



Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação
Centro de Ciências Biológicas e da Saúde
Universidade Federal de Mato Grosso Do Sul

**Compreendendo a influência dos métodos de restauração na
diversidade filogenética de arbóreas na Mata Atlântica**

Renata Dias Silva



Campo Grande
agosto 2022

Compreendendo a influência dos métodos de restauração na diversidade
filogenética de arbóreas na Mata Atlântica

Renata Dias Silva

Dissertação apresentada como requisito para
a obtenção do título de **Mestre em Ecologia**,
pelo Programa de Pós-graduação em Ecologia
e Conservação, Universidade Federal de Mato
Grosso do Sul.

Orientadora: Letícia Couto Garcia

Banca avaliadora

- Dra Marcela Firens da Silveira - Instituto Ekos Brasil)

- Dra Débora Rother - UFSCAR

- Dr Flávio Macedo Alves - UFMS

Agradecimentos

Agradeço a minha orientadora, Dra. Leticia Couto Garcia, por toda dedicação colocada neste projeto e no meu crescimento profissional.

Agradeço, também, a importante contribuição feita pela banca de avaliação do trabalho, Dra Marcela Firens da Silveira, Dra Débora Rother e Dr Flávio Macedo Alves. Aos laboratórios que nos cederam seus dados, LERF (Laboratório de Ecologia e Restauração Florestal) e LASTROP (Laboratório de Silvicultura Tropical), em especial à Bruna Pereira de Azevedo e ao Ricardo Gomes César bem como pelas suas contribuições prévias. A doutoranda Aline Giroux, ao Dr Mauricio Gomes e ao Dr Luiz Gustavo Oliveira pela contribuição nas análises dos dados. Agradeço também, as colegas de vida e de trabalho que corroboraram de forma significativa, de maneira pessoal e profissional, com o desenvolvimento e melhoria desta dissertação.

Por fim, agradeço ao programa de pós-graduação em Ecologia e Conservação (PPGEC - UFMS) e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo apoio prestado durante todo o desenvolvimento do mestrado.

Índice

Resumo	01
Abstract	02
Introdução	03
Métodos	06
Locais de estudo	06
Arvore filogenética; Diversidade Filogenética	9
Análises Estatísticas	9
Resultados	10
Diversidade filogenética	15
Discussão	17
Implicações para as práticas de restauração	20
Referências bibliográficas	21

Resumo

Ao iniciar um projeto de restauração, são necessárias algumas avaliações da área para que sejam feitas escolhas mais adequadas à sua recuperação. Dentre as escolhas, o método de restauração (ativa ou passiva) é uma escolha relevante que deve ser usada de acordo com os objetivos do projeto, recursos financeiros, nível de resiliência e histórico de uso da terra do local. A maioria dos métodos de restauração não consideram a diversidade filogenética como um elemento importante. Entretanto, a Society for Ecological Restoration International sugere a avaliação da diversidade como um atributo determinante no sucesso da restauração ecológica. Dentre as várias formas existentes de diversidade, a diversidade filogenética é um indicativo da história evolutiva das comunidades. Assim, nosso objetivo foi avaliar qual método de restauração, ativo ou passivo, promove uma maior diversidade filogenética de espécies arbóreas em áreas de restauração da Mata Atlântica. Para isso, consideramos idade, cobertura florestal e solo por serem fatores conhecidos por afetarem a taxa de recuperação florestal. Avaliamos espécies arbóreas de 36 áreas de restauração passiva e 13 áreas de restauração ativas presentes no Estado de São Paulo, utilizando a diversidade filogenética como métrica. Comparamos a diversidade filogenética entre os métodos de restauração e verificamos se a diversidade filogenética era influenciada pelo método de restauração, tempo de restauração e/ou porcentagem de areia utilizando uma PCoA e modelo linear generalizado (GLM). Nosso estudo mostra que a recuperação da diversidade filogenética da comunidade foi semelhante para ambas as estratégias de restauração, inseridas em matrizes de paisagem similares. Assim, áreas em restauração com estratégias passivas e ativas podem proporcionar valores similares de recuperação filogenética favorecendo também a colonização de genótipos nativos adaptados localmente, aptos a construir ecossistemas resilientes.

Palavras-chave: Ecologia da restauração, Floresta Estacional Semidecidual, floresta tropical, filogenia, Recuperação de diversidade

Abstract

When starting a restoration project, some considerations of the area are required aiming more appropriate choices for its recovery. Among the alternatives, the restoration method (active or passive) is a relevant decision and should be made according to the project aims, availability of financial resources, level of resilience, and land use history of the site. The Society for Ecological Restoration International suggests the evaluation of attributes to determine the success of ecological restoration, and diversity is one of these attributes. Amongst several possibilities of diversity types, phylogenetic diversity is a clue of evolutionary history of communities. Hence, our aim was to evaluate which restoration method, active or passive, promotes a greater phylogenetic diversity of tree species in Atlantic Forest restoration areas, considering age, forest cover and soil as factors known to affect the rate of forest recovery. We evaluated tree species from 36 passive restoration areas and 13 active restoration areas present in the State of São Paulo, using phylogenetic diversity as a metric. We compared the phylogenetic diversity between the restoration methods and verified whether phylogenetic diversity was influenced by the restoration method, restoration time, and/or sand percentage by using a PCoA and generalized linear model (GLM). Our study showed that the recovery of the phylogenetic diversity of the community was similar for both restoration strategies, inserted in similar landscape matrices. Hence, restoration sites with passive and active strategies can provide similar values of phylogenetic recovery, also favoring the colonization of locally adapted native genotypes, able to build resilient ecosystems.

Key-words: diversity recovery; phylogeny; Restoration Ecology; Seasonal semi-deciduous forest; tropical forest

Introdução

Como, quando e onde restaurar florestas tropicais tornou-se tema de grande relevância no enfrentamento dos desafios relacionados às mudanças climáticas, perda de biodiversidade e desertificação (United Nations Framework Convention on Climate Change, 2015). A restauração ecológica pode ser definida como um processo de recuperação ecossistêmica (Gann et al. 2019), abrangendo áreas de conhecimento visando estratégias com melhores resultados na reversão da degradação ambiental (Perring et al. 2015), combinando esforços de corporações, sociedade acadêmicas, pessoas, políticos e agências sem fins lucrativos na superação dos efeitos do aquecimento global (Aronson 2020).

Ao iniciar um projeto de restauração, são necessárias algumas avaliações da área para que sejam feitas escolhas mais adequadas à sua recuperação. Dentre as escolhas, o método de restauração ideal (ativa ou passiva) é uma escolha relevante que deve ser usada de acordo com os objetivos do projeto, recursos financeiros, presença de ecossistemas de referência e histórico de uso da terra do local (Holl e Aide 2011). A restauração ativa é frequentemente indicada para áreas onde a regeneração natural é prejudicada, como locais isolados com desmatamento extenso, baixas taxas de precipitação e longa história de distúrbios intensos ou usos da terra que levaram a grave degradação do solo (Chazdon & Guariguata 2016). Por outro lado, a regeneração natural é iniciada em locais (terras degradadas abandonadas por exemplo) onde é possível a colonização de espécies oportunistas e localmente adaptadas, resultando em um processo dinâmico estocástico de restauração florestal que leva a uma maior diversidade de espécies vegetais nativas adaptadas localmente (Chazdon 2008). A decisão quanto ao uso do método de restauração, ativo ou passivo, pode envolver também, a rejeição desta dicotomia passiva/ativa, o que possibilita que as práticas de restauração ecológica sejam feitas de forma unificada, ao longo de um continuum de intervenção

(Chazdon et al 2021). É bastante relevante que o potencial de regeneração natural da área seja considerado (Brançalion et al. 2016), pois muitas vezes, apenas a interrupção do uso da terra é suficiente para que a área se recupere (Meli et al. 2017). Poucas comparações robustas dos resultados ecológicos de regeneração natural versus ativa foram abordadas (Crouzeilles et al. 2017, Meli et al. 2017, Bonner et al. 2013, Shoo e Catterall 2013).

