensurar e interpretar os processos de homogeneização, exigindo análises em diferentes escalas para compreender os efeitos das pressões antrópicas sobre a biodiversidade (Socolar *et al.*, 2016).

### *Florestas secundárias e o uso da terra na Amazônia*

A história de uso da terra na Amazônia constitui um fator chave na compreensão das trajetórias sucessionais e da diversidade de espécies em florestas secundárias (Rebola *et al.*, 2021; Giles *et al.*, 2024). Em paisagens modificadas pelo homem, florestas secundárias vêm

se tornando predominantes e atuam como potenciais reservatórios de biodiversidade e serviços ecossistêmicos (Junqueira *et al.*, 2010; Nunes *et al.*, 2022). Estas florestas secundárias surgem após o desmatamento da floresta madura, seguido normalmente pelo uso da terra por diferentes tipos de atividades agropecuárias e então seguido pelo abandono do uso da terra. O papel ecológico das florestas secundárias, portanto, depende fortemente do tipo, intensidade e frequência do uso prévio da terra (Jakovac *et al.*, 2021). Em áreas com distúrbios severos e sucessivos, como incêndios frequentes, desmatamento repetido, uso prolongado para pastagens ou agricultura convencional e uso intensivo em agricultura de corte e queima, pode promover uma regeneração mais lenta e resultar em comunidades florísticas empobrecidas (Mesquita *et al.*, 2015; Jakovac *et al.*, 2016a; Giles *et al.*, 2024). A diversidade observada nas florestas secundárias atuais, portanto, está intrinsecamente ligada não apenas às condições ecológicas locais, mas também ao legado do uso histórico da terra (Maracahipes-Santos *et al.*, 2020)

As florestas secundárias na Amazônia emergem como resultado dos ciclos de desmatamento e abandono de áreas previamente convertidas para uso agropecuário, refletindo dinâmicas complexas de uso e ocupação da terra na fronteira agrícola e nas áreas tradicionalmente utilizadas pelas populações indígenas e ribeirinhas. Nas fronteiras agrícolas modernas, a conversão inicial da floresta madura é impulsionada pela demanda por terras em resposta aos incentivos para a expansão agropecuária. Esta expansão é influenciada por fatores de mercado, como os preços de commodities e custos de produção (Walker *et al.*, 1996). Historicamente, políticas governamentais favoreceram a expansão da pecuária em larga escala, consolidando essa atividade como a principal força motriz do desmatamento na Amazônia (Walker *et al.*, 1996; Gardner *et al.*, 2013). Entretanto, o avanço da fronteira agrícola também está associado à atuação de grilagem, à migração de pequenos produtores e à crescente concentração fundiária, onde áreas desmatadas por agricultores familiares são frequentemente vendidas a grandes fazendeiros (Walker *et al.*, 1996). Em contraste, nas áreas de uso histórico agrícola pelas comunidades indígenas e ribeirinhas, o uso da terra predominante é a agricultura itinerante que se baseia na rotação de áreas agrícolas de pequena extensão (1-2 ha) quando comparada às fronteiras agrícolas modernas, forma extensos mosaicos de roças e florestas secundárias em diferentes estágios sucessionais. Estas áreas são convertidas de florestas para roças e posteriormente abandonadas por um tempo que varia de 5 a 20 anos ou mais (chamado pousio), permitindo a regeneração da vegetação secundária.

Assim, nos diferentes contextos, a regeneração florestal pode ocorrer de forma espontânea ou estratégica, seja para restaurar a fertilidade da terra por meio da rotação agrícola na agricultura itinerante, ou como resposta a mudanças socioeconômicas, como a queda da rentabilidade, escassez de mão de obra ou acesso limitado (Nunes *et al.*, 2020).

A diferenciação entre os tipos de uso da terra é crucial para compreender os impactos sobre a capacidade de regeneração das florestas secundárias amazônicas. Sistemas tradicionais de agricultura de corte e queima, principalmente aqueles praticados por povos indígenas e ribeirinhos em baixa densidade populacional, tendem a manter um maior equilíbrio ecológico e são associados a uma recuperação mais rápida da vegetação e da fertilidade da terra, do que em pastagens e monocultura (Rebola *et al.*, 2021). Por outro lado, práticas intensivas, como a pecuária extensiva ou o cultivo mecanizado da soja, causam degradação física e química da terra com compactação, esgotamento de nutrientes e aumento da suscetibilidade à erosão (Mesquita *et al.*, 2015; Jakovac *et al.*, 2021). Já áreas submetidas à agricultura tradicional acumulam biomassa três vezes mais rapidamente do que aquelas degradadas por usos intensivos, como pastagens (Jakovac *et al.*, 2021), ressaltando o papel decisivo da intensidade e do tipo de uso anterior da terra na trajetória sucessional das florestas.

A agricultura de corte e queima, ou agricultura itinerante, é um sistema tradicional amplamente praticado na Amazônia, sustentando as práticas alimentares e culturais de comunidades rurais, ribeirinhas e indígenas por meio da rotação de culturas intercaladas com períodos de pousio (Van Vliet *et al.*, 2013). A agricultura de corte e queima na Amazônia é um sistema dinâmico no espaço e no tempo, onde as áreas florestadas são derrubadas e queimadas para o cultivo de plantas (como a mandioca, em roças de 1 a 3 hectares, muitas vezes em solos pobres de terra firme), e depois são deixadas em pousio (momento em que a floresta secundária cresce), enquanto novas roças são abertas (Jakovac *et al.*, 2015; Mesquita *et al.*, 2015; Jakovac *et al.*, 2016a). Esse manejo gera paisagens altamente heterogêneas, compostas por uma matriz de áreas agrícolas, florestas secundárias em diferentes estágios sucessionais, sistemas agroflorestais e florestas maduras (Reis *et al.*, 2015). Embora esse sistema contribua para a segurança alimentar, a conservação da agrobiodiversidade e a manutenção de saberes ecológicos locais, sua sustentabilidade depende de uma baixa

intensidade e frequência do uso da terra (Jakovac *et al.*, 2015). A intensificação desse sistema, caracterizada pela redução dos períodos de pousio e aumento da frequência de corte e queima, impulsionada por pressões socioeconômicas e demográficas, compromete a regeneração natural da vegetação, altera caminhos sucessionais e pode levar à degradação progressiva dos ecossistemas (Jakovac *et al.*, 2016b). Por isso, mesmo em sistemas tradicionais de uso e manejo, a intensidade e tipo das práticas agrícolas constituem fatores determinantes da resiliência florestal e do sistema como um todo, influenciando a regeneração da vegetação, capacidade de produção de alimentos e a conservação da biodiversidade.

A história do uso da terra exerce influência determinante sobre as trajetórias sucessionais em paisagens amazônicas modificadas, afetando diretamente a velocidade de regeneração, a estrutura da vegetação e a composição florística das florestas secundárias (Uhl *et al.*, 1987; Walker, 1987; Mesquita *et al.*, 2001). Embora fatores climáticos e edáficos expliquem variações mais amplas entre regiões (Moran *et al.*, 2000; Poorter *et al.*, 2016), são as características do uso da terra como a intensidade, frequência, extensão e práticas de manejo, que moldam, em escala local e regional, a recuperação da floresta (Turner, 2010; Chazdon, 2014). Em nível local, o manejo da terra interfere nos legados biológicos, como o banco de sementes, raízes e rebrota de tocos, além de alterar propriedades da terra e interações bióticas fundamentais para a regeneração (Jakovac *et al.*, 2015; Jakovac *et al.*, 2016a; Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2017). Já em escala regional, a modificação do mosaico da paisagem afeta o fluxo de sementes, a conectividade entre fragmentos florestais e os gradientes ambientais, condicionando o potencial de colonização de áreas em processo de sucessão secundária por novas espécies (Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2013; Jakovac *et al.*, 2016a; Barlow *et al.*, 2007). Assim, o uso da terra que antecede a regeneração florestal direciona a sucessão ecológica por meio de múltiplos mecanismos operando em diferentes escalas.

Os efeitos do uso da terra sobre a regeneração florestal são mediados por impactos sobre a disponibilidade de espécies, condições da terra e interações bióticas. A disponibilidade de espécies é afetada pela transformação da paisagem através da fragmentação florestal, redução da cobertura de floresta nativa e predominância de florestas secundárias jovens, que limita a dispersão de sementes para pastagens e áreas agrícolas abandonadas (Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2017). Além disso, práticas de manejo intensivo,

como arado e corte raso, e uso do fogo, reduzem o estoque de propágulos no solo ao eliminar sementes e tocos e raízes com potencial de rebrota (Jakovac *et al.*, 2015). Em relação às condições da terra, a intensidade do uso anterior modula a fertilidade da terra: áreas submetidas a usos menos intensivos mantêm maior disponibilidade de nutrientes (Jakovac *et al.*, 2021), enquanto o cultivo intensivo e a pecuária resultam em redução de nutrientes como nitrogênio fósforo e matéria orgânica, comprometendo o crescimento vegetal (Davidson *et al.*, 2004; Silva Júnior *et al.*, 2012). Simultaneamente, interações bióticas como a competição com gramíneas e lianas, ou a facilitação promovida por árvores remanescentes e cobertura vegetal residual, desempenham papéis decisivos na germinação e estabelecimento de espécies arbóreas (Jakovac *et al.*, 2021). Esses mecanismos, frequentemente mediados por eventos como queimadas ou mudanças sazonais, reforçam que a trajetória sucessionais das florestas secundárias depende não apenas da presença de propágulos ou da qualidade da terra, mas também da complexa rede de interações ecológicas moldadas pelo histórico de uso da terra.

Assim, os estudos mostram que as trajetórias sucessionais das florestas secundárias na Amazônia variam conforme o tipo e a intensidade do uso anterior da terra, resultando em comunidades divergentes (Chazdon, 2014; Neto *et al.*, 2019). Estudos mostram que florestas submetidas ao corte raso, especialmente aquelas próximas a fontes de sementes, podem recuperar grande parte das propriedades funcionais da floresta original em aproximadamente 30 anos, demonstrando maior resiliência ecológica (Mesquita *et al.*, 2015; Neto *et al.*, 2019). Em contraste, pastagens manejadas com fogo frequentemente exibem sucessão ecológica estagnada (travada), com baixa recuperação e limitação à colonização de espécies florestais, mesmo em contextos de alta disponibilidade de sementes (Mesquita *et al.*, 2015; Neto *et al.*, 2019). Nesses locais, espécies pioneiras com rebrotamento, como as do gênero *Vismia*, tendem a dominar na sucessão, criando um sub-bosque denso e sombreado que restringe o estabelecimento de outras espécies (Norden *et al.*, 2011; Mesquita *et al.*, 2015). A intensificação do cultivo itinerante também compromete a sucessão, pois o aumento da frequência de corte e queima, mesmo que moderado, reduz o tempo de pousio e exaure a resiliência do sistema, fazendo com que as áreas assumam características estruturais e funcionais similares às de pastagens degradadas (Jakovac *et al.*, 2015). Assim, o uso anterior da terra, ao moldar o conjunto de condições iniciais e os filtros ecológicos atuantes, define a velocidade da recuperação, a direção da sucessão e pode conduzir a estados estáveis

empobrecidos em diversidade e com recuperação da diversidade limitada. Reconhecer as distinções entre os sistemas agrícolas é essencial para orientar estratégias de restauração ecológica e políticas públicas voltadas à conservação e ao uso sustentável da terra na Amazônia.

## **1. OBJETIVOS**

### **Objetivo geral**

Compreender como o histórico de uso da terra afeta a capacidade das florestas em regeneração em conservar e restaurar a biodiversidade.

### **Objetivos específicos**

1. Estimar a diversidade taxonômica das florestas regenerantes em duas regiões climáticas da Amazônia;
2. Avaliar o efeito do uso da terra e das condições ambientais sobre a diversidade taxonômica das florestas regenerantes;
3. Avaliar a diversidade alfa e beta das florestas regenerantes dentro de cada região climática e entre regiões;
4. Avaliar se o uso da terra afeta diferentemente a regeneração nas regiões menos úmidas e úmidas;

## 1. Introdução

A floresta tropical amazônica abriga a maior biodiversidade terrestre do mundo (Mittermeier *et al.*, 2002) e 84% da extensão das florestas brasileiras (Mapbiomas, 2025). Apesar da diversidade e extensão, a floresta amazônica atualmente está ameaçada por diferentes pressões antrópicas. Florestas secundárias, que regeneram após o desmatamento e abandono, cobrem atualmente 12 milhões de hectares (Nunes *et al.*, 2020) e representam uma potencial contribuição para a restauração da diversidade em paisagens transformadas (Chazdon *et al.*, 2014). Queimadas frequentes, diferentes tipos e intensidades de uso da terra, no entanto, impõe filtros ecológicos que afetam a velocidade e qualidade da regeneração florestal (Cardinale *et al.*, 2012; Mesquita *et al.*, 2015; Chase *et al.*, 2020, Heinrich *et al.*, 2021; Giles *et al.*, 2024). No entanto, ainda não se sabe como e se tais filtros antrópicos interagem com as condições ambientais e se podem levar à homogeneização biótica das florestas secundárias dentro e entre regiões da Amazônia. O processo de homogeneização biótica poderia resultar em florestas secundárias com baixa capacidade de restauração da biodiversidade. Diante disso, a compreensão das consequências do histórico de uso da terra sobre os processos que permeiam a regeneração de florestas secundárias e sua diversidade de espécies em diferentes condições climáticas precisam ser melhor entendidos para possibilitar ações efetivas de restauração ecológica e conservação da biodiversidade.

Os ecossistemas amazônicos estiveram e estão historicamente sob influência de diferentes usos antrópicos e alguns desses usos alteram as trajetórias sucessionais das florestas secundárias. Assim, o estado ecológico e a capacidade de recuperação total das florestas secundárias depende das práticas de manejo aplicadas antes do abandono e do contexto de paisagem onde ocorre (Jakovac *et al.*, 2021). Em contextos de agricultura de corte queima, sistema de rotação de culturas agrícolas e florestas secundárias comum na Amazônia, a intensificação representada pela diminuição do tempo de pousio e aumento da frequência de eventos de corte e queima, leva a uma simplificação da regeneração florestal e diminuição das taxas de regeneração e de substituição de espécies ao longo do tempo (Jakovac *et al.*, 2021). Os efeitos do histórico de uso da terra, entretanto, podem variar conforme o tipo florestal, o contexto climático e edáfico (Moran *et al.*, 2000; Poorter *et al.*, 2016; Steege, *et al.*, 2023; Luize *et al.*, 2024). Em florestas com maior estresse hídrico são favorecidas espécies com

madeira densa e alta capacidade de rebrota, tornando-as mais resilientes ao corte e queima (Jakovac *et al.*, 2016a; Poorter *et al.*, 2021), mesmo que essa relação entre as características não sejam associadas e estabelecidas. Já em florestas úmidas, a sucessão tende a ser mais rápida e diversa, devido à maior disponibilidade de recursos como água e luz (Poorter *et al.*, 2021). Portanto, o efeito do uso da terra sobre a sucessão ecológica dependerá da interação com as condições ambientais e a composição de espécies locais.

Uma das formas pela qual o impacto antrópico resulta na diminuição da diversidade de espécies durante a sucessão ecológica é por meio da alteração e restrição dos filtros ecológicos (Neto *et al.*, 2019). Filtros ecológicos são mecanismos que excluem espécies e envolvem fatores abióticos e bióticos que levam à redução da variabilidade em comunidades (Gleason, 1926; Keddy, 1992), incluindo fatores climáticos e físicos, como a estrutura do habitat, bem como interações e recursos disponíveis. Tais fatores selecionam as espécies adaptadas às condições locais e por isso limitam as estratégias de vida capazes de colonizar os ambientes (Ricklefs, 1987; Chase *et al.*, 2020). Filtros abióticos importantes para a sucessão secundária incluem luminosidade e condições da terra, como exposição plena à luz, disponibilidade de água e nutrientes (Breugel *et al.*, 2018; Poorter *et al.*, 2021). A perturbação antrópica, como aquela associada às práticas de corte e queima recorrente e uso intensivo da terra, também funciona como um filtro selecionando espécies, pois altera a qualidade da terra, reduzindo a fertilidade e água disponível e aumentando a lixiviação e erosão, diminuindo a quantidade e diversidade de sementes e propágulos no solo (Mesquita *et al.*, 2015, Jakovac *et al.*, 2021). Adicionalmente, a fragmentação florestal e diminuição da cobertura florestal na paisagem podem ainda limitar a dispersão de sementes reduzindo a capacidade de colonização de espécies em florestas secundárias (Jakovac *et al.*, 2015, Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2017; Breugel *et al.*, 2018). Desta forma, em ambientes perturbados há uma ampliação dos efeitos de filtragem ecológica, reduzindo o conjunto de espécies capaz de colonizar e se estabelecer (Mesquita *et al.*, 2015; Jakovac *et al.*, 2016a) e potencialmente reduzindo a biodiversidade e simplificando as comunidades bióticas em processo de sucessão secundária (Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2017).

As práticas de corte e queima atuam como filtros abióticos ao modificar as condições edáficas e microclimáticas das áreas em regeneração. A queima da vegetação resulta na

combustão da serapilheira e da biomassa superficial, promovendo a perda de matéria orgânica e a liberação imediata de nutrientes como potássio (K), fósforo (P), cálcio (Ca) e magnésio (Mg), que, embora temporariamente disponíveis, são rapidamente lixiviados pelas chuvas, especialmente em solos tropicais altamente intemperizados (Ferreira *et al.*, 2001; Quesada *et al.*, 2010; Jakovac *et al.*, 2015; Bieluczyk *et al.*, 2025; Silva Junior *et al.*, 2012). Além disso, a queima causa a volatilização de elementos essenciais como nitrogênio (N) e enxofre (S), empobrecendo o solo a médio e longo prazo (Davidson *et al.*, 2004). A perda da cobertura vegetal também expõe o solo à erosão hídrica e eólica, resultando em solos mais ácidos, com baixa fertilidade e estrutura degradada (Jakovac *et al.*, 2015), dificultando o recrutamento e a sobrevivência de determinadas espécies (Jakovac *et al.*, 2015; Neto *et al.*, 2019). A eliminação da cobertura florestal também aumenta a incidência de radiação solar direta, elevando a temperatura e reduzindo a umidade do solo (Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2017), além de intensificar o vento e criar efeitos de borda em fragmentos florestais (Neto *et al.*, 2019). Tais alterações abióticas, resultantes das transformações de uso da terra, limitam o conjunto de espécies aptas a colonizar as áreas, potencialmente favorecendo espécies pioneiras tolerantes ao estresse e restringindo o avanço da sucessão ecológica.

