



UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA CATARINA

CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS

PROGRAMA DE PÓS GRADUAÇÃO EM AGROECOSSISTEMAS

Júlia Kuse Taboada

**Contribuições dos contextos ambiental e humano para os padrões de diversidade em
florestas subtropicais**

Florianópolis

2025

Júlia Kuse Taboada

Contribuições dos contextos ambiental e humano para os padrões de diversidade em florestas subtropicais

Dissertação submetida ao Programa de Pós-Graduação em Agroecossistemas da Universidade Federal de Santa Catarina como requisito parcial para a obtenção do título de Mestra em Agroecossistemas.

Orientador: Prof. Ilyas Siddique, Dr.

Coorientador: Prof. Eduardo Luís Hettwer Giehl, Dr.

Florianópolis

2025

Taboada, Júlia Kuse

Contribuições dos contextos ambiental e humano para os padrões de diversidade em florestas subtropicais / Júlia Kuse Taboada ; orientador, Ilyas Siddique, coorientador, Eduardo Luís Hettwer Giehl, 2025.

65 p.

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

Inclui referências.

1. Agroecossistemas. 2. Ecologia florestal. 3. Diversidade alfa e beta. 4. Ecologia de comunidades. 5. Ecologia histórica. I. Siddique, Ilyas. II. Giehl, Eduardo Luís Hettwer. III. Universidade Federal de Santa Catarina. Programa de Pós-Graduação em Agroecossistemas. IV. Título.

Júlia Kuse Taboada

**Contribuições dos contextos ambiental e humano para os padrões de diversidade em
florestas subtropicais**

O presente trabalho em nível de Mestrado foi avaliado e aprovado, em 30 de outubro de 2024,
pela banca examinadora composta pelos seguintes membros:

Prof.(a) Natalia Hanazaki, Dr.(a)
Universidade Federal de Santa Catarina

Prof.(a) Fernando Joner, Dr.(a)
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 Agroecossistemas.

Insira neste espaço a
assinatura digital

Coordenação do Programa de Pós-Graduação

Insira neste espaço a
assinatura digital

Prof.(a) Ilyas Siddique, Dr.(a)
Orientador(a)

Florianópolis, 2025.

Dedico este trabalho aos meus mais velhos, afinal,
eu sou a continuação de um sonho, da minha mãe,
do meu pai e de todos que vieram antes de mim.

AGRADECIMENTOS

É difícil começar a escrever, e com os agradecimentos não seria diferente. É claro que quando penso em todo o processo do mestrado, muitas pessoas importantes vêm à mente, no entanto, como começar a falar do quão essenciais foram na minha caminhada? A verdade é que esses dois anos de mestrado foram muito intensos, e com muitas mudanças. A começar por Florianópolis, com a qual tive meu estranhamento no início e que hoje amo tanto que não me vejo morando em outro lugar tão cedo. A ilha é linda e inspiradora, e a vida pulsa por aqui. Mas a verdade é que o mais mágico daqui são as pessoas com as quais os meus caminhos cruzaram, que a partir das muitas trocas me fizeram mudar e crescer de uma forma linda. Então, as pessoas que menciono aqui não têm apenas relação com o meu crescimento profissional como pesquisadora, mas principalmente com o meu crescimento pessoal em diferentes aspectos.

Preciso começar agradecendo alguém, então escolhi começar com os mais velhos, sem os quais não estaria aqui, pois me deram a vida e muito mais. Me incentivaram o gosto por aprender e a ser curiosa. Me ensinaram que errar faz parte e me mostraram que o importante é fazer o que gosta e se sentir satisfeita com o que escolhemos. Então agradeço a eles, meus pais, Carla e Luis, sem os quais certamente não seria quem sou.