Os processos que criam e mantêm as áreas restauradas são influenciados por dinâmicas ecológicas e culturais em escalas amplas, sendo o sucesso no desenvolvimento da restauração, dependente, além da escala local, no contexto da paisagem (Naveh 1994, Bell et al. 1997, Leite et al., 2013). Compreender os fatores da paisagem que moldam a restauração florestal é de suma importância no planejamento de intervenções mais eficazes, visto que, a recuperação depende de diferentes atores associados ao seu desenvolvimento (César et al., 2021, Norden et al., 2015). Pesquisas anteriores demonstram que a cobertura florestal, conectividade e tempo de restauração afetam a abundância e a composição da comunidade, bem como a probabilidade e a qualidade da regeneração em seus diferentes estágios sucessionais (Martin, Newton e Bullock 2013; Crouzeilles et al., 2020; Molin et al., 2017). Contudo, poucos estudos consideram o efeito destes fatores de forma combinada, visto que, podem interagir uns com os outros, influenciando o potencial de sucesso na regeneração (Cesar et al., 2021, Liu & Ferry Slik, 2014).

A Society for Ecological Restoration International sugere a avaliação de atributos para determinar o sucesso da restauração ecológica, e, entre estes atributos, está a diversidade (SER 2019). Neste sentido, a diversidade filogenética consiste em uma abordagem que mede a quantidade de história evolutiva das comunidades (Purvis et al. 2000) através de árvores filogenéticas que representam a hipótese da evolução das relações entre as espécies (Winter 2013). Quanto mais diferentes filogeneticamente forem as espécies de uma comunidade, mais atributos distintos e únicos elas possuem (Tucker et al. 2017; Webb 2000), apresentando tal comunidade,

uma maior diversidade filogenética. Às mudanças na estrutura filogenética demonstraram ter consequências importantes para os processos e funções ecossistêmicas com um grande potencial de aplicação dentro da ecologia da restauração (Hipp 2015), por exemplo, produtividade, estabilidade, suporte para níveis tróficos mais altos e resistência à invasão e herbivoria (Cadotte et al., 2009; Srivastava et al., 2012). Embora evidências indiquem grandes benefícios no avanço da ciência através da incorporação da filogenia na ecologia da restauração (Hipp 2015), considerando métricas de paisagem, ainda há uma grande lacuna nos estudos com essa abordagem.

Nosso objetivo foi avaliar qual método de restauração, ativo ou passivo, promove uma maior diversidade filogenética de espécies arbóreas em áreas de restauração da Mata Atlântica, considerando alguns fatores conhecidos por afetar a taxa de recuperação florestal. Tais fatores são: a porcentagem de areia no solo, cobertura florestal, uso anterior do solo e o tempo decorrido desde o início da restauração (Chazdon e Guariguata 2016, Latawiec et al., 2016, Poorter et al., 2016, Crouzeilles et al., 2017, Matos et al. 2017, Reid 2018). Por exemplo, incluímos a porcentagem de areia como variável de solo não para testar hipóteses específicas sobre tais efeitos, mas, a fim de levar em conta uma variável local relacionada à intensidade do uso do solo anterior (César et al. 2021) e a retenção de água, que pode afetar tanto o crescimento da floresta restaurada quanto a composição das espécies (Toledo et al. 2018), sendo um preditor significativo da composição filogenética em restaurações (Barak et al. 2017). Em relação à idade, a divergência filogenética tende a ser maior em áreas mais antigas, no caso da restauração passiva (Morel et al 2017). Ademais, temos a premissa de que paisagens restauradas de forma ativa estariam inseridas em um contexto mais amplo de resiliência, sujeitas a um filtro excludente de locais mais aptos a recuperação, quando comparada a áreas restauradas passivamente, que possuem viés de seleção de áreas positivo, apresentando valores superiores de diversidade (Reid et al. 2018, Meli et al. 2017). Além disso, as restaurações ativas tenderiam a ter uma composição básica de principais espécies

provenientes de viveiros que cultivam um conjunto de espécies arbóreas com baixa representação de grupos funcionais diversificados (Vidal et al. 2019), as quais poderiam estar filogeneticamente mais relacionadas. Assim, considerando a premissa de restaurações ativas serem inseridas em ambientes mais degradados e fragmentados, estes ambientes tendem a ter maior dominância de espécies com um subconjunto de espécies, conforme descoberto por Matos et al (2017). Já as áreas em restauração passiva, por estarem em paisagens mais resilientes e que poderiam receber colonização de todas as linhagens do entorno, hipotetizamos que tenderiam a ter maior diversidade filogenética.

MATERIAL E MÉTODOS

Áreas de estudo

Localizada na região neotropical, a Mata Atlântica é um hotspot de biodiversidade com aproximadamente 20 mil espécies de plantas com alto percentual de endemismo (Myers et al. 2000, Lima et al. 2020), o que a torna a região mais ameaçada do país (Klink e Machado, 2005; Ribeiro et al., 2009). Essa floresta tropical sofreu um intenso processo de desmatamento e mudança de uso da terra, permanecendo apenas 28% de sua cobertura vegetal original (Rezende et al. 2018), ameaçando a sobrevivência da fauna e flora local e a prestação de serviços ecossistêmicos (Emer et al. 2019; Mitchell et al. 2015).

Os dados do nosso estudo são de áreas em restauração localizadas na fitofisionomia de Floresta Estacional Semidecidual, distribuídas no Estado de São Paulo nas bacias hidrográficas de Corumbataí, de Piracicaba-Capivari-Jundiaí, do Médio Paranapanema, Mogi-Guaçu, Tietê/Jacaré. As florestas semidecíduas são caracterizadas pelo clima sazonal, com queda parcial de folhagem durante o inverno, e dominadas por gêneros amazônicos e

comuns na Mata Atlântica como *Parapiptadenia*, *Peltophorum*, *Handroanthus* e *Astronium* (IBGE 2012). Atualmente, as terras na bacia hidrográfica de Corumbataí são usadas para produzir principalmente cana-de-açúcar e pastos (César et al. 2018).

Os dados dos projetos de restauração compõem o banco de dados de monitoramento do Laboratório de Ecologia e Restauração Florestal (LERF) e do Laboratório de Silvicultura Tropical (LASTROP) da Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo. Estes bancos de dados contêm informações sobre a riqueza, composição e abundância de espécies de plantas de projetos de restauração que ultrapassam 450.000m² de área de amostragem. Selecionamos os projetos com área total amostrada >100m², com inclusão de indivíduos com DAP ≥ 5 , que tenham sido identificados a nível de espécie ou gênero, incluindo as espécies exóticas ao domínio da Mata Atlântica. A idade mínima de restauração foi determinada de acordo com o tipo de método, visto que, a restauração passiva exige maior tempo para recuperar a riqueza e atingir valor semelhante a áreas de referência (Londe et al. 2020). Tivemos assim, áreas restauradas acima de 20 anos para estratégia passiva, e 10 anos para estratégia ativa (Londe et al. 2020, Suganuma e Durigan 2014). Aplicados os critérios de inclusão, obtivemos 36 projetos de restauração passiva e 13 projetos de restauração ativa, totalizando 49 projetos com idades que variaram de 10 a 61 anos.

Levantamos os dados de tamanho das áreas, e para as áreas em restauração que não tinham essa informação explícita na base de dados, calculamos o valor médio das áreas amostradas de acordo com a técnica de restauração utilizada. Reunimos informações sobre o tempo decorrido desde o início da restauração, uso anterior do solo e porcentagem de areia em cada sítio restaurado (usamos Soilgrids como base de dados; imagens de mapa base ArcGis 10.3, satélites DigitalGlobe 2010–2011). Para isso, usamos as informações disponíveis no conjunto de dados do Laboratório de Ecologia e Restauração Florestal da

Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz. A fim de caracterizar a paisagem das áreas (ver a variação da % de cobertura de vegetação) a partir de imagens de alta resolução (imagens de mapa base ArcGis 10.3, satélites DigitalGlobe 2010–2011) estimamos a cobertura florestal média em um buffer de 1 km (César et al. 2021) no entorno de cada área em restauração.

Checamos a normalidade dos dados referentes à cobertura florestal usando teste de Shapiro-Wilk (Shapiro e Wilk 1965) (ver no material suplementar). Uma vez que os dados não obedeceram à assunção de normalidade do teste T (Pearson 1968), usamos o teste de Wilcoxon (Conover, 1971) para verificar se a porcentagem de cobertura florestal difere entre os áreas com diferentes métodos de restauração. Verificamos a influência do uso anterior do solo nos dois métodos de restauração através de uma análise PCoA, contudo, não obtivemos resultado claro, sendo necessários mais testes acerca do uso anterior, o que nos fez descartar esta variável nas análises seguintes (ver material suplementar).