As práticas de corte e queima atuam também como filtros ecológicos bióticos ao afetarem diretamente os processos de dispersão de sementes e a seleção de espécies regenerantes. A redução da cobertura florestal e a fragmentação da paisagem limitam a chegada de sementes, principalmente de espécies de estágios sucessionais avançados, cuja dispersão depende de animais de médio e grande porte, frequentemente ausentes em áreas degradadas (Lawrence, 2004). A defaunação, intensificada pela perda de habitat, compromete a dispersão de sementes grandes, fundamentais à regeneração de espécies tardias (Holl *et al.*, 2000; Bobrowiec & Gribel, 2010). Além disso, o uso contínuo da terra, com práticas como capina e aração, reduz a viabilidade do banco de sementes e rebrotos da vegetação original, afetando negativamente especialmente espécies com sementes grandes e recalcitrantes (Cubiña e Aide, 2001; Pinho *et al.*, 2025). Em contraste, essas condições favorecem espécies com alta capacidade de rebrota e aquelas com sementes pequenas e de rápida germinação (Jakovac *et al.*, 2015; Pinho *et al.*, 2025), promovendo a dominância de espécies pioneiras e generalistas e potencialmente contribuindo para a simplificação da vegetação em regeneração.

Em conjunto, os filtros ecológicos impostos pelo uso da terra podem levar a um processo de homogeneização biótica. Áreas submetidas a usos mais intensos e prolongados tendem a apresentar menor diversidade de espécies regenerantes e potencialmente maior risco de homogeneização biótica (Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2017). A homogeneização biótica ou simplificação ocorre quando diferentes comunidades tornam-se mais semelhantes entre si, resultando na perda de biodiversidade regional (McGill *et al.*, 2015; Socolar *et al.*, 2016). A homogeneização biótica, no entanto, pode ocorrer em diferentes escalas espaciais. Na escala local, a homogeneização pode estar associada à perda de diversidade alfa, ou seja, diminuição da riqueza e abundância de espécies. A homogeneização local pode ser percebida também pelo aumento da dominância de uma ou poucas espécies, especialmente em sistemas de alta dominância como florestas secundárias (Mesquita *et al.*, 2001). Na escala regional, a homogeneização pode ser avaliada através da diminuição da diversidade beta (Daru *et al.*, 2021). A diversidade beta refere-se à mudança na composição da comunidade no espaço ou no tempo e pode ser avaliada pela similaridade florística entre comunidades, ou seja, entre locais (Whittaker, 1972; Magurran, 2004; Socolar *et al.*, 2016). Com isso, a homogeneização pode acontecer em diferentes escalas, tanto dentro de uma região climática quanto entre regiões climáticas em que são encontradas histórias evolutivas distintas, dependendo dos filtros ecológicos impostos e da resposta do conjunto de espécies a eles.

O particionamento da diversidade beta em componentes de substituição ou diferença de riqueza amplia a compreensão sobre os mecanismos de diferenciação da diversidade entre as comunidades (Legendre e De Cáceres, 2013; Legendre, 2014). Além das métricas baseadas em similaridade, podemos compreender os mecanismos que atuam na variação da diversidade beta por meio da decomposição da variância total na composição das comunidades. Destacam-se a Contribuição Local para a Diversidade Beta (LCBD), que indicam o grau de singularidade ecológica de cada local (Legendre e De Cáceres, 2013). Essas métricas têm sido amplamente utilizadas em estudos com diferentes grupos taxonômicos e são ferramentas para identificar áreas ecologicamente únicas ou degradadas, fornecendo subsídios relevantes para ações de conservação e restauração (Legendre, 2014). No entanto, ainda são escassos os estudos que integram diferentes escalas espaciais e os componentes de diversidade (como LCBD, particionamento da diversidade beta e métricas de similaridade) para investigar se e como os históricos de uso da terra têm promovido a homogeneização biótica em florestas amazônicas em regeneração.

Assim, esperamos que um mesmo tipo de uso da terra aplicado em diferentes regiões climáticas da Amazônia possa levar à homogeneização das florestas secundárias dentro e entre regiões. Serão consideradas duas regiões climáticas dentro da Amazônia, com menor e maior precipitação anual e sazonalidade, nomeadas aqui como regiões úmidas e menos úmidas. Desta forma, pretendemos responder à questão: o histórico de uso da terra está levando à homogeneização das florestas regenerantes da Amazônia? Como possíveis respostas, formulamos as seguintes três hipóteses: 1) O aumento da intensidade de uso da terra leva à diminuição da diversidade alfa das florestas secundárias em ambas regiões climáticas, devido à imposição de filtros ecológicos que restringem a colonização de espécies. 2) A diminuição da diversidade será mais acentuada na região úmida do que na menos úmida, pois nesta, a regeneração é menos afetada pelo histórico de uso da terra. Isso ocorre devido à presença de espécies adaptadas a perturbações como seca e fogo, o que resulta em menor perda de diversidade taxonômica. 3) Está havendo homogeneização das florestas secundárias dentro e entre as duas regiões climáticas. Esperamos que a homogeneização entre regiões aconteça devido ao favorecimento de determinadas espécies de ampla distribuição na Amazônia que sobrevivem às práticas de corte e queima, a qual é comum às duas regiões. Ao testar estas hipóteses, o presente estudo contribui para o entendimento sobre os processos de recuperação da diversidade em florestas secundárias e sobre o seu papel na conservação e restauração da biodiversidade no bioma.

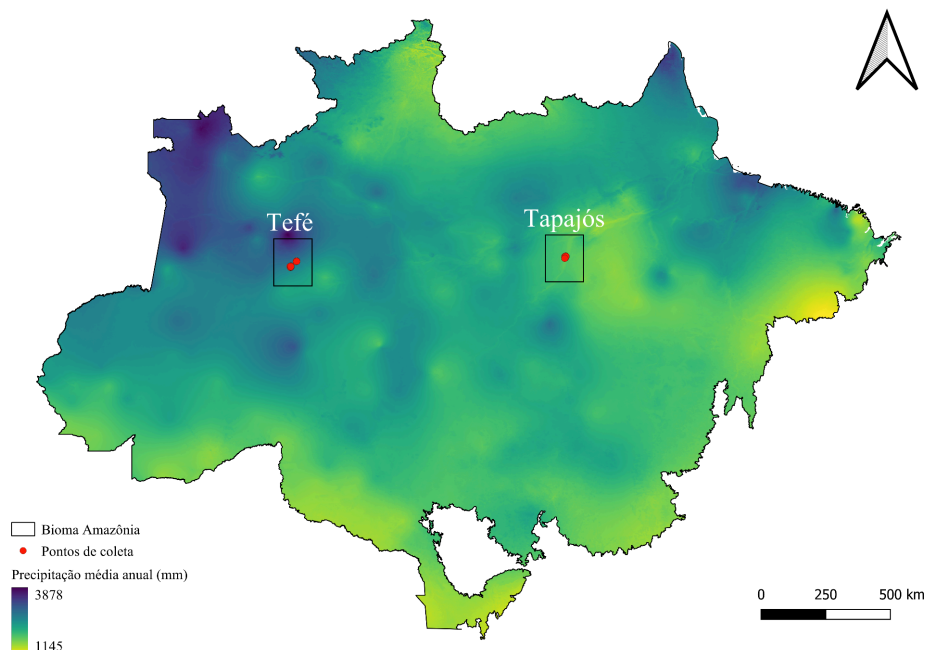
## **2. Materiais e Métodos**

### *2.1 Área de estudo*

O estudo foi realizado em duas regiões do bioma amazônico, sendo uma região úmida na Amazônia Central e outra menos úmida e sazonal na Amazônia Oriental (Figura 1). Na região úmida, foram coletados dados no estado de Amazonas, município de Tefé, nas vilas ribeirinhas à margem do Rio Tefé. Esta região possui temperatura média anual de 27°C, precipitação média anual (entre os anos 1991-2020) de 2.461mm (INMET, 2025) e estação seca com duração de dois meses precipitação menor que 100mm (Tavares *et al.*, 2023). A vegetação é caracterizada como Floresta Ombrófila Densa (IBGE, 2012) e os solos são classificados como argissolos (EMBRAPA, 2025). Na região menos úmida, foram coletados dados no estado do Pará, município de Santarém, em vilas ribeirinhas à margem do Rio

Tapajós, que fazem parte da Reserva Extrativista Tapajós-Arapiuns. Esta região possui temperatura média de 25°C e precipitação média anual (entre os anos 1961-1990) de 2.118mm (INMET, 2025), e possui maior sazonalidade, com estação seca (precipitação menor de 100mm) de até cinco meses consecutivos (Tavares *et al.*, 2023). A vegetação é caracterizada como vegetação como Floresta Ombrófila Aberta (IBGE, 2012), e os solos são classificados como latossolos, argissolos e neossolos (EMBRAPA, 2025).

Figura 1 - Mapa da região amazônica brasileira mostrando a distribuição da precipitação média anual (mm), com base em dados climáticos. As cores variam de amarelo (menor precipitação, 1145 mm) a roxo (maior precipitação, 3878 mm). As áreas de estudo estão destacadas em caixas pretas e correspondem às regiões de Tefê e Tapajós. Os pontos vermelhos indicam os locais de coleta de dados de vegetação. O contorno em preto delimita o bioma Amazônia. A seta indica o norte geográfico e a barra de escala representa distâncias em quilômetros.



Fonte: elaborada pela autora.

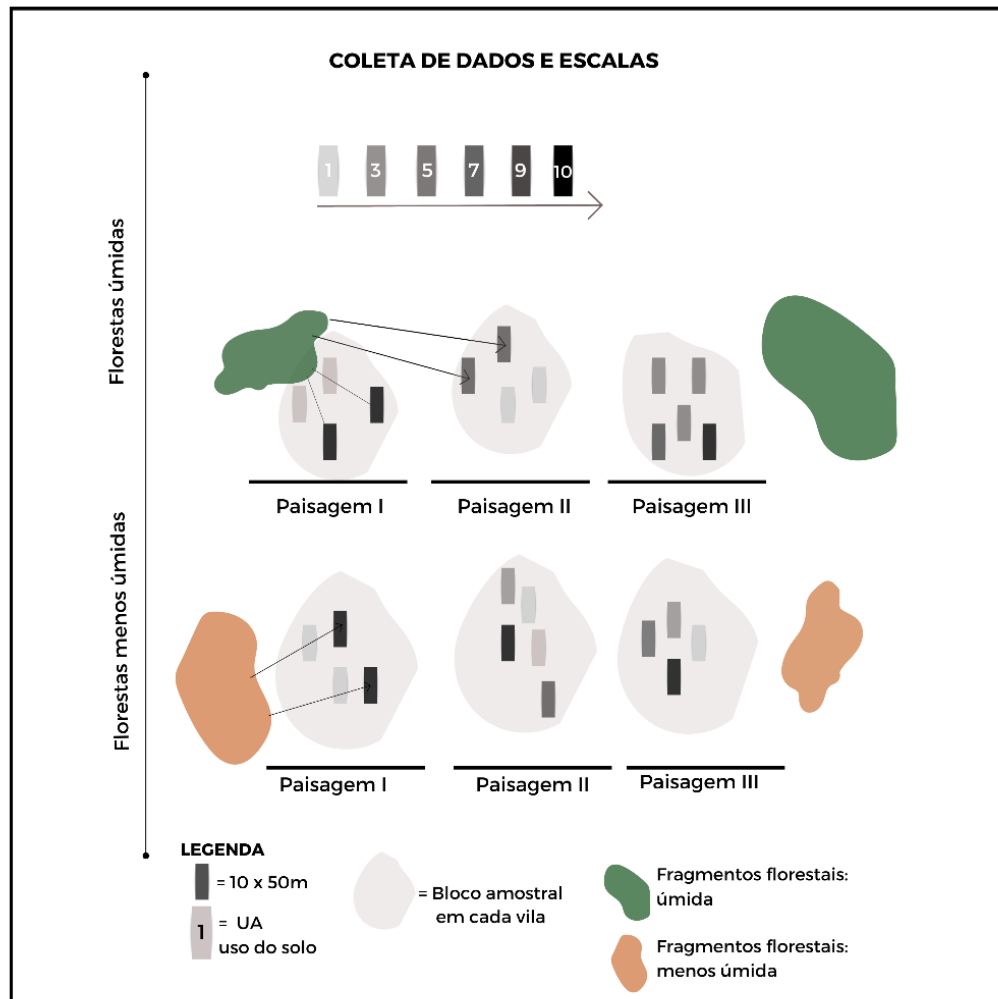
Dentro de cada vila (localidade) foram amostradas florestas secundárias em regeneração ao longo de um gradiente de uso da terra. Estas áreas são ocupadas majoritariamente por comunidades ribeirinhas tradicionais, que fazem da agricultura, da caça e pesca um meio de vida. Suas moradias são próximas do rio e cercadas de florestas secundárias com diferentes estágios de sucessão. As práticas agrícolas das duas regiões são

semelhantes, pois utilizam manejo com corte e queima da vegetação nativa para uso posterior da terra como áreas cultiváveis (roça) de mandioca (*Manihot esculenta* Crantz). Uma das técnicas de agricultura comum é a de corte e queima, que consiste em utilizar áreas com cobertura florestal secundária. Estas florestas são cortadas com ferramentas manuais, queimadas de forma controlada numa área limitada e, depois, o solo é destinado para o cultivo de plantas alimentícias. Após uma ou mais colheitas, a área fica em pousio por um período de cinco anos ou mais, o que possibilita a regeneração de florestas secundárias. Na região de Tapajós, as comunidades possuem práticas de plantio e replantio nas roças, ampliando o tempo de manejo com retirada das espécies regenerantes (capina) e maior tempo de exposição do solo. Em Tefé, as práticas agrícolas são mais itinerantes, fazendo plantio da área apenas uma vez e seguem para uma nova área no próximo cultivo, permitindo a regeneração da floresta logo em seguida da colheita. Nas duas regiões, os agricultores preservam seus saberes ancestrais nas práticas agrícolas e no beneficiamento da mandioca em casas de farinha próximas de suas moradias. Os alimentos e produtos obtidos pelos agricultores são para consumo próprio e venda e entre eles se destacam a mandioca, farinha de mandioca, tucupi, frutas nativas e exóticas.

## *2.2 Desenho amostral*

A coleta de dados foi realizada nas duas regiões, uma úmida (Tefé) e outra menos úmida (Tapajós) (Figura 1, 2). Em escala de região, foram considerados todos os blocos amostrais dentro de cada tipo florestal. Em escala de paisagem, foi considerado as parcelas mais aproximadas e dentro de cada vila. Em escala local, foram consideradas as unidades amostrais ou parcelas alocadas dentro de cada vila. Ao todo, foram amostradas 40 parcelas, 20 em cada região. Na região úmida, foram seis parcelas na vila de São Francisco, seis na Vila Sião e oito em Nogueira. Na região menos úmida, quatro parcelas em Tucumatuba, quatro em Nuquini, cinco em Nova Vista e sete em Boim.

Figura 2 - Esquema do desenho amostral representando as regiões de estudo em florestas úmidas e menos úmidas. Em cada região, foram selecionadas paisagens compostas por blocos amostrais localizados em vilas com diferentes históricos de uso da terra. Cada bloco contém diferentes números de unidades amostrais (UAs; retângulos de  $10 \times 50$  m), organizadas ao longo de um gradiente de intensidade de uso da terra, representado pela sequência numérica de 1 a 10 (quantidade de ciclos agrícolas). Fragmentos de floresta madura no entorno das UAs são ilustrados por manchas: verde nas florestas úmidas e laranja nas florestas menos úmidas. Esses fragmentos são considerados no contexto de avaliação da quantidade de florestas de estágio avançado no entorno de cada unidade amostral (parcela).



Fonte: elaborada pela autora.

As parcelas foram alocadas em áreas de florestas secundárias em que o uso anterior da terra foi agrícola e com a técnica de agricultura de corte e queima para produção predominantemente de mandioca (localmente chamados de roça ou roçados). Os critérios para escolha das áreas foi de acordo com o uso anterior da terra de modo a preencher um gradiente de intensidade de uso da terra representado pelo número de vezes em que foi feito roça naquela área desde que a floresta madura foi derrubada. As áreas para coleta foram escolhidas

de acordo com o gradiente de uso antrópico com a técnica de corte e queima, em cada vila (bloco amostral) foram definidas as parcelas de um até dez vezes utilizadas.

A informação do histórico de uso da terra foi adquirida por entrevistas com os agricultores locais para conhecimento do tipo de uso, período de uso e tempo de regeneração florestal. Para realização das entrevistas, o projeto foi aprovado no protocolo do Comitê de Ética da Universidade Federal de Santa Catarina. As principais perguntas realizadas aos proprietários foram sobre (i) a idade atual do pousio, (ii) o número de ciclos que ocorreram desde o corte da floresta antiga, (iii) a idade do antigo pousio que foi cortado antes do último ciclo de cultivo, (iiii) quais as práticas agrícolas e tipos de manejo, entre outras. As áreas para coleta foram escolhidas de acordo com o gradiente de uso antrópico com a técnica de corte e queima, em cada vila (bloco amostral) foram definidas as parcelas de um até dez vezes utilizadas. Na região úmida, as áreas selecionadas tiveram variação de até cinco ciclos e tempo de agricultura de até sete anos. Na região menos úmida, as áreas tiveram até cinco ciclos e tempo de agricultura de até quinze anos.