Um agradecimento mega especial ao meu orientador e amigo Edu, que me motivou a vir pra ilha fazer mestrado e que me ensinou tanto com toda paciência do mundo. Nunca vou esquecer das nossas reuniões de horas e chuvas de ideias pensando em mil formas de conduzir a pesquisa, ponderando todas elas e percebendo que não tem caminho certo. Orientador que pegou pela mão quando precisava, mas também deu espaço para caminhar sozinha. Orientador que virou amigo, com quem sei que posso desabafar e conversar em momentos de confusão. Edu, você é parte essencial do meu desenvolvimento como pesquisadora, e te agradeço imensamente por isso! Ao meu outro orientador, Ilyas, grata por todo incentivo que me deu, por tanta compreensão e pelos questionamentos. Suas contribuições para o trabalho foram essenciais, me mostrando onde era possível pisar e me questionando até onde haveria fôlego para ir. Grata também por desde o início do mestrado me incentivar a fazer pesquisa e buscar trilhar meu caminho, certamente nossas conversas me fizeram perceber que é possível eu ser a pesquisadora que sempre sonhei.

Agradeço à equipe do Inventário Florístico Florestal de Santa Catarina pelos dados fornecidos, sem os quais este trabalho seria inviável. Agradeço especialmente ao André Luís de Gasper, co-autor do artigo resultado desta dissertação, pela parceria e disponibilidade para a construção conjunta deste trabalho.

Agradeço ao Nivaldo Peroni e a Aline Cruz, também co-autores do artigo que resultou desta dissertação e pesquisadores com quem aprendi muito. Grata pela imprescindível colaboração neste trabalho e por estarem sempre dispostos a trocar ideias, refletir e trazer questões extremamente pertinentes sobre a ecologia humana.

Ao Maurício Sedrez do Reis, coordenador do projeto Homogeneização antropogênica da Mata Atlântica subtropical e diversificação por meio de restauração ecológica e agroflorestal, chamada CNPq/MCTI/FNDCT N° 18/2021, dentro do qual desenvolvi meu trabalho. Mas principalmente grata por todas as trocas que tive o privilégio de ter com você. Sua presença na banca de qualificação do projeto de mestrado foi muito importante, e poder ir a campo e aprender com você foi uma experiência incrível. Grata por tantos ensinamentos sobre as florestas e sobre a vida.

Agradeço à minha família Africanamente, escola de capoeira angola que nasceu e atua na minha cidade natal, Porto Alegre, mas que tem núcleo em Florianópolis. Com vocês comecei a praticar capoeira angola e entendi toda a força social e transformadora que ela tem no mundo, além de toda a força que ela pode ter em mim. Na roda da capoeira eu me fortaleço para a roda da vida. Agradeço aos meus mestres Renê e Guto, sem vocês não existe Africanamente. Se eu estou aqui e recebo a proteção do berimbau pra jogar, é por causa de vocês. Grata por tudo que me ensinam com palavras, mas principalmente o que me ensinam sem elas. O que me mostram através do jogo, através do olhar, através da energia e do movimento. Agradeço ao meu treinel Májê, por tanto carinho e dedicação com seus alunos, por ter paciência e compreensão com o processo de cada um de nós e por ser um exemplo. Também agradeço aos mais velhos, Jorge e Sacra, por todos os ensinamentos. Aos meus irmãos capoeiras, Lucas, Maia, Amanda, Matheus, Fê, Manus, Raíza, Érico, Di, Isa, Bia, Zé e tantos outros, grata por compartilharem tanto, por sentirem tanto e por se permitirem crescer juntos.

À minha outra família afri, o grupo Africatarina. Com vocês descobri minha paixão por batucar e lembrei do quanto sou capaz de aprender coisas novas. Vocês trouxeram alegria e inspiração pra minha vida, mostrando quanta coisa boa existe nesse mundão. Grata especialmente ao Edinho, Fátima e Ramires, por toda a paciência para ensinar, pela força e dedicação em conseguir grana pra gente desfilar e pra todo mundo ter instrumento para tocar. Dar a volta na praça com vocês no carnaval foi e espero que continue sendo uma experiência incrível, de frio na barriga e satisfação. É lindo demais se sentir pertencente a esse grupo, descer a ladeira com a percussão pra cantar reggae e samba. Grata por tanto, grata por nunca desistirem da luta de mostrar que negros no sul sempre teve e sempre terá!

Agradeço aos amigos, que são muitos e provavelmente alguns serão esquecidos aqui, mas não no coração. Vocês são responsáveis por trazer alegria pros meus dias, me fazerem sonhar e não desacreditar num mundo melhor. Amo muito todos vocês.