Árvore filogenética

As filogenias foram construídas usando a função phylo.maker do pacote V.Phylomaker R (Jin & Qian 2019). Usamos a abordagem do cenário 3 para vincular na árvore filogenética as espécies que estavam ausentes da mega-árvore (Qian & Jin 2016; Jin & Qian 2019). Para gêneros ausentes, a nova ponta é inserida no meio do ramo da família; no entanto, se o comprimento do ramo familiar for maior que 2/3 do total comprimento do ramo da família, o novo gênero é inserido no ponto 1/3 superior de todo o comprimento do ramo familiar (Jin & Qian 2019; Qian & Jin 2016). A taxonomia e a nomenclatura das espécies de plantas arbóreas seguem a The Plant List (<http://www.theplantlist.org>).

Diversidade filogenética

Diferentes processos evolutivos levam tempos distintos para acontecer, sendo relevante medir profundidades diversas da árvore filogenética (Mazel et al. 2016). Sendo assim, para cada método de restauração, calculamos a diversidade filogenética usando as métricas de distância média de pares (MPD) e distância média do táxon mais próximo (MNTD) (Webb 2000). O MPD calcula a distância filogenética média entre todas as espécies em uma amostra e reflete a quantidade de história evolutiva dentro de toda a árvore filogenética. O MNTD calcula a distância filogenética média de cada espécie para seu parente mais próximo em uma amostra e reflete as relações filogenéticas recentes, perto da ponta da árvore filogenética (Webb 2000). Calculamos a diversidade filogenética usando o pacote *picante* R (Kembel et al. 2010). Nosso conjunto de dados é composto por restaurações com diferentes idades, portanto, testamos se a idade de restauração poderia influenciar os padrões filogenéticos. Mantemos em nossas análises, as espécies exóticas, pois elas estavam presentes nas comunidades estudadas e ambos os métodos de restauração tiveram baixa representação dessas espécies, conforme demonstrado pelos resultados na seção seguinte (4,7% do total nas áreas de restauração passiva e 7,2% do total nas de restauração ativa). Testamos também, através de modelos lineares generalizados, se a porcentagem de areia do solo estaria influenciando nos padrões filogenéticos. Realizamos toda a análise em ambiente R (R Core Equipe, 2021).

Análises estatísticas

Usamos a análise de coordenadas principais (PCoA) como uma ferramenta de ordenação exploratória, baseada em matrizes de dissimilaridade de Bray-Curtis (McCune e Mefford, 1999) para avaliar as diferenças na composição da comunidade restaurada. As contribuições do método de restauração, tempo de restauração e porcentagem de areia na

composição da diversidade filogenética foram exploradas ajustando um eixo para cada fator, através de três modelos:

- tempo de restauração + % de areia + método de restauração
- método de restauração + tempo de restauração + % de areia
- % de areia + método de restauração + tempo de restauração

Uma vez que a média da porcentagem de cobertura florestal das áreas ficou acima de 30%, conforme demonstrado pelos resultados na seção seguinte, não foi inserida em nossas análises de efeitos em função de sua baixa importância para estimar a ocorrência de espécies florestais quando a paisagem possui faixas de cobertura com tamanhos relativamente grandes (acima de 30%) ou consideradas “fonte de biodiversidade” (entre 40% e 60%) (Tambosi et al. 2013), que é o caso das nossas áreas de restauração, ativas e passivas (ver na seção resultados na Figura 2), se caracterizando como um preditor não significativo de biodiversidade (Lennox et al. 2018, Cesar et al. 2021, Holl et al. 2016, Letcher e Chazdon 2009).

Utilizamos modelos lineares generalizados (GLM) a fim de avaliar se a diversidade filogenética das áreas em restauração diferia em função do seu método de restauração, tempo de restauração ou porcentagem de areia (variáveis preditivas), tendo como variável resposta a diversidade filogenética. A análise de coordenadas principais (PCoA) e modelo linear generalizado (GLM) foi feita em ambiente R (R Core Equipe, 2021) utilizando o pacote “vegan” e “gamlss” respectivamente.

Resultados

Nosso conjunto de dados contém um total de 299 espécies arbóreas (264 identificadas a nível de espécie e 35 a nível de família), pertencentes a 57 famílias. Nas áreas em restauração

passiva encontramos ao todo 188 espécies, sendo nove de espécies exóticas (4,7% do total), distribuídas em 3.028 indivíduos nativos e 160 exóticos (5,3% do total). Já nas áreas em restauração ativa encontramos ao todo 165 espécies, sendo 12 espécies exóticas (7,2% do total), distribuídas em 1.368 indivíduos nativos e 43 exóticos (3,1% do total). A composição das espécies de maior abundância da restauração passiva é diferente das espécies presentes no método ativo (Figura 1). Nos locais de restauração ativa, a riqueza variou de 17 a 52, e nas áreas de restauração passiva de 2 a 26. O tempo na restauração ativa foi de 10 a 61 anos e no método passivo foi entre 20 e 48,5 anos. A porcentagem de cobertura florestal variou de 3% a 94% nas restaurações ativas (média de 34,62%), e de 11% a 67% nas áreas recuperadas pelo método passivo (média de 42,45%). A cobertura florestal ($w=143$, $p=0,17$) (Figura 2) foi similar para os dois tipos de restauração, o que nos possibilitou avaliar a restauração ativa e regeneração natural em uma mesma matriz de paisagem, já que com solos similares, possuem probabilidade semelhante de recuperação florística (Diaz-Garcia et al. 2020).

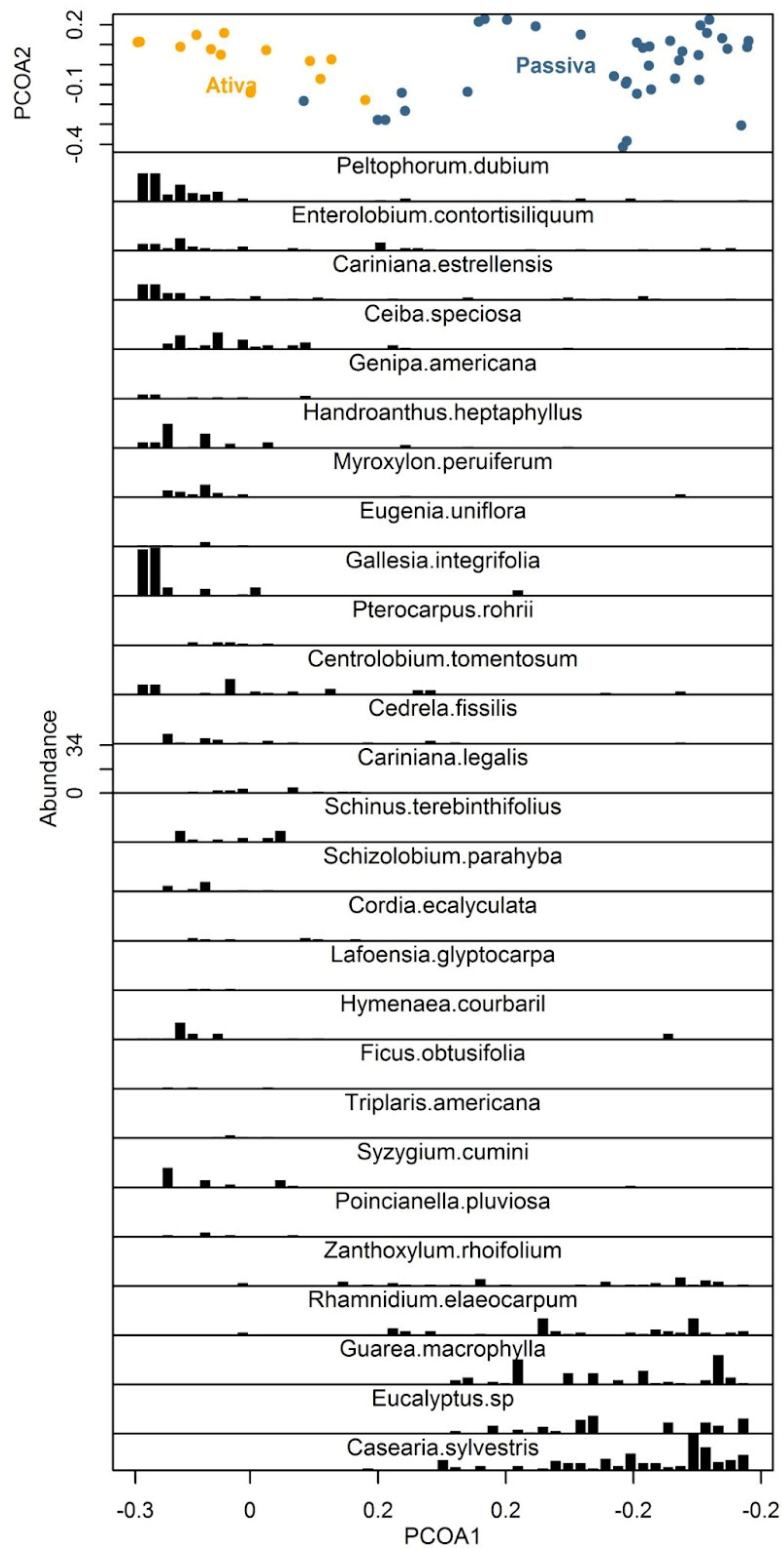


Figura 1: Abundância das principais espécies presentes nos métodos de restauração ativa (laranja) e passiva (azul). A composição das espécies mais abundantes no método ativo difere das espécies mais abundantes na restauração passiva.