### *2.3 Histórico de uso da terra*

Para análise do histórico de uso da foram utilizadas as informações das entrevistas realizadas em campo com os agricultores e agricultoras e complementadas por análises de sensoriamento remoto. Nas entrevistas as perguntas forneceram informações qualitativas sobre a dinâmica histórica de uso das áreas. Através de colaboração com o grupo de pesquisa da Prof. Dr. Isabel Escada do INPE, foi extraída as informações de dinâmica temporal de uso da terra com base no arquivo Landsat entre os anos 1984 e a data de coleta de campo (2012 para Tefé e 2024 para Tapajós) (Reis *et al.*, 2025). Com imagens de satélite Landsat foram classificadas as áreas de estudo a partir do método de Compound Maximum a posteriori (CMAP). O CMAP utiliza estatísticas regionais e modelagem Bayesiana para inferir mudanças no uso da terra ao longo da série temporal (Reis *et al.*, 2020). Com os resultados do CMAP, foram gerados mapas temáticos para cada intervalo temporal, possibilitando a identificação e quantificação das transformações na cobertura da terra ao longo do período analisado, em classes do tipo Floresta Madura, Floresta Secundária, Agricultura e Nuvem. Dessa forma, foi extraída a informação do número de vezes que a área transacionou de floresta (madura ou secundária) para agricultura (número de ciclos), e o tempo total em anos em que a área foi classificada na classe agricultura (duração do uso em agricultura) durante a

série temporal mesmo que não de forma continuada, e também a idade da floresta secundária na data da amostragem em campo (calculada como a diferença de anos entre a data de coleta em campo e o último ano em agricultura). Esses dados foram posteriormente comparados com as informações das entrevistas, permitindo uma caracterização mais precisa da dinâmica de uso da terra de cada parcela amostrada.

#### *2.4 Coleta de dados / taxonômica*

O táxon em estudo são as árvores, pois no bioma amazônico as florestas secundárias são dominadas por árvores dentro de um a dois anos após o abandono (Uhl *et al.*, 1981), além de serem táxons amplamente utilizados em pesquisa de sucessão ecológica (Poorter *et al.*, 2023). Foram amostradas um total de 40 florestas secundárias em estágio inicial de sucessão, sendo 20 no município de Tefé, em 3 comunidades ribeirinhas ao longo do rio Tefé e 20 no município de Santarém, em 4 comunidades ribeirinhas ao longo do rio Tapajós.

O levantamento dos dados de diversidade de árvores foi realizado por meio do método de parcelas retangulares com dimensões de 10 × 50m, no centro de cada floresta secundária. A localização geográfica de cada floresta secundária foi registrada em campo por meio de um GPS e coletado o ponto dos quatro vértices da parcela. Dentro de cada parcela foram alocadas subparcelas para medir árvores de diferentes estratos: As árvores de dossel com diâmetro à altura do peito (DAP)  $\geq 5$  cm foram medidas em 10 x 50m, as árvores de sub-bosque com  $1 \text{ cm} < \text{DAP} < 5 \text{ cm}$  foram amostradas em parcelas de 5 x 50m, e os indivíduos regenerantes com  $\text{DAP} < 1 \text{ cm}$  e altura  $\geq 1 \text{ m}$  foram amostradas em 3 x 50m. Todos os indivíduos amostrados foram identificados em campo com auxílio de parobotânico ou em herbário com auxílio de especialistas. Quando não foi possível identificar a espécie até o nível de gênero, estas amostras foram diferenciadas em morfotipos para análises a seguir, pois para a comparação entre as regiões é necessário conhecer a identidade das espécies.

#### *2.5 Coleta de dados / variáveis ambientais*

Em cada floresta secundária foram coletadas amostras de solo para análises químicas e físicas. Em cada parcela, foi coletada uma amostra composta por 3 amostras de solo em duas profundidades 0-10 cm e 10-20 cm de profundidade, com auxílio de trado. As amostras foram identificadas pela profundidade e foram secas ao ar, armazenadas em sacos plásticos. As

análises foram realizadas pelo laboratório de solos da EMBRAPA Amazônia Ocidental. As variáveis de solo determinadas nas análises incluem: Porcentagem de Argila, Porcentagem de Areia total, pH, Matéria Orgânica (M.O), Nitrogênio (N), Fósforo (P), Potássio (K), Cálcio (Ca), Alumínio (Al), Soma de Bases (SB), Capacidade de troca catiônica (CTC), e Ferro (Fe).

Para descrever a configuração da paisagem, foi quantificado a área coberta por florestas no entorno das parcelas. Foi considerada a cobertura de florestas maduras ou primárias dentro de um buffer de 1000 m ao redor do centroide de cada parcela. A localização geográfica de cada floresta secundária foi registrada em campo por meio de um GPS. Os dados foram plotados no mapa e usando ferramentas do software QGIS, foi localizado o centróide de cada parcela e então calculado o buffer. Para estimar a cobertura do solo foi utilizado um raster reclassificado derivado do Projeto MapBiomas (Coleção 9), com resolução espacial de 30 metros (Mapbiomas, 2025). As classes originais de uso da terra foram reagrupadas em seis categorias: desmatamento, hidrografia, nuvem, floresta primária e não floresta. Para cada buffer o raster foi recortado e a área (em m<sup>2</sup>) ocupada por cada classe foi calculada com base na frequência de pixels e na resolução do raster. A proporção de cobertura vegetal foi calculada com base na área ocupada pela classe "vegetação", desconsiderando valores ausentes (NA) e pixels classificados como nuvem. Esse procedimento foi realizado no software R (R Core Team, 2022), com a interface do RStudio (RStudio Team, 2022), utilizando pacotes terra (Hijmans, 2024) e sf (Pebesma, 2018). Posteriormente, as áreas foram convertidas para hectares para padronização e uso nas análises estatísticas subsequentes.

## *2.6 Análise de dados*

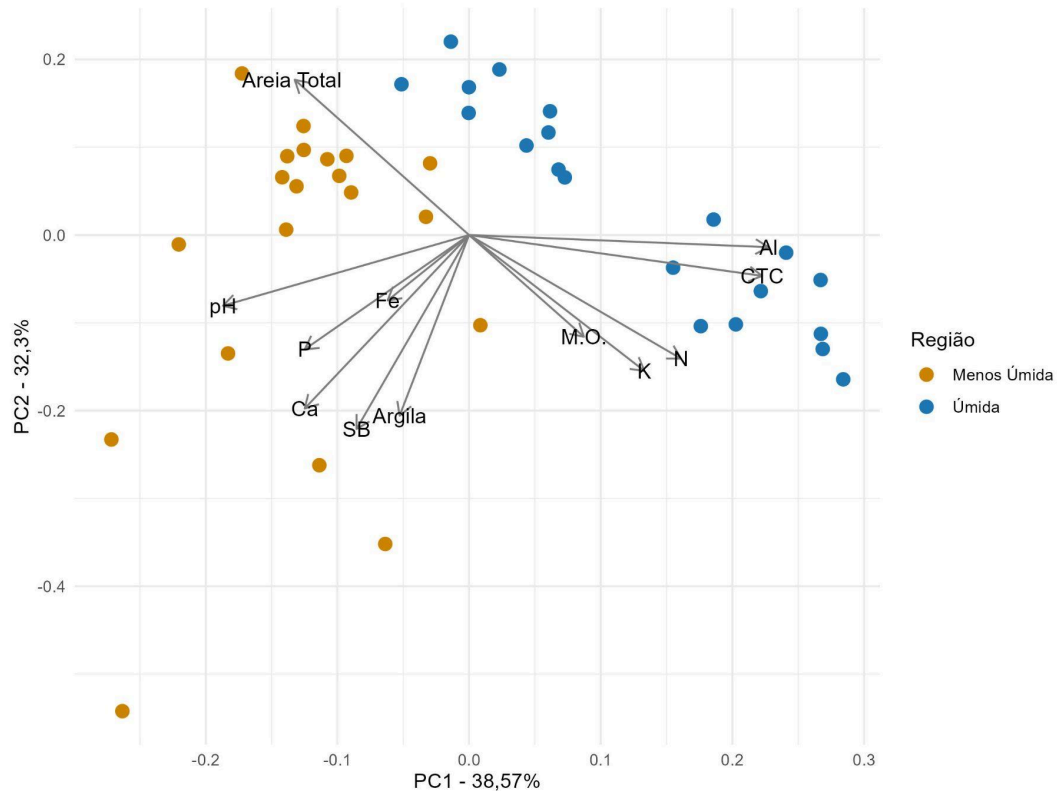
### *Variáveis ambientais*

Para a caracterização do solo, foi calculado a média entre as duas profundidades (0-10 cm e 10-20 cm) das coletas de solo. Os descritores do solo foram submetidos à análises de componentes principais (PCA) para extrair a principal variação em cada subconjunto de dados (Borcard *et al.*, 2011). Em seguida, mantivemos os dois primeiros eixos como representação sintética das variáveis do solo (denominadas como PC1-solo e PC2-solo). Esse procedimento foi realizado no software R (R Core Team, 2022), com a interface do RStudio (RStudio Team,

2022). Os scores dos eixos PC1 e PC2 foram então utilizados como preditores nas análises estatísticas das estimativas de diversidade alfa e beta.

Os dois primeiros eixos explicaram juntos 70,9% da variância total (PC1 = 38,57%; PC2 = 32,30%) (Figura 3). O eixo PC1 está mais fortemente correlacionado aos elementos alumínio, pH (acidez) Capacidade de Troca Catiônica (CTC) (Figura S11 - material suplementar). Quanto maior os valores dos scores do eixo PC1 maior é a concentração de alumínio e a capacidade de troca catiônica (que é saturada por alumínio nestes tipos de solo) e menor o pH, de modo que será referido daqui em diante como eixo de acidez do solo. O eixo PC2 representou um gradiente de textura e concentração de nutrientes (principalmente soma de bases). Valores mais altos do PC2 representam solos mais arenosos e com menor concentração de nutrientes e portanto será referido daqui em diante como eixo de teor de areia. As parcelas da região úmida estão ordenadas ao eixo PC1, o que indica que o solo possui mais alumínio e troca catiônica, além de solo com textura mais arenosa. Os solos das parcelas da região menos úmida indicam ter textura mais arenosa, principalmente nas vilas de Boim e Nuquini. As parcelas das demais vilas da região menos úmida, possuem textura argilosa, relação com o pH e elementos que indicam fertilidade (SB, Ca, P).

Figura 3 - Análise de Componentes Principais (PCA) dos parâmetros físico-químicos do solo nas duas regiões (úmida e menos úmidas), com base nas variáveis: pH, P, Ca, SB, Fe, Argila, Areia Total, M.O. (matéria orgânica), K, N, Al e CTC (Capacidade de Troca Catiônica). Os vetores indicam a contribuição (tamanho da seta e inclinação em relação a cada eixo) e direção (direção da seta) de cada variável ambiental para a ordenação dos pontos ao longo dos dois eixos. A cor laranja dos pontos indicam a região menos úmida e a cor azul indica a região úmida.



Fonte: elaborada pela autora.

Para testar a hipótese de que a diversidade alfa e beta diminuem com o aumento da intensidade do uso da terra (número de ciclos e duração do uso em agricultura), utilizamos Modelos Lineares Generalizados (GLM). Para isso, utilizamos como variáveis resposta diferentes medidas de diversidade alfa e os diferentes componentes da diversidade beta, e como preditores: representações sintéticas dos dados de solo (os dois eixos da PCA do solo), o número de ciclos, a duração em agricultura, a densidade de indivíduos na parcela (para controlar o efeito da densidade de indivíduos sobre a riqueza de espécies), e as duas regiões como variáveis categóricas. As regiões representam aspectos culturais, ambientais e evolutivos.

Nas seguintes seções, explicamos como obtivemos cada variável utilizada nos modelos estatísticos.

### **Cálculo da diversidade alfa e beta**

A diversidade alfa foi estimada pelos valores de riqueza de espécies para cada parcela amostral. Foram calculadas a partir da Série de Hill (Chao *et al.*, 2014) riqueza de espécies baseado em presença e ausência ( $q=0$ ), o número efetivo de espécies que considera a abundância relativa das espécies e pode ser interpretado como o número efetivo de espécies com igual abundância podendo ser usado para comparar comunidades com abundâncias muito diferentes, denominadas aqui como número efetivo de espécies ( $q=1$ ; comparável ao índice de diversidade de Shannon exponencial), e a riqueza de espécies dominantes ( $q=2$ , comparável ao índice de diversidade de Simpson) que dá maior peso às espécies mais abundantes. Para obter essa estimativa, utilizamos o pacote iNEXT (Hsieh *et al.*, 2016).

A diversidade beta foi estimada utilizando o índice de dissimilaridade de Sorensen baseado na presença e ausência das espécies. A diversidade beta, ou seja variações de diversidade entre comunidades (parcelas), depende da variação de composição florística (substituição de espécies) e da variação de riqueza entre as parcelas. Portanto, a diversidade beta total foi também particionada em componentes de diferença de riqueza -  $BD_{richdiff}$  e de substituição de espécies -  $BD_{repl}$  (Legendre e De Cáceres, 2013; Legendre, 2014). Adicionalmente foi calculada a Contribuição Local de cada parcela para a Diversidade Beta (LCBD, do inglês local contribution to beta diversity) em termos de substituição de espécies e de diferença de riqueza. O componente de diferença de riqueza indica os efeitos de ganhos ou perdas de espécies entre pares de parcelas na diversidade beta. O componente de substituição de espécies (Replacement ou Turnover) indica a substituição de espécies entre as unidades amostrais (ou comunidades), ou seja, espécies que estão presentes em uma unidade e ausentes em outra. Com o LCBD medimos o quanto cada comunidade (parcela) contribui para a diversidade beta total e quão única ela é em termos de composição de espécies. Quando o valor de substituição é alto, a identidade das espécies é muito diferente, mesmo que o número total de espécies sejam parecidos entre as unidades amostrais. Os valores de diversidade beta foram obtidos utilizando o pacote adespatial (Dray *et al.*, 2018).

Tanto as diversidades alfa quanto a beta e seus componentes foram calculados para a totalidade da parcela (todos os estratos juntos) e por estrato (regenerantes, sub-bosque e dossel), a fim de capturar possíveis respostas diferenciais da diversidade aos distúrbios, perturbações e alteração nos filtros ecológicos ao longo do gradiente vertical das florestas secundárias.

### **Diversidade alfa em função do histórico de uso da terra e variáveis ambientais**

Para investigar os efeitos histórico de uso da terra e das características ambientais sobre a diversidade alfa, modelamos a diversidade de espécies ( $q_0$ ,  $q_1$  e  $q_2$ ) em função do número de ciclos de corte e queima (em número de ciclos), duração do uso em agricultura (em anos), região geográfica (duas categorias), eixos principais de componentes da terra (PC1 e PC2), cobertura florestal no entorno das parcelas e densidade de indivíduos. Foram testados modelos com interação entre ciclos e região, duração e região, PC1-solo e região, PC2-solo e região. Os modelos foram ajustados separadamente para a riqueza da parcela total e para cada estrato (regenerantes, sub-bosque e dossel). Os modelos foram construídos com Modelo Linear Generalizado (GLM) com função de ligação logarítmica e distribuição binomial negativa ou gamma (Tabela S1 - material suplementar ). Portanto, foram construídos 12 modelos (3 índices de diversidade para a parcela total e os três estratos).

O modelo completo para cada variável resposta foi selecionado com base no critério de informação de Akaike (AIC), resultando em modelos mais parcimoniosos e com maior poder explicativo, a partir do modelo completo:

Diversidade  $\sim$  ciclos + duração + região + PC1-solo + PC2-solo + floresta entorno + densidade

### **Diversidade beta em função do histórico de uso da terra e das variáveis ambientais**

Para a diversidade beta, modelamos a diversidade beta total e os seus componentes de diferença de riqueza -  $BD_{richdiff}$  e componente de substituição de espécies -  $BD_{repl}$  ( e a contribuição local para a diversidade beta (LCBD) em termos de riqueza e de substituição de espécies em função dos mesmos preditores descritos acima: número de ciclos de corte e

queima, tempo em agricultura (duração do uso agrícola em anos), região geográfica (duas categorias), eixos principais de componentes do solo (PC1, PC2), cobertura florestal no entorno das parcelas e densidade de indivíduos. Foram testados modelos com interação entre ciclos e região, duração e região, PC1-solo e região, PC2-solo e região.

Foi utilizado um GLM e glmTMMB (Brooks *et al.*, 2017) com distribuição beta ou poisson. Todos os modelos foram verificados quanto às premissas de normalidade, homocedasticidade e presença de outliers nos resíduos, utilizando o pacote DHARMA (Hartig, 2022) no R (R Core Team, 2022). O modelo completo para cada variável resposta foi simplificado com base no critério de informação de Akaike (AIC), resultando em modelos mais simples com maior poder explicativo (Tabela S2 - material suplementar), a partir do modelo completo:

Diversidade beta ~ ciclos + duração + região + PC1-solo + PC2-solo + cobertura florestal entorno + densidade

#### *Seleção dos modelos para diversidade alfa e beta*

Os modelos foram ajustados utilizando Modelos Lineares Generalizados (GLM) do R base e glmmTMB do pacote glmmTMB (Brooks *et al.*, 2017). A simplificação dos modelos foi conduzida com base no Critério de Informação de Akaike (AIC), visando identificar o modelo mais parcimonioso com maior poder explicativo. Todas as variáveis preditoras foram padronizadas utilizando a função `scale()`, com o objetivo de tornar os coeficientes comparáveis entre si e facilitar a interpretação dos efeitos em escalas diferentes. Em seguida, aplicamos a função `dredge()` do pacote MuMIn (Barton, 2023) para realizar a seleção automatizada de modelos a partir de todas as combinações possíveis de variáveis preditoras com maior poder explicativo. Modelos com  $\Delta AIC < 2$  em relação ao melhor modelo foram considerados estatisticamente equivalentes. A partir desse conjunto de modelos selecionados, foi realizado o cálculo do modelo médio (pacote MuMIn), onde foram estimados os efeitos médios das variáveis preditoras com base em uma média ponderada dos coeficientes, ponderados ainda pelos pesos de Akaike de cada modelo. Esse procedimento permite considerar a incerteza na seleção de modelos e fornece estimativas dos coeficientes preditivos e a contribuição relativa de cada variável na explicação da variável resposta. Os valores de Z

apresentados correspondem ao valor absoluto da estatística  $Z$  ( $|Z|$ ). Embora o sinal do coeficiente indique a direção do efeito, o valor de  $Z$  reflete a magnitude do efeito em relação ao erro padrão, sendo, portanto, uma medida de tamanho de efeito. Após o ajuste dos modelos de diversidade alfa, calculamos o  $R^2$  do modelo completo e do modelo selecionado com as variáveis com maior contribuição na explicação das variações para alfa. O método de extração do  $R^2$  não suportou o modelo médio com distribuição beta.