Agradeço ao irmão que eu nunca tive e que a ilha me deu, André Giles. Dé, você é um dos maiores pesquisadores que já conheci e uma das pessoas que mais admiro nesse mundo. Grata por tantos ensinamentos, paciência e estímulos para continuar pesquisando. Mas mais que isso, grata por sempre mostrar que a vida tem que ser vivida, e que ela vai para muito além do trabalho. É uma alegria poder te ter do meu lado.

À Livia Pelegrin, minha irmã, confidente, parceira de todas. Vejo muito de mim em ti, e agradeço todos os dias por termos nos encontrado. Grata demais por me deixar fazer parte do seu mundo. Você é incrível e me faz ser uma pessoa melhor.

Ao Bruno Losso, amigo da batucada, do carnaval e dos papos eternos sobre a vida, pesquisa, história... Trocar ideia contigo é um deleite, e você teve muita importância nesse finalzinho da dissertação. Muitas reflexões e direções que tomei na escrita vieram das nossas conversas.

À Duda, irmã de vida, parceira de samba, amiga que me entende quando eu não falo nada. Grata por sua presença e força, por acreditar sempre em mim e por estar comigo pro que for.

Às chefas do lab divEcon, Duda, Mariah, Joana, Sofia e Ana, por tanto pomodoros feitos juntas, pelas dicas, por ouvir meus chororôs, por me mandarem descansar quando eu tava exausta, pelas risadas e pela força que emana desse coletivo. Vocês estão comigo desde que cheguei na ilha, me acolheram e se tornaram irmãs.

Aos amigos do LEAp, Larisse, Waldemiro, Nataniel, Maraísa, Diogo, Guto, Vic e especialmente à Izabela. Iza, grata por tantas trocas. Acho que você foi uma das pessoas que mais sentiu as minhas transformações ao longo do mestrado, e fico muito feliz de te ter ao meu lado nesse processo. Você é incrível e aprendo muito contigo.

Aos meus amigos e professores do Grupo de Estudos em Ecologia, Catarina Jakovac, Tiago Montagna e Fernando Joner, que sempre me tratam com carinho e respeito, e que, apesar de todas as lutas e projetos que estão envolvidos, ainda tinham disposição para conversar sobre meu projeto. À Fernanda e Emeli, amigas queridas, sempre presentes e muito carinhosas. Grata por acreditarem em mim mesmo quando eu não conseguia, e por me mostrarem que é possível ter calma e tranquilidade dentro da academia.

À Daisy Zambiasi e Caio Bustani, amigos das conversas científicas e filosóficas, grata por tantas trocas. Grata por se inquietarem e serem críticos, por me acolherem e acalmarem nos processos que para mim eram novos.

Aos amigos fanfarreiros, especialmente Luiza Itokazu e Letícia Dalpaz. Vocês sempre sabiam quando eu estava preocupada com algo do mestrado, e me acolheram de um jeito incrível, trazendo a música e diversão pra minha vida. Muitas vezes pensei em desistir dos ensaios, mas daí penso em vocês, e como a vida é melhor com amigos e música. Grata demais.

Ao Jeff e Carol, companheiros de casa que me aguentam surtando, me fazem comida e conversam infinitamente sobre a vida, carreira e sonhos. É um prazer morar com vocês.

Ao Thom Tavares, por ser um porto seguro. Você foi parte essencial do meu processo de transformação. Grata por sempre ser sincero, às vezes falando coisas duras, mas sempre estando do meu lado pra enfrentar o vendaval. Grata demais por nossos caminhos terem se cruzado, te quero sempre comigo.

Aos amigos Rafael Gomes, Carol Zanatta, Leticia Filipini, Zimbábwe Osório, Alexandre Oliveira, Rod e Lari Dalpaz, muitas vezes vocês me ouviram e me consolaram quando estava desacreditada de tudo. Pensaram junto comigo em soluções e me ergueram. Grata demais, vocês são incríveis.

Aos amigos queridos do PGA, especialmente Luli, Jorge, Isa Andrade, Heitor, Pati e Fernando. Fazer um mestrado não é fácil, mas vocês tornam tudo mais leve e divertido.

Aos amigos do CCA, Gabi, Douglas, Lyon, Mafra, Mussi, Kiko, Manu, Boni, Dico e tantos outros. Grata por tanto acolhimento, risadas, música e comida boa. Vocês são especiais demais! Vou guardar com todo o carinho do mundo nossos almoços no RU, pizzadas e conversas eternas no didicos.