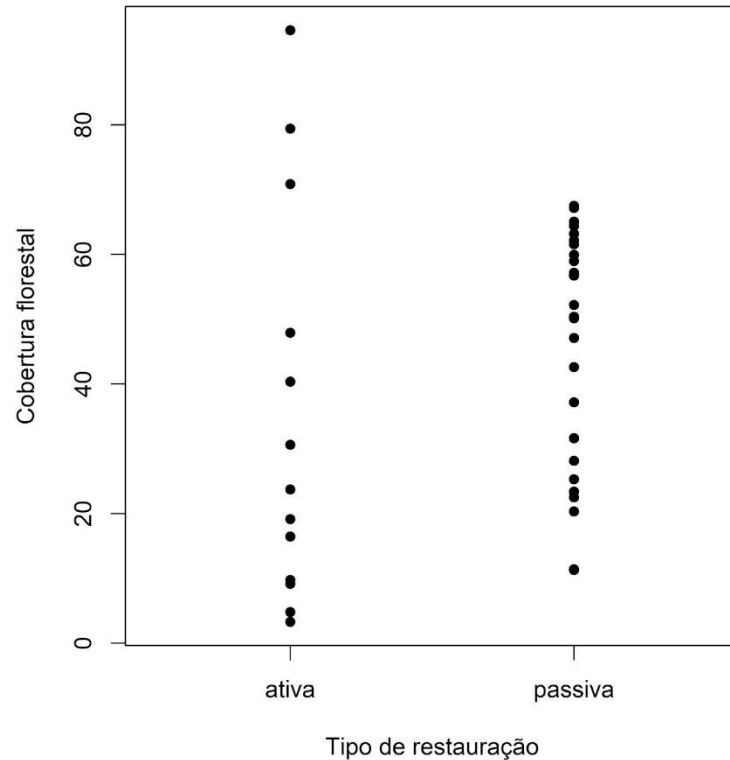


Figura 2: Distribuição dos valores de cobertura florestal nos dois métodos de restauração, ativo e passivo.

Diversidade filogenética

A distância filogenética média entre as espécies (MPD) e as relações evolutivas mais recentes (MNTD) não apresentaram resultado demonstrando variação significativa entre os métodos de restauração ativo e passivo (Tabela 1). As relações evolutivas mais recentes (MNTD) apresentaram resultados significativos apenas para tempo de restauração, reflexo da composição distinta das espécies mais abundantes (Figura 3 e 4).

Tabela 1: Estimativas de distância filogenética média entre as espécies (MPD) e as relações evolutivas mais recentes (MNTD) e seus valores P referentes a variáveis que podem interferir ou não na diversidade filogenética.

Variáveis	Estimativa (MNTD)	Valor P (MNTD)	Estimativa (MPD)	Valor P (MPD)
Tipo de restauração	-0,111	0,204	-5,571	0,498
Tempo de restauração	0,183	0,041	0,02	0,933
Porcentagem de areia	0,0005	0,111	-0,006	0,850

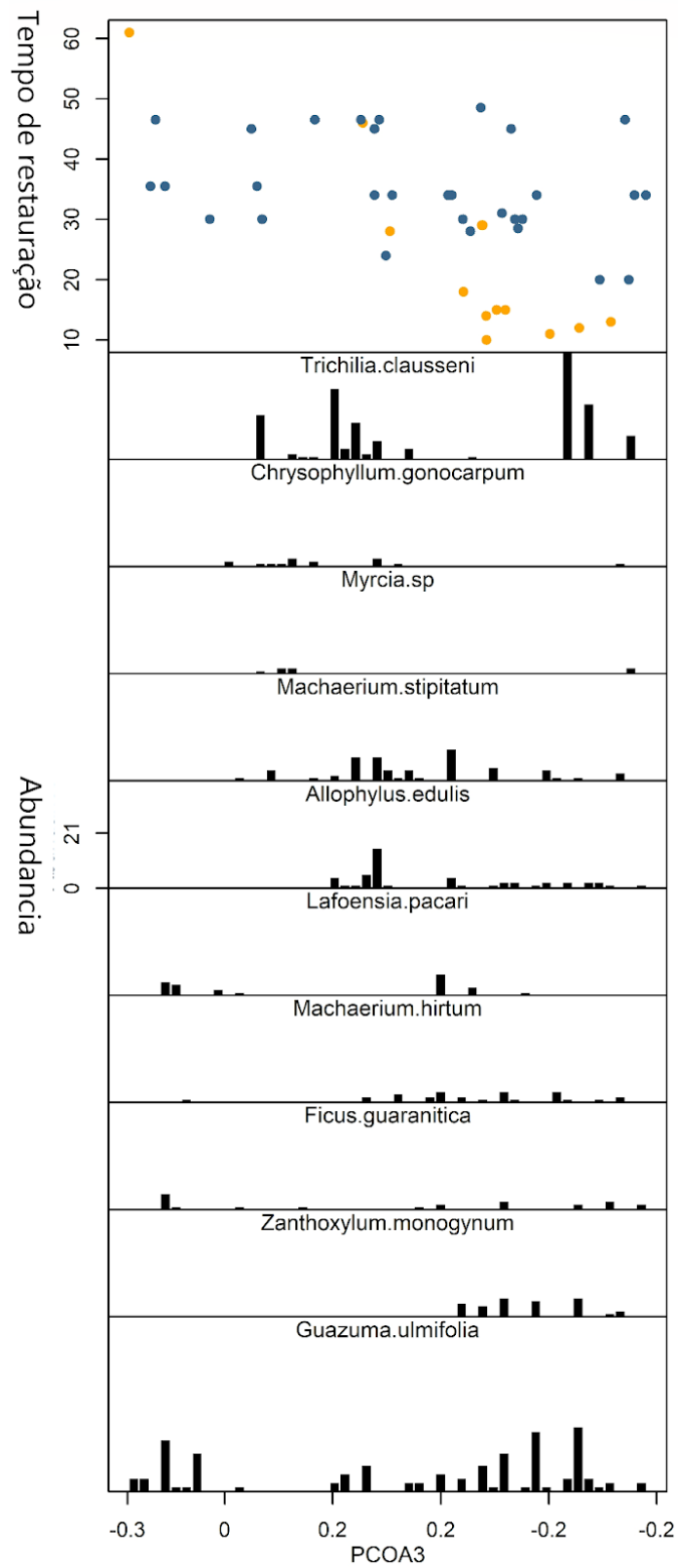
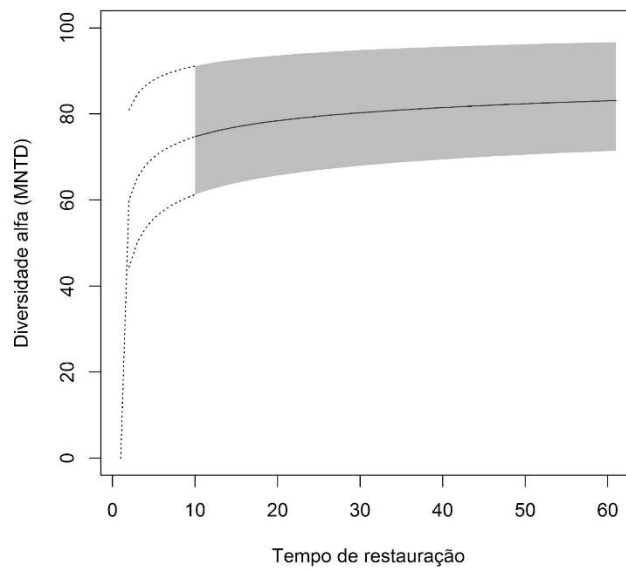


Figura 3: Abundância das espécies nos métodos de restauração ativo (laranja) e passivo (azul) em diferentes idades de recuperação de área.