### 3. Resultados

No total foram amostrados 9.126 indivíduos de árvores nos três estratos, dos quais 8.226 foram identificados até o nível de espécie. Outros 900 indivíduos foram identificados apenas até o nível de gênero ou diferenciados como morfotipos, que foram agrupados quando pertencentes a um mesmo morfotipo. Apenas 11 indivíduos não foram identificados nem em nível de gênero nem família. Na região úmida (Tefé), foram amostrados 6.475 indivíduos no total em 20 parcelas amostrais (denominadas também por locais e/ou comunidades), distribuídos em 310 espécies, 64 famílias botânicas e 172 gêneros. A abundância total por parcela variou de 191 a 486 indivíduos, com média de 324 indivíduos por parcela. A riqueza de espécies variou de 42 a 81 espécies por parcela, com média de 55 espécies por parcela. No estrato de regenerantes, foram amostrados 2.145 indivíduos e 211 espécies; no sub-bosque, 2.692 indivíduos e 201 espécies; e no dossel, 1.638 indivíduos e 105 espécies. A sobreposição de espécies entre os estratos é de 80 espécies entre o dossel e sub-bosque, 59 espécies entre o dossel e os regenerantes, e 124 espécies entre o sub-bosque e os regenerantes.

Na região menos úmida (Tapajós), foram amostrados 2.651 indivíduos de árvores nos três estratos das 20 parcelas amostrais, sendo estes pertencentes a 196 espécies, 127 gêneros e 49 famílias botânicas. A abundância nas parcelas variou de 56 a 223 indivíduos por parcela, com média de 133 indivíduos/parcela. A riqueza de espécies variou de 22 a 49 espécies por parcela, com média de 36 espécies por parcela. No estrato de regenerantes, foram registrados 182 indivíduos e 67 espécies; no sub-bosque, 1.367 indivíduos e 136 espécies; e no dossel, 1.102 indivíduos e 135 espécies. A sobreposição de espécies entre os estratos é de 93 espécies entre o dossel e o sub-bosque, 39 espécies entre o dossel e os regenerantes, e 46 espécies entre o sub-bosque e os regenerantes.

Portanto, a região úmida apresentou valores pelo menos duas vezes maiores de número de espécies e abundância de indivíduos comparado à região menos úmida. A diferença de riqueza entre as duas regiões foi mais acentuada no estrato de regeneração, o qual teve três vezes mais espécies na região úmida do que na menos úmida (veja próxima seção). Interessantemente, o estrato do dossel apresentou um número ligeiramente menor de espécies na região úmida do que na menos úmida, possivelmente sugerindo maior dominância na região úmida.

## Diversidade Alfa

### *Diversidade alfa: Riqueza total da parcela*

A riqueza de espécies observadas total, i.e. na somatória dos três estratos, ( $q=0$ ) não foi afetada pelo número de ciclos e duração do uso em agricultura, mas pelas características do solo, região, cobertura de floresta e densidade de indivíduos. Há maior riqueza total observada em solos mais arenosos (PC2-solo) ( $Z= 1.969$ ,  $P=0.04$ ), na região úmida comparado à região menos úmida ( $Z= 2.538$ ,  $P=0.01$ ; Figura 4), em paisagens com maior área florestal no entorno ( $Z= 1.969$ ,  $P=0.04$ ) e em comunidades com maior densidade de indivíduos ( $Z= 1.899$ ,  $P=0.05$ ). O modelo selecionado (Figura 4) explica mais da metade da variação total da riqueza de espécies ( $R^2_{q0} = 0.70$ ; Tabela S1 - material suplementar).

O número efetivo de espécies, i.e. na somatória dos três estratos ( $q=1$ ) não foi afetado pela duração da agricultura, mas apresentou interação entre ciclos e região e foi afetado pela textura do solo (PC2-solo) e região (Figura 5). O número efetivo de espécies foi maior em locais com solos mais arenosos (maiores valores de PC2-solo) ( $Z=2.574$ ,  $P=0.01$ ). Houve interação entre número de ciclos e região ( $Z=3.232$ ,  $P=0.001$ ), onde o número de efetivo de espécies aumenta com o número de ciclos na região úmida mas diminui na região menos úmida (Figura 7, a.). Além disso, a região úmida possui em média, maior número efetivo de espécies quando comparada à menos úmida ( $Z=3.869$ ,  $P<0.001$ ). O modelo ponderado explica mais da metade da variação total no número de efetivo de espécies, com  $R^2_{q1} = 0.70$ ; Tabela S1 - material suplementar.

O número de espécies dominantes, i.e. na somatória dos três estratos ( $q=2$ ) não foi afetado pela duração do uso mas foi afetado pelo número de ciclos, cobertura florestal e região (Figura 6). O número de espécies dominantes tende a aumentar com o número de ciclos ( $Z=1.662$ ,  $P=0.09$ ), e com a cobertura florestal no entorno ( $Z=1.710$ ,  $P=0.08$ ). As florestas da região úmida têm, em média, maior número de espécies dominantes quando comparado à região de menos úmida ( $Z=1.828$ ,  $P=0.06$ ). O modelo ponderado explicou a variação com  $R^2_{q2} = 0.18$ ; Tabela S1 - material suplementar.

#### *Diversidade alfa: regenerantes*

A diversidade alfa do estrato de regenerantes foi afetada pelo uso da terra, propriedades do solo, cobertura da área florestal do entorno, densidade de indivíduos e houve interação entre duração de uso e número de espécies dominantes entre as regiões (Figura 4, 5, 6). A diversidade alfa de regenerantes diminuiu com a duração da agricultura para todas as métricas de diversidade ( $q = 0$ :  $Z=1.739$ ,  $P=0.08$ ;  $q = 1$ :  $Z=1.895$ ,  $P=0.05$ ; e  $q = 2$ :  $Z=2.265$ ,  $P=0.02$ ). Para  $q2$  houve uma interação entre duração e região ( $Z=2.527$ ,  $P=0.01$ ) sendo que a duração do uso leva a um aumento do número de espécies dominantes ( $q2$ ) na região úmida e diminuição na região menos úmida (Figura 7, b). A diversidade alfa de regenerantes foi maior na região úmida em comparação à menos úmida ( $q = 0$ :  $Z=5.578$ ,  $P<0.001$ ;  $q = 1$ :  $Z=4.215$ ,  $P<0.001$ ;  $q = 2$ :  $Z=4.295$ ,  $P<0.001$ ). A diversidade alfa ( $q=0$ ,  $q=1$ ,  $q=2$ ) aumenta em solos mais arenosos (PC2-solo) ( $q = 0$ :  $Z=2.225$ ,  $P=0.02$ ;  $q = 1$ :  $Z=1.665$ ,  $P=0.09$ ;  $q = 2$ :  $Z=2.235$ ,  $P=0.02$ ), assim como com o aumento da cobertura florestal do entorno ( $q = 0$ :  $Z=2.244$ ,  $P=0.02$ ;  $q = 1$ :  $Z=2.470$ ,  $P=0.01$ ;  $q = 2$ :  $Z=2.412$ ,  $P=0.01$ ). A riqueza observada e número efetivo de espécies aumenta com a densidade de indivíduos ( $q = 0$ :  $Z=3.915$ ,  $P<0.001$ ;  $q = 1$ :  $Z=1.772$ ,  $P=0.07$ ). Os modelos ponderados explicam uma alta porcentagem da variação total da riqueza de espécies, sendo  $R^2_{q0} = 0.88$ ;  $R^2_{q1} = 0.72$ ;  $R^2_{q2} = 0.76$ ; Tabela S1 - material suplementar.

#### *Diversidade alfa: sub-bosque*

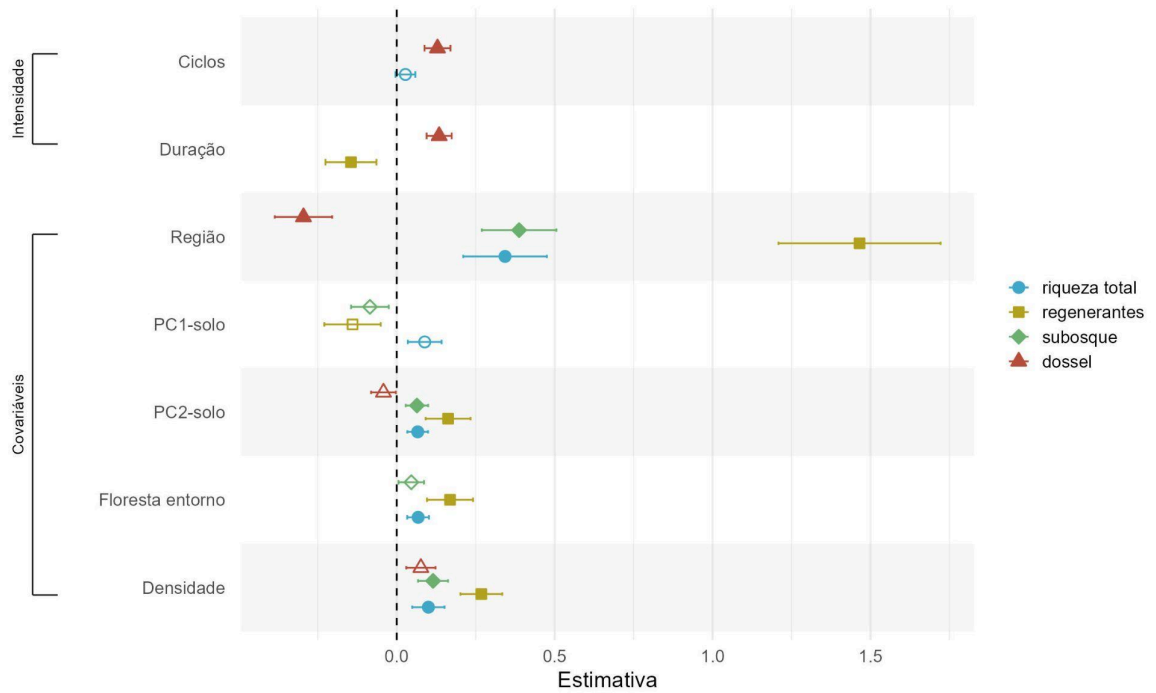
A riqueza de espécies do sub-bosque não foi afetada pelo número de ciclos e duração em agricultura, mas foi pelo solo, região e densidade de indivíduos (Figura 4, 5, 6). A riqueza de espécies  $q0$  e o número de efetivo de espécies  $q1$  é maior na região úmida do que na menos úmida ( $Z=3.199$ ,  $P=0.001$ ;  $Z=2.593$ ,  $P=0.009$ , respectivamente). A riqueza de espécies  $q0$  foi

maior em locais com maior densidade de indivíduos ( $Z=2.344$ ,  $P=0.01$ ). A riqueza de espécies e o número efetivo de espécies ( $q=0$ ,  $q=1$ ) foi maior em solos mais arenosos ( $q = 0$ :  $Z=1.742$ ,  $P=0.08$ ;  $q = 1$ :  $Z=1.901$ ,  $P=0.05$ ). O número de espécies dominantes  $q_2$  têm tendência de diminuir com o aumento do eixo de acidez (PC1-solo) ( $Z=1.840$ ,  $P=0.06$ ). Os modelos ponderados explicam variação total da riqueza de espécies, sendo  $R^2_{q_0} = 0.59$ ;  $R^2_{q_1} = 0.29$ ;  $R^2_{q_2} = 0.27$ ; Tabela S1 - material suplementar.

*Diversidade alfa: dossel*

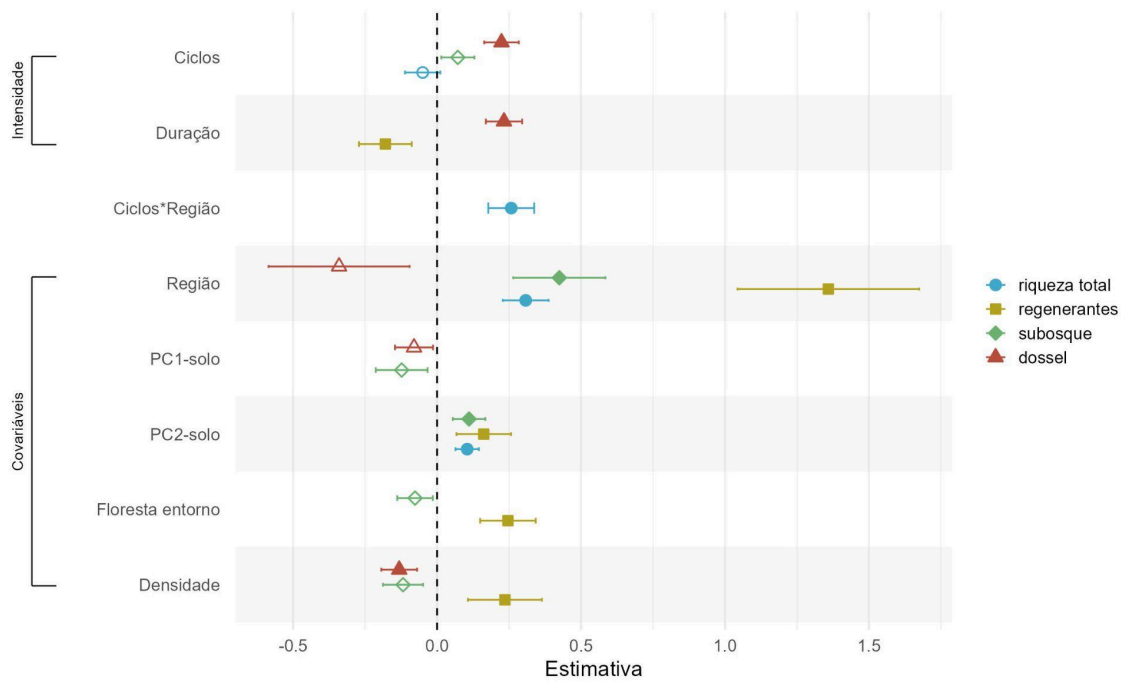
A diversidade de espécies no dossel foi afetada pelo uso da terra, região e densidade (Figura 4, 5, 6). A riqueza de espécies  $q_0$  e número efetivo de espécies  $q_1$  do dossel aumentam com maior número de ciclos ( $q=0$ :  $Z=3.043$ ,  $P=0.002$ ;  $q=1$ :  $Z=0.00$ ,  $P=0.001$ ). A diversidade alfa aumenta com maior duração de agricultura ( $q=0$ :  $Z=3.285$ ,  $P=0.001$ ,  $q=1$ :  $Z=3.571$ ,  $P<0.001$ ,  $q=2$ :  $Z=3.646$ ,  $P<0.001$ ). A riqueza observada na região úmida é menor do que na região menos úmida ( $Z=3.162$ ,  $P=0.001$ ). Quanto maior a densidade de indivíduos menor o número efetivo de espécies ( $Z=2.045$ ,  $P=0.04$ ) e dominantes ( $Z=2.251$ ,  $P=0.02$ ). Os modelos ponderados explicam variação total da riqueza de espécies, sendo  $R^2_{q_0} = 0.40$ ;  $R^2_{q_1} = 0.37$ ;  $R^2_{q_2} = 0.32$ ; Tabela S1 - material suplementar.

Figura 4 - Efeitos das variáveis predictoras sobre a riqueza de espécies observada (número de Hill, ordem  $q = 0$ ) em diferentes estratos da floresta. Os pontos representam as estimativas dos coeficientes padronizados (scaled) dos modelos, cujos valores variam de 0 a 1, e as barras horizontais indicam o erro padrão. As cores e formas indicam os diferentes estratos arbóreos: riqueza total (círculo azul), regenerantes (quadrado amarelo), subosque (losango verde) e dossel (triângulo vermelho). Todas as variáveis retidas no modelo médio estão representadas. Os símbolos preenchidos indicam efeitos estatisticamente significativos ( $p < 0.05$ ), enquanto os símbolos vazados representam efeitos não significativos. As variáveis estão agrupadas por tipo: Intensidade de uso (Ciclos, Duração) e Covariáveis ambientais (Região, PC1-solo, PC2-solo - eixos da PCA do solo, floresta no entorno e densidade de indivíduos). A variável "Região" representa a comparação entre a região úmida (Tefé) e a região menos úmida (Tapajós), sendo a região menos úmida como referência. A linha vertical tracejada representa o valor nulo (estimativa = 0), indicando ausência de efeito.