Método ativo de restauração



Método passivo de restauração

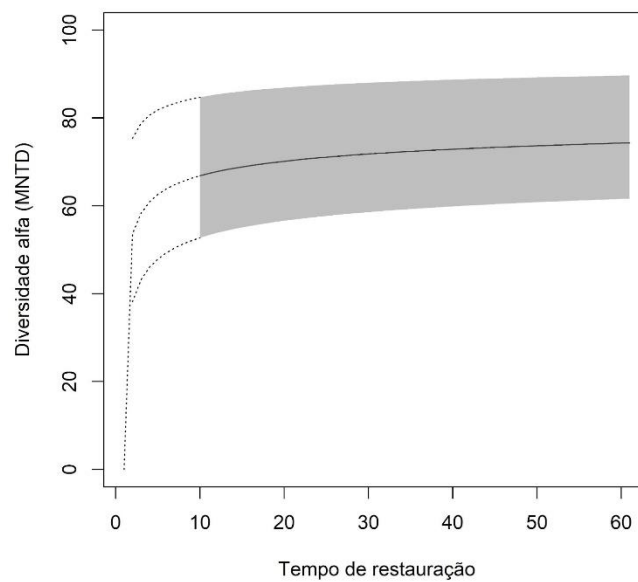


Figura 4: Representação do aumento da diversidade filogenética (MNTD) em função do tempo decorrido desde o início do processo de recuperação. Os métodos de restauração não apresentaram influência significativa na diversidade alfa (MNTD).

A análise de coordenadas principais (PCoA) e GLM demonstrou que a diversidade filogenética foi influenciada principalmente pelo tempo decorrido desde o início do processo ($p=0,001$) de restauração, independentemente do método utilizado para tal ($p<10$ elevado a menos 16), estando a porcentagem de areia sem influência significativa ($p=0,83$) no aumento ou diminuição da diversidade filogenética (Figura 5, Tabela 1).

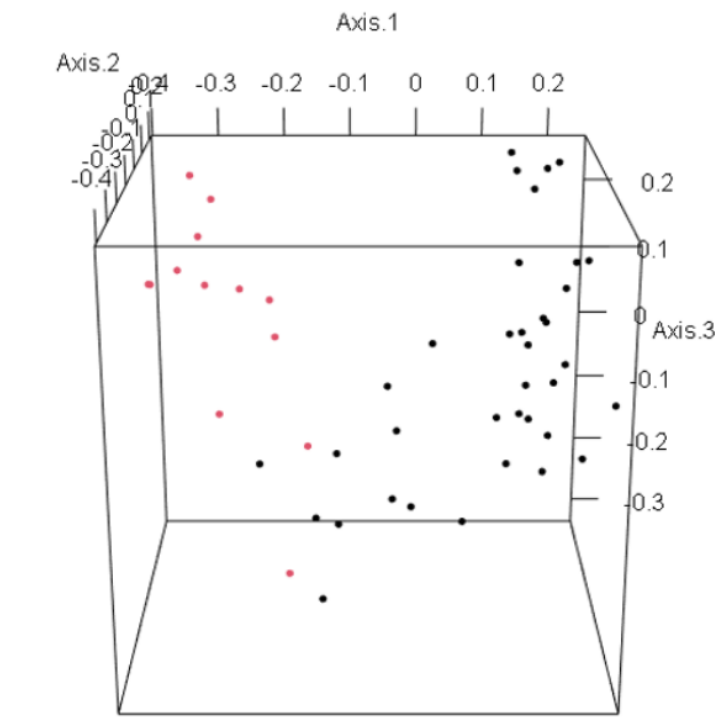


Figura 5: Análise de coordenadas principais (PCoA) e GLM com o eixo 1 correspondendo ao método de restauração, sendo o ativo (vermelho) e o passivo (preto), eixo 2 corresponde a porcentagem de areia e eixo 3, tempo decorrido desde o início da restauração.

Discussão

Apesar da composição florística das espécies mais abundantes apresentar um padrão distinto quanto ao método de restauração, no geral, nosso estudo mostra que a recuperação da diversidade filogenética da comunidade foi semelhante para ambas as estratégias de

restauração, inseridas em matrizes de paisagem similares com relação a recuperação de sua flora (Diaz-Garcia et al. 2020). Ainda que a filogenia seja o principal componente modulador da variação na composição florística em habitats florestais (Pereira et al. 2021), as mudanças filogenéticas em comunidades de espécies arbóreas, ocorridas devido a fragmentação de habitat tropical, não mostram padrão consistente (Mattos et al. 2016). A diversidade filogenética aumentou ao longo do tempo nos dois métodos de restauração, conforme esperávamos, corroborando com estudos anteriores (Ferreira et al. 2018, Lennox et al. 2018, de la Peña-Domene et al. 2013, Cesar et al. 2021, Chazdon et al. 2021). Contudo, análises comparativas recentes sugerem que a recuperação passiva da floresta é altamente estocástica e nem sempre previsível pela idade, dificultando generalizações sobre a recuperação florestal (Norden et al 2015). Intervenções de restauração ativa são, muitas vezes, impulsionadas pelo desejo de transformar rapidamente um ecossistema degradado em um ecossistema restaurado (Chazdon et al. 2021). No entanto, estudos recentes demonstraram que a diversidade de um ambiente pode ser recuperada rapidamente utilizando intervenções humanas mínimas (isolamento da área, por exemplo), que não chegam a ser classificadas como intervenções de restauração ativa (Letcher et al. 2009, Chazdon e Guariguata 2016). Intervenções de restauração eficazes emergem de uma compreensão do potencial de recuperação e superação de obstáculos que limitam a recuperação ecossistêmica (Chazdon et al. 2021).

Em relação a distância média entre pares (MPD), os métodos de restauração ativo e passivo possuem agrupamento filogenético semelhante, ou seja, as espécies presentes nos diferentes tipos de restauração não estão relacionadas entre si de maneira significativamente diferente, apresentando comunidades com quantidade de história evolutiva análogas (Vane-Wright et al. 1991). Nas relações evolutivas mais recentes (MNTD), as áreas em restauração de forma ativa e passiva mostraram valores similares, contrariando nossa hipótese de que o

método teria uma influência sobre este atributo filogenético. Isso significa que os gêneros e as espécies estão distantes entre si na árvore filogenética na mesma intensidade nos dois métodos de restauração. Ou seja, por mais diversos que podem ter sido esses plantios de restauração ativa, sua diversidade filogenética foi similar à de áreas restauradas de forma passiva. Este resultado pode ser explicado pela supressão a qual espécies ruderais, gramíneas e arbustos estão sujeitas na fase inicial dos tratamentos silviculturais da restauração ativa, geralmente por uso de herbicidas, onde não ocorre uma substituição sucessional progressiva, que considere a capacidade de recuperação natural inicial da área (Holl e Brancalion 2020, Johnstone et al. 2016, Meli et al. 2017). Esses estágios iniciais da sucessão florestal fornecem habitats importantes para espécies nativas de invertebrados e vertebrados que prosperam em áreas mais abertas (Chazdon et al 2021), e oferecem serviços de dispersão de sementes fundamentais no início da restauração (Reid et al. 2015). Nossos resultados possibilitam incrementar através da análise filogenética a ideia de complementaridade na abordagem dos métodos de restauração. Pode ser interessante em diferentes aspectos (econômicos, sociais, ecológicos) observar a recuperação natural da floresta durante o período inicial de restauração para avaliar se a restauração passiva atingirá os objetivos de manejo antes de tomar decisões sobre a necessidade de possíveis formas de intervenção ativa na área (Reid 2018, Chazdon et al. 2021, Meli et al., 2017).