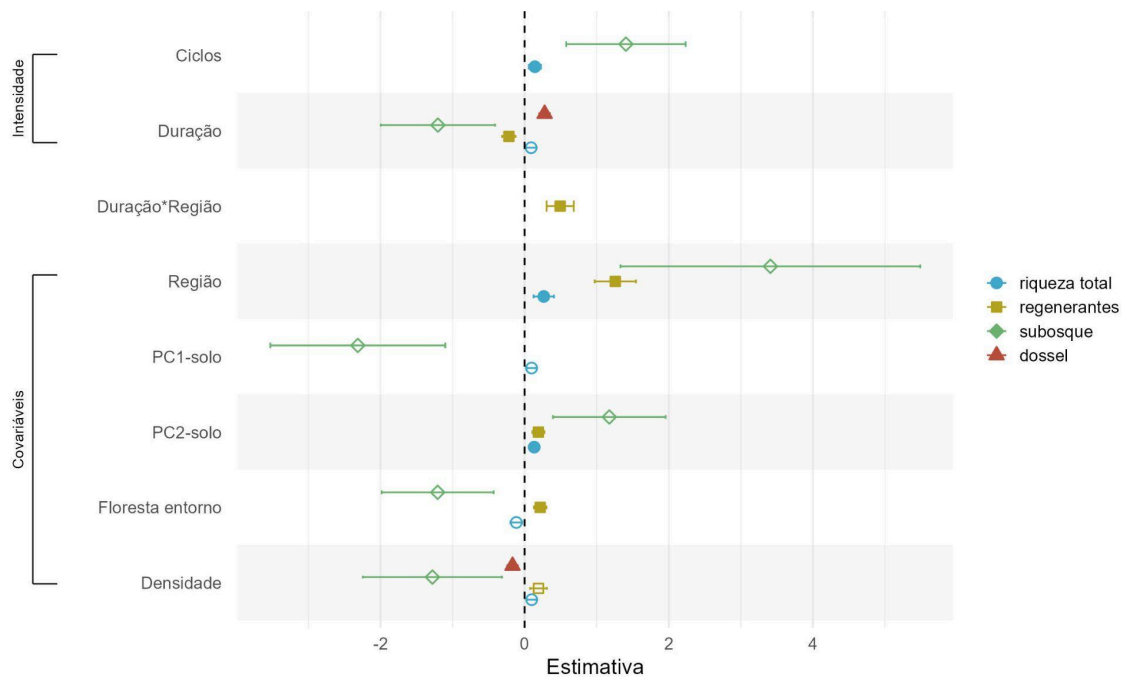
Fonte: elaborada pela autora.

Figura 5 - Efeitos das variáveis explicativas sobre o número efetivo de espécies (número de Hill, ordem  $q = 1$ ) em diferentes estratos da floresta. Os pontos representam as estimativas dos coeficientes padronizados (scaled) dos modelos, cujos valores variam de 0 a 1, e as barras horizontais indicam o erro padrão. As formas e cores distinguem os diferentes estratos arbóreos: riqueza total (círculo azul), regenerantes (quadrado amarelo), subosque (losango verde) e dossel (triângulo vermelho). Todas as variáveis retidas no modelo médio estão representadas. Os símbolos preenchidos indicam efeitos estatisticamente significativos ( $p < 0,05$ ), enquanto os símbolos vazados representam efeitos não significativos. As variáveis foram agrupadas em dois blocos: Intensidade de uso (Ciclos, Duração e interação Ciclos  $\times$  Região) e covariáveis ambientais (Região, PC1-solo, PC2-solo - eixos da PCA do solo, floresta no entorno e densidade de indivíduos). A variável "Região" representa a comparação entre a região úmida (Tefé) e a região menos úmida (Tapajós), sendo a região menos úmida como referência. A linha tracejada vertical marca o ponto nulo (estimativa = 0), indicando ausência de efeito.



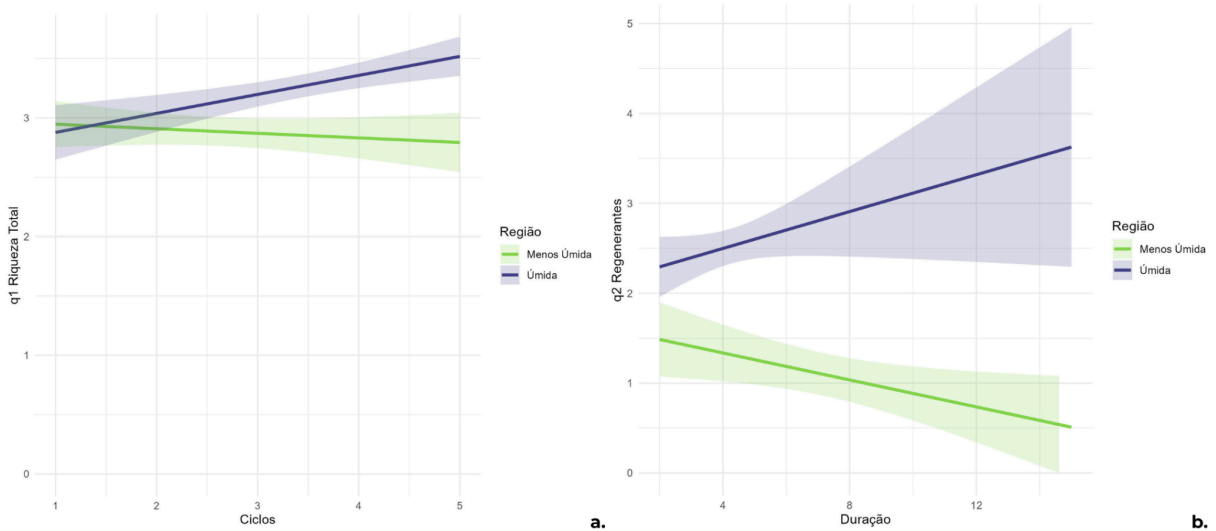
Fonte: elaborada pela autora.

Figura 6 - Efeitos das variáveis predictoras sobre a riqueza de espécies dominantes (número de Hill, ordem  $q = 2$ ) em diferentes estratos da floresta. Os pontos representam as estimativas dos coeficientes padronizados (scaled) dos modelos, cujos valores variam de 0 a 1, e as barras horizontais indicam o erro padrão. As formas e cores indicam os diferentes estratos arbóreos: riqueza total (círculo azul), regenerantes (quadrado amarelo), subosque (losango verde) e dossel (triângulo vermelho). Todas as variáveis retidas no modelo médio estão representadas. Os símbolos preenchidos indicam efeitos estatisticamente significativos ( $p < 0,05$ ), enquanto os símbolos vazados representam efeitos não significativos. As variáveis foram agrupadas em dois blocos: intensidade de uso (Ciclos, Duração e interação Duração  $\times$  Região) e covariáveis ambientais (Região, PC1-solo, PC2-solo — eixos da PCA do solo —, floresta no entorno e densidade de indivíduos). A variável "Região" representa a comparação entre a região úmida (Tefé) e a região menos úmida (Tapajós), sendo a região menos úmida como referência. A linha tracejada vertical marca o ponto nulo (estimativa = 0), indicando ausência de efeito.



Fonte: elaborada pela autora.

Figura 7 - Efeitos da interação entre a intensidade de uso da terra e região sobre a diversidade de espécies arbóreas em duas regiões amazônicas. (a) Relação entre o número de ciclos agrícolas e a riqueza total da parcela (q1) nas regiões úmida (azul) e menos úmida (verde). Houve interação entre ciclos e região ( $Z = 3.232, P = 0.001$ ), sendo que o aumento no número de ciclos está associado ao aumento do número efetivo de espécies na região úmida e à redução na região menos úmida. (b) Relação entre a duração do uso agrícola (em anos) e a riqueza de espécies dominantes (q2) nas duas regiões. Houve interação significativa entre duração e região ( $Z = 2.527, P = 0.01$ ), com o aumento da duração promovendo maior riqueza de espécies dominantes na região úmida e menor riqueza na região menos úmida. As faixas sombreadas representam os intervalos de confiança de 95%.



Fonte: elaborada pela autora.

## Diversidade Beta

A diversidade beta total, medida como a dissimilaridade na composição florística (presença e ausência) entre todas as parcelas (ou locais), foi de 0,394. Esse valor é determinado principalmente pelo componente de substituição de espécies (0,308 a dissimilaridade devida à substituição; 78,16% a contribuição deste componente para a diversidade beta total), enquanto a diferença de riqueza contribuiu com apenas 0,086 (21,83%, sendo 0,086 a dissimilaridade atribuída à diferença no número de espécies entre parcelas e 21,83% sua contribuição). Quando as regiões são analisadas separadamente, as parcelas da região úmida apresentam dissimilaridade beta total de 0,308, com predominância do componente de substituição (0,259; 84,21%, sendo 0,259 a dissimilaridade devida à substituição e 84,21% a contribuição para a beta total) em relação à diferença de riqueza (0,0486; 15,78%, sendo 0,0486 a dissimilaridade atribuída à diferença de riqueza e 15,78%

sua contribuição). Na região menos úmida, a dissimilaridade beta total entre as parcelas foi de 0,3388, também com maior contribuição do componente de substituição (0,2776; 81,94%, sendo 0,2776 a dissimilaridade devida à substituição e 81,94% sua contribuição) em comparação à diferença de riqueza (0,0611; 18,05%, sendo 0,0611 a dissimilaridade devida à diferença de riqueza e 18,05% sua contribuição). Esses resultados indicam que, em ambas as regiões, a variação na composição florística entre parcelas é explicada principalmente pela substituição de espécies, com menor influência das diferenças na riqueza de espécies.

### **Contribuição dos locais para diversidade beta (LCBD)**

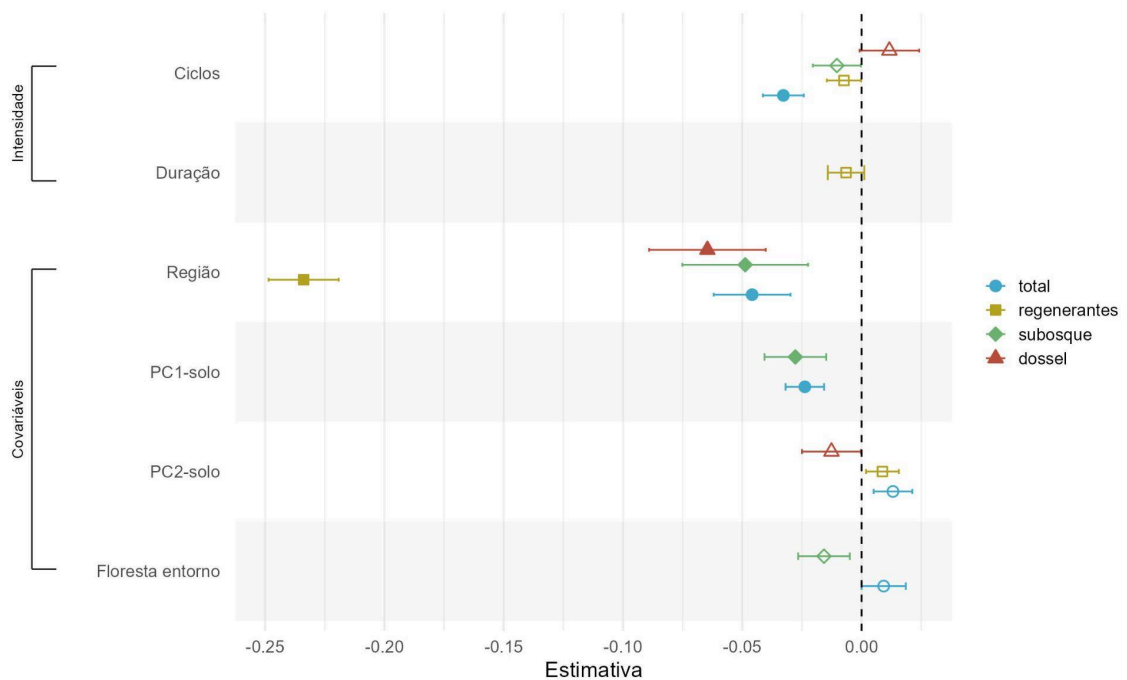
#### *Total*

A contribuição local das parcelas para a diversidade beta, diminui com o aumento do número de ciclos ( $Z=3.704$ ,  $P<0.001$ ), com o aumento do valor do eixo de PC1-solo, eixo de acidez do solo ( $Z=2.850$ ,  $P=0.004$ ) e é menor na região úmida do que a da região menos úmida ( $Z=2.753$ ,  $P=0.005$ ) (Figura 8). Região tem o efeito mais forte dentre todos os preditores, sugerindo que as parcelas da região menos úmida têm composições florísticas mais singulares em comparação com a média das parcelas analisadas (Figura 8) (Tabela S2 - material suplementar).

#### *Estratos*

A contribuição local das parcelas para a diversidade beta de cada estrato foi principalmente afetada pela região sem efeito de uso da terra ou variáveis (com exceção do estrato de sub-bosque) (Figura 8). A contribuição local das parcelas à diversidade beta do estrato de regenerantes, subosque e do estrato de dossel é menor na região úmida do que na região menos úmida (respectivamente  $Z=15.391$ ,  $P<0.001$ ;  $Z=1.804$ ,  $P=0.07$ ;  $Z=2.557$ ,  $P=0.01$ ) e não foram afetadas pelo número de ciclos, tempo de agricultura e covariáveis. (). Apenas no sub-bosque, a contribuição local também foi afetada pelo solo e diminui com aumento do eixo de PC1- eixo de acidez do solo ( $Z=2.091$ ,  $P=0.003$ ) (Tabela S2 - material suplementar).

Figura 8 - Efeitos das variáveis predictoras sobre a contribuição local para a diversidade beta (LCBD) em diferentes estratos da floresta. Os pontos representam as estimativas dos coeficientes padronizados (scaled) dos modelos, cujos valores variam de 0 a 1, e as barras horizontais indicam o erro padrão. As cores e formas indicam os diferentes estratos arbóreos: dossel (círculo azul), regenerantes (triângulo amarelo), sub-bosque (quadrado verde) e parcela total (losango vermelho). Todas as variáveis retidas no modelo médio estão representadas. Os símbolos preenchidos indicam efeitos estatisticamente significativos ( $p < 0,05$ ), enquanto os símbolos vazados representam efeitos não significativos. As variáveis estão agrupadas por tipo: Intensidade de uso do solo (Ciclos, Duração) e Covariáveis ambientais (Região, PC1-solo, PC2-solo – eixos da PCA do solo, floresta no entorno e densidade de indivíduos). A variável "Região" representa a comparação entre a região úmida (Tefé) e a região menos úmida (Tapajós), sendo a região menos úmida usada como referência. A linha vertical tracejada representa o valor nulo (estimativa = 0), indicando ausência de efeito.



Fonte: elaborada pela autora.

## Contribuição dos locais para diversidade beta devido à substituição de espécies

### Total

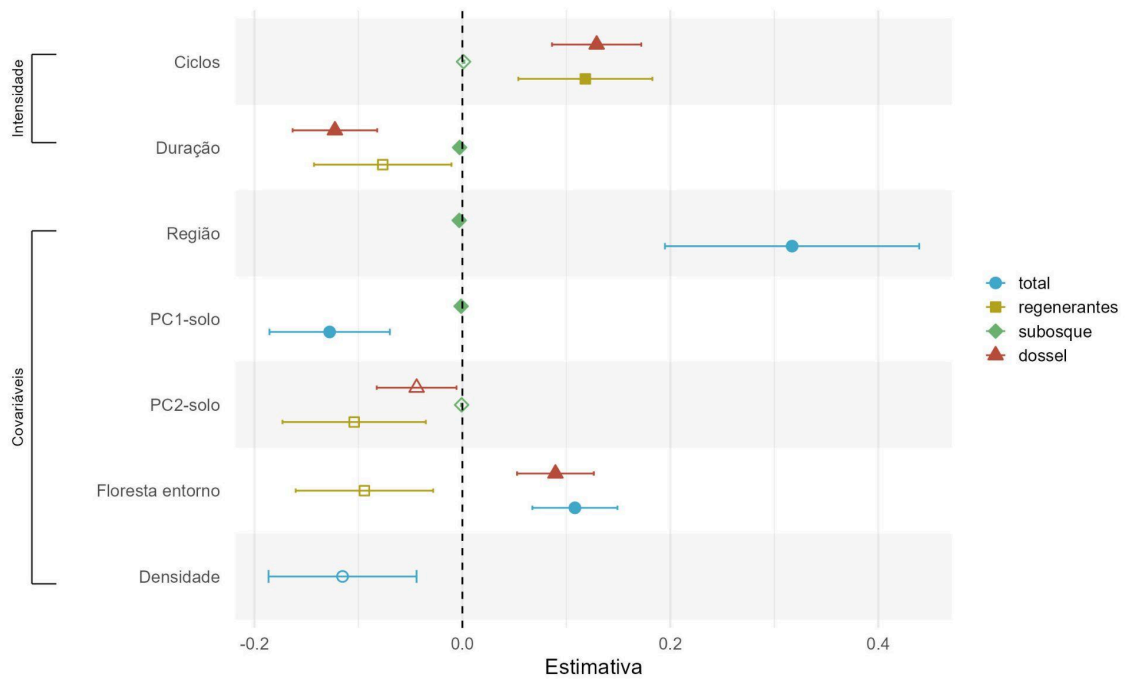
A contribuição local para a diversidade beta devido à substituição de espécies na parcela total não é afetada pelo número de ciclos e tempo de agricultura, mas por região, solo e cobertura florestal do entorno (Figura 9). A contribuição da substituição de espécies é, em média, maior na região úmida do que na menos úmida ( $Z=2.513$ ,  $P=0.01$ ) e aumenta à medida

que a cobertura florestal do entorno aumenta ( $Z=2.578$ ,  $P=0.009$ ). Com o aumento do eixo de acidez do solo (PC1-solo), diminui a substituição de espécies entre as parcelas ( $Z=2.137$ ,  $P=0.03$ ) (Tabela S2 - material suplementar).

### *Estratos*

A contribuição local para a diversidade beta devido à substituição de espécies entre as parcelas no estrato de regenerantes tende a ser maior quanto maior o número de ciclos ( $Z=1.783$ ,  $P=0.07$ ) e não é afetada pelas demais variáveis preditoras (Figura 9). No sub-bosque, quanto maior a duração em agricultura menor é a importância relativa da substituição de espécies para a diversidade beta ( $Z=3.210$ ,  $P=0.001$ ), e também possui tendência de diminuir com o aumento da acidez do solo (PC1-solo) ( $Z=1.886$ ,  $P=0.059$ ). A região úmida possui em média menor substituição no estrato do sub-bosque quando comparada à menos úmida ( $Z=1.951$ ,  $P=0.05$ ). No dossel, há um aumento na importância da substituição de espécies entre as parcelas em locais onde ocorreram mais ciclos ( $Z=2.906$ ,  $P=0.003$ ) e diminui onde a agricultura teve duração mais longa ( $Z=2.910$ ,  $P=0.003$ ). Com aumento da cobertura florestal do entorno, há um aumento na importância da substituição das espécies do dossel ( $Z=2.343$ ,  $P=0.01$ ) (Tabela S2 - material suplementar).