A porcentagem de espécies exóticas encontradas foi baixa nas áreas de métodos ativos e passivos. Incluímos as espécies exóticas em nossas análises com intuito de abordar a história evolutiva que recuperamos até agora no método ativo e passivo de restauração, considerando que a diversidade filogenética pode nos informar sobre processos sofridos por espécies nativas adultas que resistiram a presença de indivíduos exóticos durante a restauração. Dessa forma, ressalta-se a importância do uso da abordagem filogenética na

seleção de espécies para aumentar a sobrevivência de indivíduos nativos frente a concorrência com espécies exóticas (Schweizer et al. 2013). Para que a competição entre espécies nativas e exóticas deixe marcas filogenéticas, seus efeitos devem ser mais fortes do que outros fatores que influenciam a estrutura da comunidade (Mayfield & Levine 2010). Se não houver uma dominância clara de nicho ou processos competitivos que alterem a abundância das espécies na determinação da estrutura da comunidade, as consequências filogenéticas provavelmente serão aleatórias (Soliveres et al. 2012). Em diferentes escalas espaciais, as comunidades variam de superdispersas a aglomeradas no espaço do nicho ecológico, conferindo heterogeneidade espacial nos fatores que afetam a estrutura da comunidade filogenética (Bennett et al 2013), onde a resistência da comunidade às espécies exóticas está ligada à disponibilidade de nutrientes, não à diversidade filogenética (Bennett, Stotz e Cahill 2014), sugerindo que mais estudos abordem a filogenia, restauração e a ecologia de paisagens de forma combinada.

Implicações para as práticas de restauração

Mais estudos como o nosso, que comparem os resultados da recuperação passiva e ativa em uma mesma matriz de paisagem e com escala temporal significativa, são necessários para entender o processo de montagem de uma comunidade restaurada e o quanto de sua história evolutiva está sendo recuperada ao longo dos anos, em projetos já em andamento. Ademais, uma vez que, mesmo plantios com alta diversidade podem ter ausência de grupos funcionais e filogenéticos chave especialmente em florestas tropicais (Garcia et al. 2015, Wills et al. 2021), estudos que comparem esses resultados com remanescentes nativos também são necessários a fim de entender se os níveis de referência estão sendo atingidos pelas áreas em restauração.

Para as áreas serem restauradas é possível utilizar métodos combinados de restauração com estratégias complementares que abordam continuamente método passivo e ativo, visto a amplitude de abordagens ligadas a recuperação ecossistêmica (Mcdonald 2021, Chazdon et al. 2021). Incentivar a auto recuperação de uma área degradada pode trazer benefícios para além de uma redução significativa nos custos, pode favorecer a colonização de genótipos nativos adaptados localmente, aptos a construir ecossistemas resilientes (Falk 2017, Chazdon et al 2021). É de suma importância ressaltar que o resultado de projetos de restauração depende não apenas da abordagem de restauração selecionada e das condições biofísicas do local, mas é determinado por um conjunto de fatores socioeconômicos, institucionais e legais/políticos (Le et al. 2012), que se levados em consideração durante o planejamento/gestão da restauração, contribuirão para um uso mais eficaz de recursos financeiros e recuperação ecossistêmica.

Referências Bibliográficas

ARONSON, James et al. A world of possibilities: six restoration strategies to support the United Nation's Decade on Ecosystem Restoration. **Restoration Ecology**, v. 28, n. 4, p. 730-736, 2020.

BARAK, Rebecca S. et al. Restored tallgrass prairies have reduced phylogenetic diversity compared with remnants. **Journal of Applied Ecology**, v. 54, n. 4, p. 1080-1090, 2017.

BELL, Susan S.; FONSECA, Mark S.; MOTTEN, Little B. Linking restoration and landscape ecology. **Restoration ecology**, v. 5, n. 4, p. 318-323, 1997.

BENNETT, Jonathan A. et al. Increased competition does not lead to increased phylogenetic overdispersion in a native grassland. **Ecology letters**, v. 16, n. 9, p. 1168-1176, 2013.

BENNETT, Jonathan A.; STOTZ, Gisela C.; CAHILL JR, James F. Patterns of phylogenetic diversity are linked to invasion impacts, not invasion resistance, in a native grassland. **Journal of Vegetation Science**, v. 25, n. 6, p. 1315-1326, 2014.

BONNER, Mark TL; SCHMIDT, Susanne; SHOO, Luke P. A meta-analytical global comparison of aboveground biomass accumulation between tropical secondary forests and monoculture plantations. **Forest Ecology and Management**, v. 291, p. 73-86, 2013.

BRANCALION, Pedro HS et al. Balancing economic costs and ecological outcomes of passive and active restoration in agricultural landscapes: the case of Brazil. **Biotropica**, v. 48, n. 6, p. 856-867, 2016.

CADOTTE, Marc W. et al. Using phylogenetic, functional and trait diversity to understand patterns of plant community productivity. **PloS one**, v. 4, n. 5, p. e5695, 2009. CHAZDON, R.L. in *Tropical Forest Succession*, W. Carson, S. A. Schnitzer, Eds. (Wiley-Blackwell Publishing, 2008), pp. 384–408

CÉSAR, Ricardo G. et al. Early ecological outcomes of natural regeneration and tree plantations for restoring agricultural landscapes. **Ecological Applications**, v. 28, n. 2, p. 373-384, 2018.

CÉSAR, Ricardo G. et al. It is not just about time: Agricultural practices and surrounding forest cover affect secondary forest recovery in agricultural landscapes. **Biotropica**, v. 53, n. 2, p. 496-508, 2021.

CHAZDON, Robin L. Beyond deforestation: restoring forests and ecosystem services on degraded lands. **Science**, v. 320, n. 5882, p. 1458-1460, 2008.

CHAZDON, Robin L.; GUARIGUATA, Manuel R. Natural regeneration as a tool for large-scale forest restoration in the tropics: prospects and challenges. **Biotropica**, v. 48, n. 6, p. 716-730, 2016.

CHAZDON, Robin L. et al. The intervention continuum in restoration ecology: rethinking the active–passive dichotomy. **Restoration Ecology**, p. e13535, 2021.

CROUZEILLES, Renato et al. Ecological restoration success is higher for natural regeneration than for active restoration in tropical forests. **Science Advances**, v. 3, n. 11, p. e1701345, 2017.

CONOVER, W. J. The Wilcoxon signed rank test. **Practical nonparametric statistics**. Wiley, New York, p. 206-216, 1971.

DE LA PEÑA-DOMENE, Marinés; MARTÍNEZ-GARZA, Cristina; HOWE, Henry F. Early recruitment dynamics in tropical restoration. **Ecological applications**, v. 23, n. 5, p. 1124-1134, 2013.

DE LA PEÑA-DOMENE, Marinés; MINOR, Emily S.; HOWE, Henry F. Restored connectivity facilitates recruitment by an endemic large-seeded tree in a fragmented tropical landscape. **Ecology**, v. 97, n. 9, p. 2511-2517, 2016.

DE LIMA, Ricardo Faustino et al. Can REDD+ help the conservation of restricted-Range Island Species? Insights from the endemism hotspot of São Tomé. **PloS one**, v. 8, n. 9, p. e74148, 2013.

DE SOUZA LEITE, Melina et al. Landscape ecology perspective in restoration projects for biodiversity conservation: a review. **Natureza & Conservação**, v. 11, p. 108-118, 2013.

DÍAZ-GARCÍA, Juan Manuel et al. Comparing the success of active and passive restoration in a tropical cloud forest landscape: A multi-taxa fauna approach. **PloS one**, v. 15, n. 11, p. e0242020, 2020.

EMER, Carine et al. Defaunation precipitates the extinction of evolutionarily distinct interactions in the Anthropocene. **Science advances**, v. 5, n. 6, p. eaav6699, 2019.

FALK, Donald A. Restoration ecology, resilience, and the axes of change1. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v. 102, n. 2, p. 201-216, 2017.

FERREIRA, Joice et al. Carbon-focused conservation may fail to protect the most biodiverse tropical forests. **Nature Climate Change**, v. 8, n. 8, p. 744-749, 2018.