Figura 9 - Efeitos das variáveis preditoras sobre a substituição de espécies (componente de *replacement* da diversidade beta) em diferentes estratos da comunidade arbórea. Os pontos representam as estimativas dos coeficientes padronizados (scaled) dos modelos, cujos valores variam de 0 a 1, e as barras horizontais indicam o erro padrão. As cores e formas indicam os diferentes estratos arbóreos: dossel (círculo azul), regenerantes (triângulo amarelo), sub-bosque (quadrado verde) e parcela total (losango vermelho). Todas as variáveis retidas no modelo médio estão representadas. Os símbolos preenchidos indicam efeitos estatisticamente significativos ( $p < 0,05$ ), enquanto os símbolos vazados representam efeitos não significativos. As variáveis estão agrupadas por tipo: Intensidade de uso (Ciclos, Duração) e Covariáveis ambientais (Região, PC1-solo, PC2-solo – eixos da PCA do solo, floresta no entorno e densidade de indivíduos). A variável "Região" representa a comparação entre a região úmida (Tefé) e a região menos úmida (Tapajós), sendo a região menos úmida usada como referência. A linha vertical tracejada representa o valor nulo (estimativa = 0), indicando ausência de efeito.



Fonte: elaborada pela autora.

## Contribuição dos locais para diversidade beta devido à diferença de riqueza

### Total

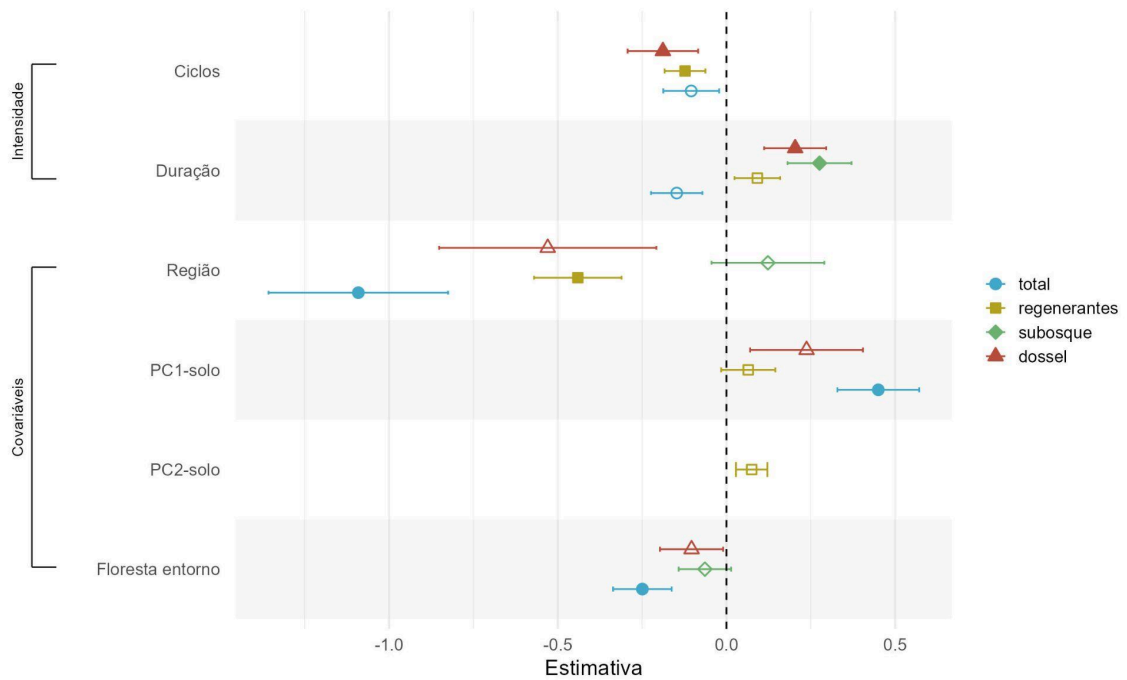
A contribuição local à diversidade beta devido à diferença de riqueza entre as parcelas não é afetada pelo número de ciclos e agricultura (Figura 10). Esta diminui com a cobertura florestal do entorno ( $Z=2.528$ ,  $P=0.01$ ), aumenta com a acidez do solo (PC1-solo) ( $Z=3.070$ ,  $P=0.002$ ), e é menor na região úmida em comparação com a região menos úmida ( $Z=3.545$ ,  $P<0.001$ ). Isso quer dizer que em condições de baixa cobertura florestal, maior fertilidade do solo e na região menos úmida as parcelas têm valores de riqueza mais únicos comparado à

média das amostras. É importante ressaltar que a contribuição das diferenças de riqueza para a diversidade beta é baixa, sendo principalmente dependente da substituição de espécies apresentada acima (Tabela S2 - material suplementar).

### *Estratos*

A diferenciação de composição do estrato regenerante devido à riqueza diminui com o aumento do número de ciclos ( $Z=1.975$ ,  $P=0.04$ ) (Figura 10) e é, em média, menor na região úmida quando comparado à região menos úmida ( $Z=3.311$ ,  $P<0.001$ ). No sub-bosque, a diferenciação devido à riqueza aumenta com o maior tempo em agricultura ( $Z=3.575$ ,  $P<0.001$ ). No dossel, a diferenciação devido à riqueza têm tendência de diminuir em locais com maior número de ciclos ( $Z=1.741$ ,  $P=0.08$ ) e aumenta com maior tempo de agricultura ( $Z=2.140$ ,  $P=0.03$ ) (Tabela S2 - material suplementar).

Figura 10 - Efeitos das variáveis predictoras sobre a diferença em riqueza de espécies (componente de *richness difference* da diversidade beta) em diferentes estratos da comunidade arbórea. Os pontos representam as estimativas dos coeficientes padronizados (scaled) dos modelos, cujos valores variam de 0 a 1, e as barras horizontais indicam o erro padrão. As cores e formas indicam os diferentes estratos arbóreos: dossel (círculo azul), regenerantes (triângulo amarelo), sub-bosque (quadrado verde) e parcela total (losango vermelho). Todas as variáveis retidas no modelo médio estão representadas. Os símbolos preenchidos indicam efeitos estatisticamente significativos ( $p < 0,05$ ), enquanto os símbolos vazados representam efeitos não significativos. As variáveis estão agrupadas por tipo: Intensidade de uso (Ciclos, Duração) e Covariáveis ambientais (Região, PC1-solo, PC2-solo – eixos da PCA do solo, floresta no entorno e densidade de indivíduos). A variável "Região" representa a comparação entre a região úmida (Tefê) e a região menos úmida (Tapajós), sendo a região menos úmida usada como referência. A linha vertical tracejada representa o valor nulo (estimativa = 0), indicando ausência de efeito.



Fonte: elaborada pela autora.

#### 4. Discussão

Este estudo teve como objetivo principal avaliar o efeito do uso da terra sobre a diversidade de espécies durante a regeneração inicial de florestas secundárias em duas regiões climáticas distintas na Amazônia. Esperávamos que o uso intensivo da terra levaria a uma diminuição da diversidade alfa. Essa hipótese foi corroborada apenas para o estrato de regenerantes, sendo que para subosque não houve efeito significativo e para dossel encontramos um efeito contrário ao esperado. Adicionalmente, esperávamos encontrar maior impacto do uso da terra na região úmida do que na menos úmida pois esta última teria espécies adaptadas a condições mais restritivas. Essa hipótese não foi corroborada para a diversidade alfa. Encontramos que a sucessão inicial na região úmida é mais diversa do que na menos úmida mas, mas de modo geral, ambas sofrem efeitos do uso da terra similares (com exceções discutidas abaixo). No entanto, esta hipótese foi corroborada para a diversidade beta. Encontramos que o uso intensivo da terra leva à homogeneização das florestas secundárias e de forma mais significativa na região úmida do que na região menos úmida, evidenciada pela diminuição dos valores de unicidade nos locais conforme aumenta a intensidade de uso da terra. Entretanto, encontramos maiores valores de substituição de espécies nos estratos de regenerantes e dossel com maior intensidade de uso, indicando que, apesar da tendência à homogeneização, os locais que sofreram uso intensivo da terra tendem a ter uma composição florística semelhante entre si e distinta daqueles que sofreram menor intensidade de uso. Desta forma, nossos resultados mostram que os efeitos do uso da terra sobre a diversidade florística são modulados pelo estrato florestal e pelas condições climáticas regionais, com maior vulnerabilidade observada nas regiões úmidas.

##### **Diversidade alfa**

Nossa hipótese era de que o aumento do uso da terra resultaria em redução da diversidade alfa devido à imposição de filtros ecológicos pelas práticas de corte e queima, cultivo e capina nos roçados e capoeiras. Esta hipótese foi corroborada apenas para o estrato de regenerantes e não para o dossel (que teve efeito contrário) ou para o sub-bosque (sem efeito significativo). Portanto, os efeitos do uso da terra sobre a diversidade alfa são estrato-dependentes, evidenciando a importância de considerar a estrutura vertical da floresta em análises de sucessão ecológica. Os filtros ecológicos incluem, por exemplo, o corte das árvores, o fogo e a degradação da qualidade do solo (Mesquita *et al.*, 2015; Jakovac *et al.*,

2021; Poorter *et al.*, 2021), bem como a limitação das fontes de dispersão (Lawrence, 2004; Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2017; Jakovac *et al.*, 2021) em função da perda de cobertura florestal no entorno. A tendência é de um recrutamento mais limitado, com a presença de poucas espécies capazes de superar essas restrições ambientais, como baixa umidade e teor de matéria orgânica no solo, necessidade de resistência ao fogo ou maior capacidade de dispersão (Mesquita *et al.*, 2001). Além disso, o corte favorece espécies com capacidade de rebrota, que atuam como fontes de propagação local (Jakovac *et al.*, 2016a). Esses resultados reforçam a ideia de que o histórico de uso intensivo da terra atua como um filtro que exclui espécies, restringindo o conjunto regional capaz de colonizar e se estabelecer (Jakovac *et al.*, 2016a; Maurenza *et al.*, 2024).

Os resultados mostram que a diversidade de espécies regenerantes, ou seja, aquelas que substituirão as atuais espécies do dossel em estágios intermediários de sucessão, diminui com o uso da terra e com a redução da cobertura florestal na paisagem e tende a ser menor em solos com alto teor de argila. Isso sugere que os efeitos negativos do uso da terra nos processos sucessionais podem perdurar no médio e longo prazo. A diminuição do recrutamento de espécies sugere, portanto, uma sucessão ecológica simplificada, na qual os próximos estágios sucessionais podem ficar restritos à presença dessas espécies resistentes, dificultando o avanço para comunidades mais complexas e maduras ao longo do tempo (Jakovac *et al.*, 2016a; Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2017). Assim, nossos resultados mostram que o uso da terra afeta a sucessão secundária limitando a diversidade de espécies.

Contrário à nossa hipótese, a diversidade alfa das árvores do estrato do dossel aumentou com o uso mais intensivo da terra. O aumento da diversidade alfa no dossel após uso frequente e/ou duradouro da terra pode estar relacionado à colonização por um número maior de espécies pioneiras, que são comumente as espécies que colonizam primeiro e formam o dossel de capoeiras em estágio inicial de sucessão (Breugel *et al.*, 2018; Maurenza *et al.*, 2024). A sucessão inicial na Amazônia é marcada por elevada dominância de uma ou poucas espécies, que colonizam as áreas abertas e crescem rapidamente formando um dossel homogêneo que sombreia as demais pioneiras gerando padrões de monodominância no dossel (Mesquita *et al.*, 2001, Jakovac *et al.*, 2016a). As práticas de uso da terra podem restringir essa monodominância, diminuindo a velocidade de fechamento do dossel nos anos iniciais e favorecendo com que um número maior de espécies pioneiras colonizam e se desenvolvam.

A diminuição desta dominância pode alterar os processos de regeneração e ciclagem de nutrientes ao longo da sucessão, processos que poderiam ser alvo de pesquisas futuras. Além dos efeitos relacionados com o uso agrícola, a diversidade alfa foi influenciada por fatores ligados ao clima e a variáveis ambientais locais. A maior diversidade alfa observada na região úmida em comparação à região menos úmida, está de acordo com padrões encontrados nas florestas maduras da Amazônia e pode estar relacionada à maior disponibilidade hídrica, que favorece o desenvolvimento vegetal e uma gama mais ampla de espécies com diferentes estratégias ecológicas (Poorter *et al.*, 2021; Steege *et al.*, 2023; Luize *et al.*, 2024). Além disso, a cobertura florestal no entorno das parcelas foi positivamente associada à diversidade alfa, reforçando o papel da disponibilidade de habitat na paisagem como fonte de propágulos e dispersores e portanto, facilitadora do processo de regeneração natural (Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2020; Jakovac *et al.*, 2021).

A diversidade alfa também depende das condições do solo. Solos mais arenosos estiveram associados à maior diversidade alfa. Esse resultado contrasta com os padrões descritos por de Steege *et al.*, (2025) para comunidades de árvores em florestas maduras da Amazônia, que reportam menor diversidade em solos arenosos e pobres em nutrientes. Tal discordância pode estar relacionada ao fato de que nossos resultados se restringem ao início da sucessão, onde existe elevada dominância e competição por espécies aquisitivas. Esse padrão pode ser interpretado à luz da hipótese de dominância (Grime, 1977), segundo a qual ambientes com baixa disponibilidade de recursos limitam o crescimento de espécies competitivas, reduzindo a exclusão competitiva e favorecendo a coexistência de mais espécies. Já em ambientes mais férteis, espécies com estratégias eficientes de uso desses recursos tendem a ser dominantes, resultando em menor diversidade. No início da sucessão, a elevada disponibilidade de luz favorece o rápido crescimento e dominância de poucas espécies aquisitivas heliófilas que rapidamente sombreiam o solo e restringem o desenvolvimento de outras espécies de sucessão inicial, formando dosséis monodominantes (Mesquita *et al.*, 2015). Quando os nutrientes no solo são limitados, o desenvolvimento dessas espécies aquisitivas pode ser restringido, possivelmente diminuindo a dominância e permitindo que uma gama maior de espécies sucessionais colonizem e se desenvolvam (Sanchez-Martinez *et al.*, 2024; Aguirre-Gutiérrez *et al.*, 2025b). Dessa forma, essa relação pode refletir a presença de espécies adaptadas a condições edáficas mais restritivas, promovendo uma composição florística distinta (Quesada *et al.*, 2012; Breugel *et al.*, 2018),

ainda que diversa. Em conjunto, esses resultados indicam que a diversidade alfa em florestas secundárias amazônicas é moldada não apenas pela história de uso da terra, mas também por características ambientais locais e regionais que modulam os filtros ecológicos atuantes na regeneração pós-distúrbio.

### **Diversidade beta**

O fato das florestas secundárias de todos os locais avaliados terem alta similaridade entre si (~60%) pode ser explicado por compartilhamento, ao menos parcial, do conjunto regional de espécies (mesmo bioma) e por todas as áreas estarem em estágios sucessionais iniciais (5-7 anos). Nessa fase da sucessão, filtros ambientais como luminosidade elevada, solo empobrecido e perturbações recorrentes (como o uso agrícola anterior e o fogo) selecionam espécies com estratégias ecológicas semelhantes, especialmente pioneiras e generalistas (Chazdon, 2014; Breugel *et al.*, 2018). No entanto, corroborando nossa hipótese, encontramos que a composição de espécies dessas florestas secundárias iniciais se torna mais semelhante em resposta ao aumento da intensidade de uso, e também a condições edáficas e porcentagem de cobertura de floresta no entorno. A diversidade beta entre todos os locais avaliados foi predominantemente devido à substituição de espécies, sendo menos importante menor importância do que as diferenças de riqueza entre os locais. Assim, a diversidade beta parece estar se tornando limitada pela intensificação do uso da terra através do favorecimento de determinadas espécies, distintas das encontradas em capoeiras com menor intensidade de uso da terra. Assim, o contexto ecológico e histórico de uso das florestas secundárias está levando a um processo de homogeneização biótica.

Corroborando nossa hipótese, o aumento no número de ciclos agrícolas foi associado à perda de singularidade florística em cada local (redução na LCBD), indicando um processo de homogeneização biótica. Esse padrão pode estar relacionado à substituição por espécies resistentes às práticas de corte e queima (Jakovac *et al.*, 2016; Maurenza *et al.*, 2024), tendo como resultado uma maior uniformização da composição entre os locais (comunidades). Esse resultado se dá devido às pressões associadas ao distúrbio repetido e à diferença na capacidade das espécies de persistir ao corte e queima ou colonizar ambientes com histórico de uso intensivo (Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2017). O aumento do número de ciclos também

esteve relacionado ao aumento de importância do componente de substituição de espécies nos estratos regenerantes e de dossel, indicando que apesar dos locais estarem se tornando mais semelhantes entre si, eles ainda são muito diferentes da média do conjunto de amostras. Ou seja, locais que sofreram uso intensivo da terra tendem a ter uma composição florística semelhante entre si e distinta daqueles que sofreram menor intensidade de uso. Dessa forma, está havendo uma substituição sistemática de espécies, onde as espécies pioneiras mais típicas da sucessão em situação de baixa intensidade de uso estão sendo substituídas por um mesmo número de espécies mas com identidades diferentes, possivelmente espécies tolerantes ou favorecidas pelas práticas de uso da terra.

A unicidade da composição dos locais também esteve associada com as condições edáficas. Solos com maior acidez e teor de alumínio também foram associados à redução da unicidade florística (LCBD total e para ambos os componentes de substituição e diferença de riqueza), o que indica filtragem ambiental severa, limitando a diversidade a poucas espécies adaptadas a essas condições edáficas (Whittaker *et al.*, 1972; Ferreira *et al.*, 2001; Jakovac *et al.*, 2016a). O aumento da importância da substituição de espécies com o aumento da acidez do solo pode refletir um processo de restrição no estabelecimento de determinadas espécies. Caso essas perturbações se tornem crônicas ou contínuas, possibilitando o restabelecimento de maior estabilidade ou fertilidade no solo, há a tendência de convergência florística e perda de espécies especializadas, levando à homogeneização biótica em estágios mais avançados de degradação, como observado por Wuerger *et al.*, (2024) com outros tipos de distúrbios florestais. Tal substituição de espécies deve ser impulsionada pelas estratégias ecológicas distintas em resposta a diferenças nas condições ambientais criadas pela agricultura recorrente, como variações na luminosidade que chega ao estrato de regenerantes (Mesquita *et al.*, 2015; Neto *et al.*, 2019), disponibilidade de nutrientes (Breugel *et al.*, 2018), banco de sementes e umidade do solo e na regeneração pós-fogo (Jakovac *et al.*, 2021) e também diferenças na capacidade das espécies de resistir às práticas de corte, queima, cultivo e capina (Jakovac *et al.* 2016a).

Reforçando a ideia de homogeneização biótica com perturbações crônicas ao decorrer da sucessão ecológica, a maior duração da agricultura foi associada à menor importância da substituição de espécies e maior importância da diferença de riqueza nos estratos de dossel e sub-bosque, sugerindo um padrão de aninhamento, onde comunidades mais degradadas se

tornam subconjuntos empobrecidos das mais ricas. Esse padrão pode decorrer da perda de espécies sensíveis em áreas com longa exposição ao uso agrícola (Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2017). Filtros ambientais e antrópicos como capinas frequentes, exposição prolongada ao pleno sol, competição com formas de vida herbáceas (Jakovac *et al.*, 2016b), entre outros, possivelmente levam à perda de determinadas espécies arbóreas (Socolar *et al.*, 2016; Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2017; Jakovac *et al.*, 2021; Maurenza *et al.*, 2024).

Por fim, encontramos diferenças interessantes na diversidade beta entre as duas regiões climáticas estudadas. As florestas secundárias da região mais úmida, localizada na Amazônia Central, tiveram menor unicidade florística (menor LCBD) e maior contribuição da substituição de espécies para a diversidade beta quando comparada às florestas secundárias da região menos úmida, da Amazônia Oriental. Isso significa que na Amazônia Oriental, onde há uma estação seca mais prolongada, as capoeiras têm composição de espécies mais únicas, ou seja, que diferem mais do conjunto total de amostras e têm maiores diferenças de riqueza. Este resultado pode estar associado à colonização das áreas por um conjunto mais restrito de espécies na região úmida do que na menos úmida. Isso pode estar relacionado ao fato de que na região úmida, a colonização inicial após o abandono do roçado é muito rápida, restringindo o sucesso de colonização às espécies melhor competidoras capazes de crescer rápido. Já na região menos úmida, a relativamente lenta colonização inicial pode dar mais espaço e tempo de colonização, aumentando a probabilidade de diferentes espécies colonizarem. Assim, esse padrão pode estar associado a uma maior heterogeneidade de caminhos sucessionais em situações mais restritivas (como sugerido por Arroyo-Rodríguez *et al.* 2017). Adicionalmente, locais com maior cobertura florestal no entorno contribuem para maior unicidade devido à substituição de espécies e menor unicidade devido à diferenças de riqueza, o que reflete uma maior conectividade permitindo o fluxo de sementes (Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2013; Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2017). Este fluxo promove variação composicional entre as comunidades sem grandes variações em riqueza, possivelmente devido à menores restrições à chegada de um maior contingente de espécies. Esses resultados apontam para uma interação complexa entre uso histórico de uso da terra, condições edáficas e contexto regional na definição dos padrões de diversidade beta em florestas em regeneração.

A intensidade de uso da terra atua como um importante filtro ecológico, modulando a diversidade florística em nível local e entre comunidades. Em florestas amazônicas em

regeneração, o aumento da intensidade de uso reduziu a diversidade alfa de espécies regenerantes e a contribuição local para a diversidade beta, indicando uma perda na diversidade de regenerantes importantes na sucessão ecológica e um aumento na similaridade florística entre os locais. Esse padrão sugere que o uso intensivo da terra impõe restrições ambientais e bióticas que favorecem a permanência de espécies generalistas, tolerantes à degradação, e com estratégias de colonização oportunistas. Condições edáficas e de integridade da paisagem também afetam significativamente a diversidade beta. Conforme os ambientes se tornam mais restritivos, seja pelas práticas de uso, pela distância de fontes de propágulos ou pela menor disponibilidade de nutrientes, as florestas secundárias se tornam mais homogêneas floristicamente. Os resultados indicam que o uso intensivo da terra tende a promover a homogeneização biótica, afetando negativamente a diversidade florística, especialmente em determinados estratos. Esse efeito, embora estrato-dependente, evidencia que distúrbios antrópicos podem simplificar a composição de espécies, mesmo em contextos ambientais distintos, reforçando o papel central do uso da terra na condução dos processos sucessionais em florestas amazônicas

## **Conclusão**

Este estudo revela que os efeitos do histórico de uso solo sobre a diversidade florística em florestas secundárias tropicais não são uniformes e variam conforme o estrato vertical da floresta, a intensidade de uso e o contexto ambiental. Ao integrar diferentes métricas de diversidade alfa e beta, demonstramos que o aumento da intensidade de uso da terra tende a reduzir a diversidade local, especialmente do estrato de regenerantes, e a contribuir para um aumento da homogeneização biótica das comunidades arbóreas em fase inicial de sucessão. E também, que o uso da terra está promovendo uma substituição sistemática de espécies, na qual aquelas típicas de estágios iniciais de sucessão sob baixa intensidade de uso estão sendo substituídas por espécies com identidades diferentes.

Ao evidenciar que a regeneração florestal na Amazônia é modulada pelo histórico de uso da terra e pela modificação dos filtros ecológicos, este trabalho contribui para um avanço no entendimento sobre os mecanismos que determinam a recuperação da biodiversidade em paisagens degradadas. Mostramos que florestas secundárias não seguem caminhos previsíveis de sucessão, e que a manutenção da diversidade requer estratégias de manejo que considerem

o histórico de uso, a estrutura vertical da floresta e a heterogeneidade ambiental. Esses resultados fortalecem a base teórica sobre filtros ecológicos e homogeneização biótica em ambientes antropizados, com implicações para pesquisas ecológicas que considerem os efeitos em diferentes regiões climáticas para formulação de políticas públicas voltadas ao manejo, conservação e restauração em florestas secundárias tropicais.

## Material Suplementar

Figura S11 - Matriz de correlação entre atributos físico-químicos do solo nas áreas amostradas. Na diagonal estão representados os histogramas da distribuição de frequência de cada variável. Acima da diagonal, os gráficos de dispersão indicam a relação bivariada entre os pares de variáveis, acompanhados por uma linha de tendência (suavização loess). Abaixo da diagonal estão os coeficientes de correlação de Pearson ( $r$ ), que quantificam a força e direção das associações lineares entre os pares de variáveis. Os atributos analisados incluem pH do solo (PH), matéria orgânica (M.O.), nitrogênio total (N), fósforo (P), potássio (K), cálcio (Ca), alumínio (Al), soma de bases (SB), ferro (Fe), capacidade de troca catiônica (CTC), teor de areia total e teor de argila.



Fonte: elaborada pela autora.

Tabela S11 - Efeitos das variáveis predictoras selecionadas sobre a diversidade alfa da comunidade arbórea (índices de Hill  $q = 0, 1$  e  $2$ ), estimados por modelos lineares generalizados (GLM). As análises são os componentes da diversidade: riqueza de espécies ( $q_0$ ), diversidade de Shannon ( $q_1$ ) e diversidade de Simpson ( $q_2$ ), em três estratos: riqueza total (sem diferenciar estratos) (RT), regenerantes (R), sub-bosque (S), dossel (D). Estão apresentadas as estimativas dos coeficientes (ES), valores de  $p$  (P), estatística  $Z$  e erro padrão (ER) para as respectivas predictoras. (continua)

Métricas	RT- q0	RT - q1	RT - q2	R - q0	R - q1	R - q2	S - q0	S - q1	S - q2	D - q0	D - q1	D - q2
Distribuição	GS	BN	GM	BN	GM	GM	GM	GM	GS	GM	GM	GM
Link	log		log		log	log	log	log		log	log	log
ES - Ciclos	0.02	-0.04	0.14					0.07	1.40	0.12	0.22	
P-ciclos	0.3	0.41	0.09					0.22	0.09	0.00	0.000	
			(.)						(.)	2	3	
										**	***	
Z - ciclos	0.84	0.81	1.66					1.21	1.65	3.04	3.59	
ER-ciclos	0.03	0.06	0.08					0.05	0.82	0.04	0.06	
ES - Duração			0.09	-0.14	-0.17	-0.21			-1.20	0.13	0.23	0.2
P-duração			0.23	0.08	0.05	0.02			0.14	0.00	0.000	0.00
			(.)	*	*					1	3	02
										***	***	***
Z-duração			1.18	1.74	1.89	2.26			1.47	3.28	3.57	3.64
ER - duração			0.07	0.08	0.09	0.09			0.79	0.03	0.06	0.07
ES - Flo	0.06		-0.11	0.16	0.24	0.21	0.04	-0.07	-1.20			
P - flo	0.04		0.16	0.02	0.01	0.01	0.26	0.23	0.13			
	*			*	**	**						
Z - flo	1.96		1.37	2.24	2.47	2.41	1.10	1.19	1.50			



Métricas	RT- q0	RT - q1	RT - q2	R - q0	R - q1	R - q2	S - q0	S - q1	S - q2	D - q0	D - q1	D - q2
P-densida de	0.05 *		0.16	<0.0 01 ***	0.07*	0.11	0.01 **	0.10	0.19	0.10	0.04*	0.02 *
Z-densida de	1.89		1.40	3.91	1.77	1.59	2.34	1.64	1.28	1.61	2.04	2.25
ER-densid ade	0.05		0.06	0.06	0.12	0.11	0.04	0.06	0.96	0.04	0.06	0.07
ES - Ciclos*Re gião		0.25										
P-ciclos*r egião		0.001 ***										
Z-ciclos*r egião		3.23										
ER -ciclos*re gião		0.07										
ES - Duração* Região						0.49						
P-duração *região						0.01 **						
Z-duração *região						2.52						
ER - duração*r egião						0.18						
R <sup>2</sup> - médio	0.70	0.71	0.18	0.88	0.72	0.77	0.59	0.29	0.27	0.40	0.37	0.32

R <sup>2</sup> -	0.74	0.22	0.9	0.79	0.75	0.66	0.36	0.16	0.35	0.46	0.42
completo											

---

Fonte: elaborada pela autora. ano: 2025.

Nota 1: As variáveis preditoras incluem número de ciclos de corte e queima (Ciclos), duração agrícola (Duração), Cobertura florestal do entorno (Flo), componentes principais do solo (PC1-solo e PC2-solo), região climática (Região), densidade de indivíduos (Densidade) e interações significativas com a região.

Nota 2: O tipo de distribuição está indicado como: GS = gaussian, BN = binomial negativa, GM = gamma, assim como os links utilizado nos modelos.

Nota 3: Valores com P valor significativo estão destacados com asteriscos, em que (.) valores marginais, \*  $p < 0,05$ ; \*\*  $p < 0,01$ ; \*\*\*  $p < 0,001$ .

Nota 4: R<sup>2</sup> modelo médio = modelo ponderado pelo modelo médio e selecionado com os valores descritos na tabela e R<sup>2</sup> completo contendo todas as variáveis.



Métricas	repl	repl	repl	repl	rich	rich	rich	rich	LCBD	LCBD	LCBD	LCBD
ES - floresta entorno	0.10	-0.0		0.0	-0.2		-0.06	-0.1	0.009			-0.015
		9		8	4			0				
P-floresta entorno	0.00	0.20		0.0	0.01		0.42	0.28	0.33			0.15
		9		1*	*							
		**										
Z-floresta entorno	2.57	1.28		2.3	2.52		0.79	1.06	0.96			1.40
				4			5					
ER - floresta entorno	0.04	0.06		0.0	0.08		0.07	0.09	0.009			0.01
				3								
ES - PC1-solo	-0.1		-0.0		0.45	0.06		0.23	-0.02			-0.02
	2		01			4						
P-PC1-solo	0.03		0.0		0.00	0.43		0.17	0.004*			0.03
	*		5*		2**				*			
Z-PC1-solo	2.13		1.8		3.07	0.78		1.37	2.85			2.09
			8									
ER-PC1-solo	0.05		0.0		0.12	0.08		0.16	0.008			0.01
			006									
ES - PC2-solo		-0.1	-0.0	-0.0		0.07			0.013	0.008		-0.01
		0	007	4		4						
P-PC2-solo		0.14	0.2	0.2		0.12			0.11	0.2		0.32
			5	6		0						
Z-PC2-solo		146	113	110		155			1.566	1228		0.988
		4	9	6		4						
ER-PC2-solo		0.06	0.0	0.0		0.04			0.008	0.006		0.01
			006	3								
ES - Região	0.31		-0.0		-1.0	-0.4	0.12	-0.5	-0.045	-0.23	-0.04	-0.06
			03		9	4		2				

Métricas	repl	repl	repl	repl	rich	rich	rich	rich	LCBD	LCBD	LCBD	LCBD
P-região	0.01		0.0		0.00	<0.	0.4	0.10	0.005	<0.00	0.07*	0.01**
	*		5*		03	001			**	1		
					***	***				***		
Z-região	2.51		1.9		3.54	3.31	0.71	1.61	2.75	1.53	1.80	2.55
			5									
ER -região	0.12		0.0		0.26	0.12	0.16	0.32	0.01	0.01	0.02	0.02
			01									
ES -	-0.1											
Densidade	1											
P-densidade	0.11											
Z-densidade	1.57											
ER-densidade	0.07											

Fonte: elaborado pela autora. ano 2025.

Nota 1: As variáveis preditoras incluem número de ciclos de corte e queima (Ciclos), duração do uso agrícola (Duração), cobertura florestal do entorno (floresta entorno), componentes principais do solo (PC1-solo e PC2-solo), região climática (Região) e densidade de indivíduos (Densidade).

Nota 2: São indicados os tipos de distribuição, sendo BT = beta, GS = gaussian e GM = gamma e função do link utilizados nos modelos.

Nota 3: Valores significativos estão destacados com asteriscos: (.) valores marginais, \*  $p < 0,05$ ; \*\*  $p < 0,01$ ; \*\*\*  $p < 0,001$ .

## CONCLUSÕES GERAIS

Esta dissertação apresenta evidências inéditas sobre os efeitos da intensidade de uso da terra na diversidade florística de florestas secundárias tropicais da Amazônia. A partir da análise integrada de diferentes métricas de diversidade alfa e beta, demonstramos que o uso intenso da terra com práticas agrícolas atuam como filtros ecológicos que modulam de forma significativa a regeneração natural da vegetação, especialmente no estrato de regenerantes. Os resultados apontam para uma perda de diversidade local e uma redução da singularidade florística entre comunidades, reforçando o processo de homogeneização biótica como uma consequência das pressões antrópicas sobre o ambiente. Contudo, os padrões observados não se revelam uniformes entre os diferentes estratos da floresta. Enquanto regenerantes demonstram sensibilidade direta à intensidade de uso da terra, outros estratos, como o dossel e o sub-bosque, apresentaram variação florística que sugere a ocorrência de múltiplas trajetórias sucessionais. Isso indica que os distúrbios não operam de forma homogênea, mas interagem com variáveis ambientais locais e regionais, configurando uma dinâmica estrato-dependente na resposta da floresta aos usos passados. Assim, reforça-se a necessidade de compreender a sucessão ecológica não como um processo linear, mas como um fenômeno complexo, moldado por legados do uso da terra e pela modificação dos filtros bióticos e abióticos ao longo do tempo.

A abordagem adotada neste trabalho contribui para uma ampliação conceitual na ecologia de comunidades ao integrar as ações antrópicas como parte ativa dos processos que estruturam a biodiversidade em paisagens tropicais. A intensidade e o histórico do uso da terra não apenas impactam a diversidade atual, mas também delimitam os caminhos possíveis para a regeneração e resiliência ecológica. Tais resultados colocam em evidência que as florestas secundárias não seguem trajetórias previsíveis, sendo essencial considerar o contexto histórico e a estrutura vertical das comunidades na formulação de estratégias de manejo e restauração. Dessa forma, esta dissertação fortalece a compreensão de que os efeitos do uso humano da terra devem ser reconhecidos como parte constitutiva dos filtros ecológicos que moldam a composição, estrutura e funcionalidade das florestas. A resiliência dessas formações florestais depende da complexidade ecológica que resta nas paisagens, a qual, por sua vez, é profundamente influenciada pelas práticas agrícolas e pela intensidade dos distúrbios anteriores. Reconhecer a influência do uso histórico como um fator modulador da

biodiversidade é, portanto, fundamental para avançarmos em políticas públicas e práticas de conservação mais sensíveis ao contexto socioecológico amazônico.