- GARCIA, Leticia C. et al. Flower functional trait responses to restoration time. **Applied Vegetation Science**, v. 18, n. 3, p. 402-412, 2015.
- GANN, George D. et al. International principles and standards for the practice of ecological restoration. **Restoration Ecology**. **27 (S1): S1-S46.**, v. 27, n. S1, p. S1-S46, 2019.
- HIPP, Andrew L. et al. Phylogeny in the service of ecological restoration. **American Journal of Botany**, v. 102, n. 5, p. 647-648, 2015.
- HOLL, Karen D.; AIDE, T. Mitchell. When and where to actively restore ecosystems? **Forest Ecology and Management**, v. 261, n. 10, p. 1558-1563, 2011.
- HOLL, Karen D. et al. Local tropical forest restoration strategies affect tree recruitment more strongly than does landscape forest cover. **Journal of Applied Ecology**, v. 54, n. 4, p. 1091-1099, 2017.
- HOLL, Karen D.; BRANCALION, Pedro HS. Tree planting is not a simple solution. **Science**, v. 368, n. 6491, p. 580-581, 2020.
- IBGE, MANUAL. Técnico da Vegetação Brasileira. **Rio de Janeiro**, v. 1, 2012.
- IPCC- Intergovernmental Panel on Climate Change (2019) Climate Change and Land: an IPCC special report on climate change, desertification, land degradation, sustainable land management, food security, and greenhouse gas fluxes in terrestrial ecosystems (available from https://www.ipcc.ch/site/assets/uploads/2019/08/Edited-SPM-_Approved_Microsite_FINAL.pdf)
- JOHNSTONE, Jill F. et al. Changing disturbance regimes, ecological memory, and forest resilience. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v. 14, n. 7, p. 369-378, 2016.
- JIN, Yi; QIAN, Hong. V. PhyloMaker: an R package that can generate very large phylogenies for vascular plants. **Ecography**, v. 42, n. 8, p. 1353-1359, 2019.
- KEMBEL, Steven W. et al. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. **Bioinformatics**, v. 26, n. 11, p. 1463-1464, 2010.

- KLINK, Carlos A.; MACHADO, Ricardo B. Conservation of the Brazilian Cerrado. **Conservation biology**, v. 19, n. 3, p. 707-713, 2005.
- LATAWIEC, Agnieszka E. et al. Natural regeneration and biodiversity: a global meta-analysis and implications for spatial planning. **Biotropica**, v. 48, n. 6, p. 844-855, 2016.
- LE, Hai Dinh et al. More than just trees: assessing reforestation success in tropical developing countries. **Journal of Rural Studies**, v. 28, n. 1, p. 5-19, 2012.
- LENNOX, Gareth D. et al. Second rate or a second chance? Assessing biomass and biodiversity recovery in regenerating Amazonian forests. **Global Change Biology**, v. 24, n. 12, p. 5680-5694, 2018.
- LETCHER, Susan G.; CHAZDON, Robin L. Rapid recovery of biomass, species richness, and species composition in a forest chronosequence in northeastern Costa Rica. **Biotropica**, v. 41, n. 5, p. 608-617, 2009.
- LIU, Jia-Jia; SLIK, JW Ferry. Forest fragment spatial distribution matters for tropical tree conservation. **Biological Conservation**, v. 171, p. 99-106, 2014.
- LONDE, Vinícius et al. Reference and comparison values for ecological indicators in assessing restoration areas in the Atlantic Forest. **Ecological Indicators**, v. 110, p. 105928, 2020.
- MAYFIELD, Margaret M.; LEVINE, Jonathan M. Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. **Ecology letters**, v. 13, n. 9, p. 1085-1093, 2010.
- MARTIN, Philip A.; NEWTON, Adrian C.; BULLOCK, James M. Carbon pools recover more quickly than plant biodiversity in tropical secondary forests. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 280, n. 1773, p. 20132236, 2013.
- MATOS, Fabio Antonio R. et al. Effects of landscape configuration and composition on phylogenetic diversity of trees in a highly fragmented tropical forest. **Journal of Ecology**, v. 105, n. 1, p. 265-276, 2017.

MAZEL, Florent et al. Influence of tree shape and evolutionary time-scale on phylogenetic diversity metrics. **Ecography**, v. 39, n. 10, p. 913-920, 2016.

MCCUNE, B. and MEFFORD, M. J. 1999. PC-ORD. Multivariate analysis of ecological data, version 4.13. **MjM Software Design**, Gleneden Beach, Oregon

MCDONALD, Tein. The visible and the invisible of ecological restoration. **Ecological Management & Restoration**, v. 22, n. 1, p. 3-4, 2021.

MELI, Paula et al. A global review of past land use, climate, and active vs. passive restoration effects on forest recovery. **Plos one**, v. 12, n. 2, p. e0171368, 2017.

MITCHELL, Matthew GE et al. Reframing landscape fragmentation's effects on ecosystem services. **Trends in ecology & evolution**, v. 30, n. 4, p. 190-198, 2015.

MOLIN, Paulo G. et al. Spatial determinants of Atlantic Forest loss and recovery in Brazil. **Landscape Ecology**, v. 32, n. 4, p. 857-870, 2017.

MOREL, Loïs et al. Passive rewilding may (also) restore phylogenetically rich and functionally resilient forest plant communities. **Ecological Applications**, v. 30, n. 1, p. e02007, 2020.

MYERS, Norman et al. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, n. 6772, p. 853-858, 2000.

NAVEH, Zev. From biodiversity to ecodevity: a landscape-ecology approach to conservation and restoration. **Restoration ecology**, v. 2, n. 3, p. 180-189, 1994.

NORDEN, Natalia 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.

PEARSON, Egon S. Studies in the history of probability and statistics. XX: some early correspondence between WS Gosset, RA Fisher and Karl Pearson, with notes and comments. **Biometrika**, v. 55, n. 3, p. 445-457, 1968.

PERRING, Michael P. et al. Advances in restoration ecology: rising to the challenges of the coming decades. **Ecosphere**, v. 6, n. 8, p. 1-25, 2015.

PEREIRA, Islandia Silva et al. Phylogenetic structure as a predictive component of beta diversity: Lessons from a comprehensive Neotropical biogeographic transition. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 49, p. 125602, 2021.

POORTER, Lourens et al. Biomass resilience of neotropical secondary forests. **Nature**, v. 530, n. 7589, p. 211-214, 2016.

PURVIS, Andy et al. Nonrandom extinction and the loss of evolutionary history. **Science**, v. 288, n. 5464, p. 328-330, 2000.

QIAN, Hong; JIN, Yi. An updated megaphylogeny of plants, a tool for generating plant phylogenies and an analysis of phylogenetic community structure. **Journal of Plant Ecology**, v. 9, n. 2, p. 233-239, 2016.

REID, J. Leighton; HOLL, Karen D.; ZAHAWI, Rakan A. Seed dispersal limitations shift over time in tropical forest restoration. **Ecological Applications**, v. 25, n. 4, p. 1072-1082, 2015.

REID, J. Leighton; FAGAN, Matthew E.; ZAHAWI, Rakan A. Positive site selection bias in meta-analyses comparing natural regeneration to active forest restoration. **Science advances**, v. 4, n. 5, p. as9143, 2018.

REZENDE, C. L. et al. From hotspot to hopespot: An opportunity for the Brazilian Atlantic Forest. **Perspectives in ecology and conservation**, v. 16, n. 4, p. 208-214, 2018.

RIBEIRO, Milton Cezar et al. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biological conservation**, v. 142, n. 6, p. 1141-1153, 2009.

ROTHER, Debora C. et al. How legal-oriented restoration programs enhance landscape connectivity? Insights from the Brazilian Atlantic Forest. **Tropical Conservation Science**, v. 11, p. 1940082918785076, 2018.

SOLIVERES, Santiago; TORICES, Rubén; MAESTRE, Fernando T. Environmental conditions and biotic interactions acting together promote phylogenetic randomness in semi-arid plant communities: New methods help to avoid misleading conclusions. **Journal of Vegetation Science**, v. 23, n. 5, p. 822-836, 2012.

SER, Society for ecological restoration. Princípios e padrões internacionais para a prática da restauração ecológica. Segunda Edição: Novembro 2019.

https://cdn.ymaws.com/www.ser.org/resource/resmgr/publications/ser_standards_port.pdf

SRIVASTAVA, Diane S. et al. Phylogenetic diversity and the functioning of ecosystems. **Ecology letters**, v. 15, n. 7, p. 637-648, 2012.

SHAPIRO, Samuel Sanford; WILK, Martin B. An analysis of variance test for normality (complete samples). **Biometrika**, v. 52, n. 3/4, p. 591-611, 1965.