## REFERÊNCIAS

- AGUIRRE-GUTIÉRREZ, J. et al. Canopy functional trait variation across Earth's tropical forests. **Nature**, 5 mar. 2025a.
- AGUIRRE-GUTIÉRREZ, J. et al. Tropical forests in the Americas are changing too slowly to track climate change. **Science**, v. 387, n. 6738, p. ead 5414, 7 mar. 2025b.
- ARROYO-RODRÍGUEZ, V. et al. Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: new insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research: Multiple successional pathways. **Biological Reviews**, v. 92, n. 1, p. 326–340, 2017.
- ARROYO-RODRÍGUEZ, V. Plant  $\beta$ -diversity in fragmented rain forests: testing floristic homogenization and differentiation hypotheses. **Journal of Ecology**, v. 103, n. 6, p. 1449–1459, 2013.
- ARROYO-RODRÍGUEZ V. et al. Landscape-scale forest cover drives the predictability of forest regeneration across the Neotropics. **Proc. R. Soc. B** 290: 20222203. 2023.
- SILVA JUNIOR C. A, BOECHAT C. L., CARVALHO L. A. Atributos químicos do solo sob conversão de floresta Amazônica para diferentes sistemas na região Norte do Pará, Brasil. **Bioscience Journal** (Uberlândia), v. 28, n. 4, p. 566–572. ago. 2012.
- BARTON, K. MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.46.0, 2023.
- BARLOW, J. et al. Litter fall and decomposition in primary, secondary and plantation forests in the Brazilian Amazon. **Forest Ecology and Management**. 247, 91–97. 2007.
- BIELUCZYK, W. et al. Restoration of soil health by Amazonian secondary forests is severely eroded by slash-and-burn recurrence. **CATENA**, v. 254, p. 108925, jun. 2025.
- BROOKS, M. E. et al. glmmTMB balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling. **The R Journal**, v. 9, n. 2, p. 378–400, 2017. Disponível em: <https://doi.org/10.32614/RJ-2017-066>. 2025.
- BOBROWIEC, P. and Gribel, R. Efeitos de diferentes tipos de vegetação secundária na composição da comunidade de morcegos na Amazônia Central, Brasil. **Conservação Animal**. 13, 204-216. 2010.
- CARDINALE, B. J. et al. Biodiversity loss and its impact on humanity. **Nature**, v. 486, n. 7401, p. 59–67, 7 jun. 2012.
- CHAO et al. Unifying Species Diversity, Phylogenetic Diversity, Functional Diversity, and Related Similarity and Differentiation Measures Through Hill Numbers. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 45, n. 1, p. 297–324, 23 nov. 2014.
- CHASE, J. M. et al. Biodiversity conservation through the lens of metacommunity ecology. **Annals of the New York Academy of Sciences**, v. 1469, n. 1, p. 86–104, jun. 2020.

- CHAUDHARI, S. et al. Multi-decadal hydrologic change and variability in the Amazon River basin: understanding terrestrial water storage variations and drought characteristics. **Hydrology and Earth System Sciences**, 23, 2841–2862. 2019.
- CHAZDON, R. L. *Second Growth: The Promise of Tropical Forest Regeneration in an Age of Deforestation*. The University of Chicago Press, Chicago. 2014.
- CHAZDON, R. L. et al. Drivers and benefits of natural regeneration in tropical forests. **Nature Reviews Biodiversity**, v. 1, p. 298–314, 2025.
- CUBIÑA, A. and Aide, T. M. The effect of distance from forest edge on seed rain and soil seed bank in a tropical pasture. **Biotropica**, 33, 260–267. 2001.
- DARU, B. H. et al. Widespread homogenization of plant communities in the Anthropocene. **Nature Communications**, v. 12, n. 1, p. 6983, 6 dez. 2021.
- DRAY, S. et al. 'Package "adespatial"': R package version, 2018 3-8.
- DADVIDSON, E. et al. Nitrogen and phosphorus limitation of biomass growth in a tropical secondary forest. **Ecological Applications**, 14, 150–163. 2004.
- EMBRAPA. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. Programa Nacional de Solos do Brasil – PronaSolos. Disponível em: <https://www.embrapa.br/pronasolos>. Acesso em: abr. 2025.
- ESQUIVEL-MUELBERT et al. Compositional response of Amazon forests to climate change. **Global Change Biology**, [S.l.], v. 25, n. 1, p. 39-56, jan. 2019.
- FERREIRA, S. J. et al. Nutrientes no solo em floresta de terra firme cortada seletivamente na Amazônia Central. **Acta Amazonica**. 2001.
- GARDNER, T. A. et al. A social and ecological assessment of tropical land uses at multiple scales: the Sustainable Amazon Network. *Philosophical Transactions of the Royal Society. Biological Sciences*, v. 368, n. 1619, p. 20120166, 2013
- GLEASON, H. A. The Individualistic Concept of the Plant Association. **Bulletin of the Torrey Botanical Club**, v. 53, n. 1, p. 7–26, 1926.
- GILES, A. L. et al. Simple ecological indicators benchmark regeneration success of Amazonian forests. **Communications Earth & Environment**. v. 5, 780. dez. 2024.
- GRIME, J. Evidence for Existence of Three Primary Strategies in Plants and Its Relevance to Ecological and Evolutionary Theory. **American Naturalist**, 111, 1169-1194. 1977.
- HARTIG, F.. DHARMA: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models. 2022.
- HEINRICH, V. H. A. et al. Large carbon sink potential of secondary forests in the Brazilian Amazon to mitigate climate change. **Nature Communications**, [S.l.], v. 12, n. 1785, 2021.

HIJMANS, R. J. terra: Spatial Data Analysis. R package version 1.7-71, 2024. Disponível em: <https://cran.r-project.org/package=terra>. Acesso em: 27 jan. 2025.

HIROTA, M, et al. Chapter 24: Resilience of the Amazon forest to global changes: Assessing the risk of tipping points. **Amazon Assessment Report**. UN Sustainable Development Solutions Network (SDSN), 2021.

HSIEH, T. C.; MA, K. H.; CHAO, A. iNEXT: interpolation and extrapolation for species diversity. Hills Number. 2016. Disponível em: <https://cran.r-project.org/package=iNEXT>. Acesso em: jan. 2025

HOLL, K. et al. Tropical montane forest restoration in Costa Rica: overcoming barriers to dispersal and establishment. **Restoration Ecology** 8, 339–349. 2000.

IBGE. **Manual Técnico da Vegetação Brasileira**. Brasília: IBGE, 2 ed. 271p, 2012.

INMET. Instituto Nacional de Meteorologia. Sistema de Monitoramento Hidrometeorológico do Pará – SISMET. Disponível em: . Acesso em: jun. 2025.

JAKOVAC, C. C. et al. Land use as a filter for species composition in Amazonian secondary forests. **Journal of Vegetation Science**, v. 27, n. 6, p. 1104–1116, nov. 2016a.

JAKOVAC, C. C. et al. Swiddens under transition: Consequences of agricultural intensification in the Amazon. **Agriculture, Ecosystems & Environment**, [S.l.], v. 218, p. 116–125, 2016b.

JAKOVAC, C. C. et al. Loss of secondary-forest resilience by land-use intensification in the Amazon. **Journal of Ecology**, v. 103, n. 1, p. 67–77, jan. 2015.

JAKOVAC, C. C. et al. The role of land-use history in driving successional pathways and its implications for the restoration of tropical forests. **Biological Reviews**, v. 96, n. 4, p. 1114–1134, ago. 2021.

JAKOVAC, C. C. et al. Strong floristic distinctiveness across Neotropical successional forests. **Science Advances**, v. 8, n. 26, jul. 2022.

JOST, L. et al. Partitioning diversity for conservation analyses. **Diversity and Distributions**, v. 16, n. 1, p. 65–76, jan. 2010.

JUNQUEIRA, A. B.; SHEPARD, G. H.; CLEMENT, C. R. Secondary forests on anthropogenic soils in Brazilian Amazonia conserve agrobiodiversity. **Biodiversity and Conservation**, v. 19, n. 10, p. 2715–2735, 2010.

KEDDY, Paul A. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. **Journal of Vegetation Science**, v. 3, n. 2, p. 157–164, abr. 1992.

LAWRENCE, D. Erosion of tree diversity during 200 years of shift cultivation in bornean rain forest. **Ecological Applications**. 14, 1855–1869. 2004

- LEGENDRE, P. ; GAUTHIER, O. Statistical methods for temporal and space–time analysis of community composition data. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281, no. 1778, 2014.
- LEGENDRE, Pierre. Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, v. 23, n. 11, p. 1324–1334, nov. 2014.
- LEGENDRE et al. Beta diversity as the variance of community data: dissimilarity coefficients and partitioning. *Ecology Letters*, v. 16, n. 8, p. 951–963, ago. 2013a.
- LEVIS, C. et al. How people domesticated Amazonian forests. *Frontiers in Ecology and Evolution*, v. 5, p. 171, 28 nov. 2017.
- LORTIE, C. J. et al. Rethinking plant community theory. *Oikos*, v. 107, n. 2, p. 433–438, nov. 2004.
- LUIZE, B. G. et al. The biogeography of the Amazonian tree flora. *Communications Biology*, v. 7, n. 1, p. 1240, 2 out. 2024.
- MARACAHIPES-SANTOS, L. et al. Mudanças no uso da terra agrícola alteram a estrutura e a diversidade das florestas ribeirinhas da Amazônia. *Biological Conservation*, [S.l.], v. 252, p. 108862, dez. 2020.
- MAGURRAN, Anne E. *Measuring Biological Diversity*. Oxford: Blackwell Publishing, 2004.
- MALHI, Y. et al. The above-ground coarse wood productivity of 104 Neotropical forest plots. *Global Change Biology*, v. 10, n. 5, p. 563–591, 2004.
- MALHI, Y. et al. The regional variation of aboveground live biomass in old-growth Amazonian forests. *Global Change Biology*, v. 13, n. 7, p. 1175–1190, 2007.
- MARTÍNEZ-GARZA, C. et al. Intra and inter-annual variation in seed rain in a secondary dry tropical forest excluded from chronic disturbance. *Forest Ecology and Management*. 262, 2207–2218. 2011.
- MAPBIOMAS. Coleção 9 da Série Anual de Mapas de Cobertura e Uso da Terra do Brasil. **Projeto MapBiomias**: uso do solo no Brasil de 1985 a 2024. Disponível em: <https://mapbiomas.org>. Acesso em: jan. 2025.
- MAURENZA, D. et al. Effects of deforestation on multitaxa community similarity in the Brazilian Atlantic Forest. *Conservation Biology*, v. 39, n. 2, p. e14419, abr. 2024.
- MCGILL, B. J. et al. Fifteen forms of biodiversity trend in the Anthropocene. *Trends in Ecology & Evolution*, v. 30, n. 2, p. 104–113, fev. 2015.
- MESQUITA, R. C. G. et al. Amazon Rain Forest Succession: Stochasticity or Land-Use Legacy? *BioScience*, v. 65, n. 9, p. 849–861, 1 set. 2015.
- MESQUITA, R. C.G. et al. Alternative successional pathways in the Amazon Basin. *Journal of Ecology*, 89, 528–537, 2001

MITTERMEIER, R. A. et al. **Wilderness – Earth’s Last Wild Places**. CEMEX, p. 576, 2002.

MORAN, E. et al. Effects of soil fertility and land-use on forest succession in Amazônia. **Forest Ecology and Management**, 139, 93–108. 2000.

NETO, J. G. F. et al. Alternative functional trajectories along succession after different land uses in central Amazonia. **Journal of Applied Ecology**, v. 56, n. 11, p. 2472–2481, nov. 2019.

NUNES, C. A. et al. Linking land-use and land-cover transitions to their ecological impact in the Amazon. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 119, n. 27, p. e2202310119, 2022.

NUNES, C. A. et al. Unmasking secondary vegetation dynamics in the Brazilian Amazon. **Environmental Research Letters**, v. 15, n. 3, p. 034057, 2020.

NORDEN, N. et al. . Contrasting community compensatory trends in alternative successional pathways in Central Amazonia. **Oikos** 120, 143–151. 2011.

NORDEN, N. et al. Successional dynamics in Neotropical forests are as uncertain as they are predictable. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 112, n. 26, p. 8013–8018, 2015.

OLDEN, J. D.; ROONEY, T. P. On defining and quantifying biotic homogenization. **Global Ecology and Biogeography**, v. 15, n. 2, p. 113–120, 2006.

PEBESMA, E. Simple Features for R: Standardized Support for Spatial Vector Data. **The R Journal**, v. 10, n. 1, p. 439–446, 2018. Disponível em: <https://doi.org/10.32614/RJ-2018-009>. Acesso em: 27 jun. 2025.

PINHO, B. X. et al. Winner–loser plant trait replacements in human-modified tropical forests. **Nature Ecology & Evolution**, v. 9, n. 2, p. 282–295, 10 dez. 2025.

POORTER, L. et al. Functional recovery of secondary tropical forests. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 118, n. 49, p. e2003405118, 7 dez. 2021.

POORTER, L. et al. Successional theories. **Biological Reviews**, v. 98, n. 6, p. 2049–2077, dez. 2023.

POORTER, L. et al. Biomass resilience of Neotropical secondary forests. **Nature**, v. 530, 211–214. 2016.

POORTER, L. et al. Wet and dry tropical forests show opposite successional pathways in wood density but converge over time. **Nature Ecology & Evolution**, v. 3, p. 928–934, 2019.

QUESADA, C. A. et al. Basin-wide variations in Amazon forest structure and function are mediated by both soils and climate. **Biogeosciences**, v. 9, n. 6, p. 2203–2246, 22 jun. 2012.

QUESADA, C. A. et al. Variations in chemical and physical properties of Amazon forest soils in relation to their genesis. **Biogeosciences**, v. 7, n. 5, p. 1515–1541, 17 maio 2010.

R CORE TEAM. R: A language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2024. Disponível em: Acesso em: 27 jun. 2025.

REBOLA, R. C. et al. Land use intensity determines soil properties and biomass recovery after abandonment of agricultural land in an Amazonian biodiversity hotspot. **Forest Ecology and Management**, v. 482, p. 118838, 2021.

REIS, M. S. et al. Avoiding Invalid Transitions in Land Cover Trajectory Classification With a Compound Maximum a Posteriori Approach. **IEEE Access**, v. 8, p. 98787–98799, 2020.

REIS, M. S. et al. Retrieval of land-use history in shifting cultivation systems in the Amazon: the synergy between field data and Landsat time series classification. [S.d.]. 2025

RICKLEFS, R. E. Community Diversity: Relative Roles of Local and Regional Processes. **Science**, v. 235, n. 4785, p. 167–171, 9 jan. 1987.

ROZENDAAL, D. M. A. et al. Biodiversity recovery of Neotropical secondary forests. **Science Advances**, v. 5, n. 3, 6 mar. 2019.

RSTUDIO TEAM. RStudio: Integrated Development Environment for R. Boston: Posit Software, PBC, 2022. Acesso em: 27 jun. 2025.

SANCHEZ-MARTINEZ, P. et al. Phylogenetic conservatism in the relationship between functional and demographic characteristics in Amazon tree taxa. **Functional Ecology**, v. 39, n. 1, p. 181–198, jan. 2025.

SILVA JUNIOR, C. A. et al. Atributos químicos do solo sob conversão de floresta Amazônica para diferentes sistemas na região Norte do Pará, Brasil. **Bioscience Journal**. v. 28, n. 4, p. 566–572, jul./ago. 2012.

SOCOLAR, J. B. et al. How Should Beta-Diversity Inform Biodiversity Conservation? **Trends in Ecology & Evolution**, v. 31, n. 1, p. 67–80, jan. 2016.

SOLAR, R. R. et al. How pervasive is biotic homogenization in human-modified tropical forest landscapes? **Ecology Letters**, v. 18, n. 10, p. 1108–1118, out. 2015.

TABARELLI, M., P. et al. The ‘few winners and many losers’ paradigm revisited: Emerging prospects for tropical forest biodiversity. **Biological Conservation**, 155, 136–140. 2012.

TAVARES, J. V. et al. Basin-wide variation in tree hydraulic safety margins predicts the carbon balance of Amazon forests. **Nature**, v. 617, n. 7959, p. 111–117, 4 maio, 2023.

TER STEEGE, H. et al. Functional composition of the Amazonian tree flora and forests. **Communications Biology**, v. 8, n. 1, p. 355, 3 mar. 2025.

TER STEEGE, H. et al. Mapping density, diversity and species-richness of the Amazon tree flora. **Communications Biology**, v. 6, n. 1, p. 1130, 8 nov. 2023.

TUCKER, C. M. et al. A Guide to Phylogenetic Metrics for Conservation. *Community Ecology and Macroecology*. **Biological Reviews**. 92, no 2, 698–715, 2017.

TURNER, M. G. Disturbance and landscape dynamics in a changing world. **Ecology**. v. 91. p. 2833–2849. 2010.

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

UHL, C. et al. Early Plant Succession after Cutting and Burning in the Upper Rio Negro Region of the Amazon Basin. **The Journal of Ecology**, v. 69, n. 2, p. 631, jul. 1981.

VAN BREUGEL, M. et al. Feedback loops drive ecological succession: towards a unified conceptual framework. **Biological Reviews**, p. brv.13051, 16 jan. 2024.

VAN BREUGEL, M. et al. Soil nutrients and dispersal limitation shape compositional variation in secondary tropical forests across multiple scales. **Journal of Ecology**, v. 107, n. 2, p. 566–581, 2018.

VAN VLIET, N. et al. “Slash and burn” and “shifting” cultivation systems in forest agriculture frontiers from the Brazilian Amazon. **Society & Natural Resources: An International Journal**. 2013.

WALKER et al. Land use and land cover dynamics in the Brazilian Amazon: an overview. **Ecological Economics**, v. 18, p. 67–80, 1996.

WALKER, L. R. and Chapin, F. S.III. Interactions among processes controlling successional change. **Oikos** 50, 131–135. 1987.

WEBB, C. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*. v. 33:475-505, 2002.

WHITTAKER, R. H. Evolution and measurement of species diversity. **TAXON**, v. 21, n. 2–3, p. 213–251, maio 1972.

WUERGES, M. et al. Local heterogenisation and regional homogenisation linked to habitat loss induced by dams in riparian forests of the Brazilian Atlantic Forest. **Scientific Reports**, v. 14, n. 1, p. 25240, 24 out. 2024.

ZUQUIM, G. et al. The importance of soils in predicting the future of plant habitat suitability in a tropical forest. **Plant and Soil**, v. 450, n. 1–2, p. 151–170, maio 2020.