SCHWEIZER, Daniella; GILBERT, Gregory S.; HOLL, Karen D. Phylogenetic ecology applied to enrichment planting of tropical native tree species. **Forest Ecology and Management**, v. 297, p. 57-66, 2013.

SHOO, Luke P.; CATTERALL, Carla P. Stimulating natural regeneration of tropical forest on degraded land: approaches, outcomes, and information gaps. **Restoration Ecology**, v. 21, n. 6, p. 670-677, 2013.

SUGANUMA, Marcio S.; DURIGAN, Giselda. Indicators of restoration success in riparian tropical forests using multiple reference ecosystems. **Restoration Ecology**, v. 23, n. 3, p. 238-251, 2015.

TAMBOSI, Leandro R. et al. A framework to optimize biodiversity restoration efforts based on habitat amount and landscape connectivity. **Restoration ecology**, v. 22, n. 2, p. 169-177, 2014.

TOLEDO, Renato Miazaki et al. Soil properties and neighboring forest cover affect above-ground biomass and functional composition during tropical forest restoration. **Applied Vegetation Science**, v. 21, n. 2, p. 179-189, 2018.

TUCKER, Caroline M. et al. A guide to phylogenetic metrics for conservation, community ecology and macroecology. **Biological Reviews**, v. 92, n. 2, p. 698-715, 2017.

VANE-WRIGHT, Richard I.; HUMPHRIES, Chris J.; WILLIAMS, Paul H. What to protect? Sistemáticas and the agony of choice. **Biological conservation**, v. 55, n. 3, p. 235-254, 1991.

VIDAL, Cristina Y. et al. Assessment of the nursery species pool for restoring landscapes in southeastern Brazil. **Restoration Ecology**, v. 28, n. 2, p. 427-434, 2020.

WEBB, Campbell O. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. **The American Naturalist**, v. 156, n. 2, p. 145-155, 2000.

WILLS, Jarrah et al. Seedling diversity in actively and passively restored tropical forest understories. **Ecological Applications**, v. 31, n. 3, p. e02286, 2021.

WINTER, Marten; DEVICTOR, Vincent; SCHWEIGER, Oliver. Phylogenetic diversity and nature conservation: where are we?. **Trends in ecology & evolution**, v. 28, n. 4, p. 199-204, 2013.

Material suplementar

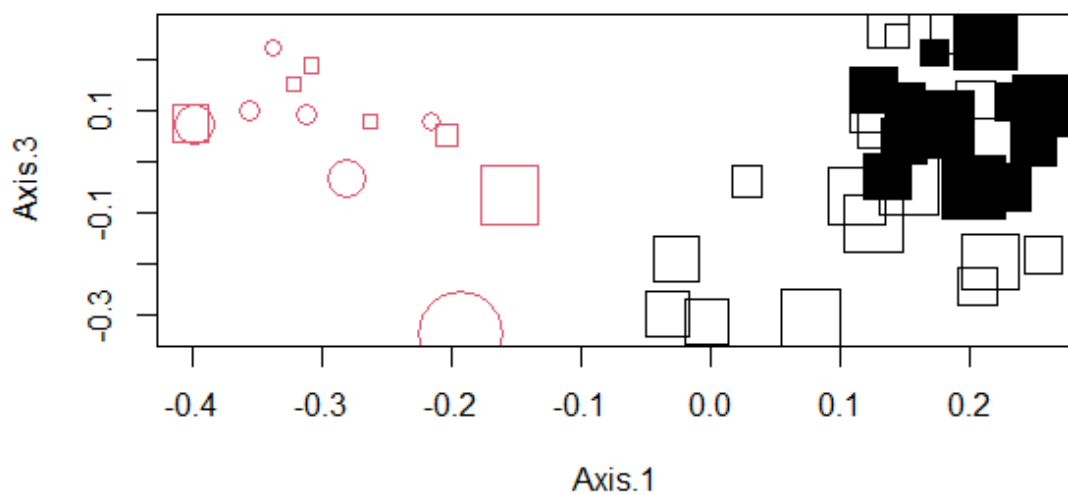


Figura S1: O eixo 1 equivale ao método de restauração (ativo=vermelho, passivo=preto). O eixo 2 representa o tempo de restauração das áreas. Os quadrados não preenchidos correspondem ao uso anterior “cana”, os quadrados preenchidos correspondem a “eucalipto”, e os círculos equivalem ao uso anterior “pasto”. Não foi possível através desta análise, averiguar se o uso anterior do solo é significativamente diferente nos métodos restauradores.

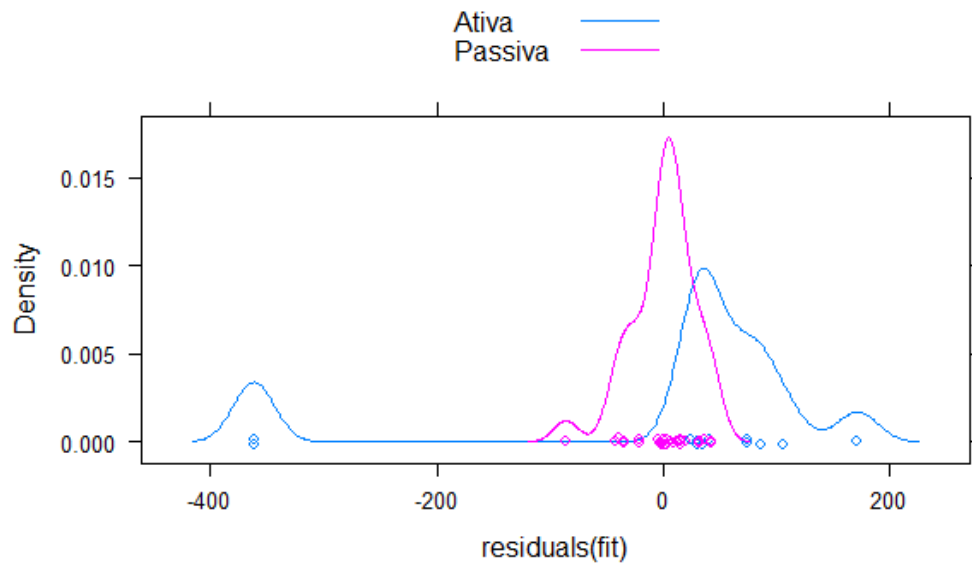


Figura S2: A normalidade dos dados referentes a porcentagem de areia usando teste de Shapiro-Wilk.

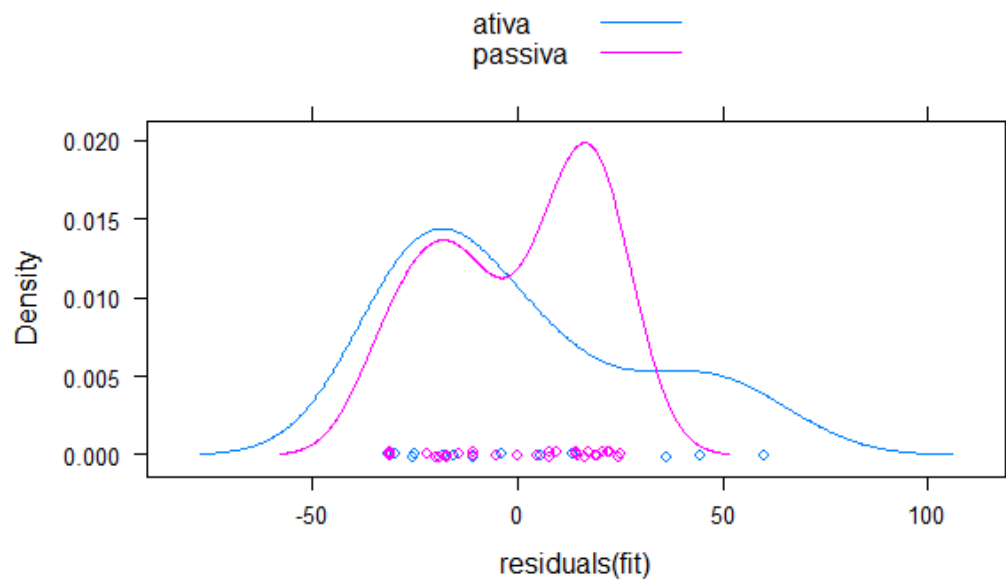


Figura S3: A normalidade dos dados referentes à cobertura florestal usando teste de Shapiro-Wilk.