Aos amigos de Porto Alegre, Pedro Grunberg, Gustavo Schutz, Júlia Ilha, Júlia Soko, Cici, Dodora, Bruno Zé, Bruno José, Rafa Berny, Elisa, Rodrigo Jordão, Marininha, Átila, Hannah, Juver, Iporã Possantti, Ana Ju e muitos outros que provavelmente esqueci de citar. É tão difícil estar longe de casa, especialmente por causa de vocês. A saudade é diária, mas com o tempo aprendi a lidar. Grata por todas as vezes que volto e vocês me recebem, me mimam e me fazem sentir como se nunca tivesse ido embora. Pedrinho e Ipo, vocês foram importantes demais pra minha decisão de seguir pro mestrado, sempre me apoiando muito e pensando sobre as possibilidades que isso me traria! Dodora, amiga de corrida e de aventuras, trocar áudios podcasts com você durante esses anos foi muito importante para seguir firme. Te amo amiga.

Aos professores e colegas do Curso de Ecologia da Floresta Amazônica, por compartilharem momentos incríveis e intensos durante um mês no meio da mata. Vocês me fizeram desconstruir e reconstruir minha noção de trabalho em grupo, e foram essenciais na minha formação como pessoa e pesquisadora. A todos que perguntam sobre o curso, o EFA mudou minha vida, e muito se deve às pessoas com quem estive. Sou eternamente grata por esses “10 anos” que passamos grudados no barco e na floresta, espero reencontrar vocês por esse brasilzão.

Por último e certamente não menos importante, agradeço do fundo do coração à Marilisa Hoffmann e ao Milton Mendonça. Vocês plantaram a sementinha de fazer mestrado na minha cabeça, sempre me incentivando e trocando ideias sobre os processos seletivos. É um prazer poder compartilhar com vocês a minha trajetória, e saber que torcem por mim. Grata demais.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001

“Essa liberdade que tive na infância de viver uma conexão com tudo aquilo que percebemos como natureza me deu o entendimento de que eu também sou parte dela. Então, o primeiro presente que ganhei com essa liberdade foi o de me confundir com a natureza num sentido amplo, de me entender como uma extensão de tudo, e ter essa experiência do sujeito coletivo. Trata-se de sentir a vida nos outros seres, numa árvore, numa montanha, num peixe, num pássaro, e se implicar. A presença dos outros seres não apenas se soma à paisagem do lugar que habito, como modifica o mundo. Essa potência de se perceber pertencendo a um todo e podendo modificar o mundo poderia ser uma boa ideia de educação. Não para um tempo e um lugar imaginários, mas para o ponto em que estamos agora.”

RESUMO

Fatores ambientais e humanos exercem grande influência nos padrões de diversidade florestal. Porém, ainda pouco se sabe sobre a influência humana relacionada ao uso tradicional de espécies e seu efeito em contraste com fatores ambientais. Historicamente grupos humanos manejam a natureza a partir das concepções de utilidade das espécies. Esse manejo pode ter efeito nos padrões de diversidade, ampliando a diversidade alfa (riqueza) e/ou reduzindo a diversidade beta (homogeneizar a composição) das florestas pelo favorecimento de espécies tidas como úteis. Portanto, buscamos entender as contribuições relativas dos contextos ambiental e humano sobre a diversidade alfa e beta das florestas subtropicais do estado de Santa Catarina e quais as direções e magnitudes do efeito desses fatores. Neste trabalho utilizamos dados de um inventário nacional que amostrou parcelas florestais em todo o território de Santa Catarina (Inventário Florístico Florestal de Santa Catarina). O contexto ambiental foi representado por variáveis climáticas e edáficas. O contexto humano foi representado pela probabilidade de ocupação ameríndia pré-colombiana, pelo índice de “pegada humana” e por índices de uso de espécies. Encontramos que, embora secundária ao contexto ambiental, existe uma contribuição humana sobre a diversidade das florestas, sendo que o tamanho e direção do efeito dependem da escala estudada. Corroborando nossa hipótese, a popularidade de espécies com usos em conjunto com outras variáveis relacionadas à atividade humana foram associadas a um aumento de similaridade da composição das florestas, diminuindo a diversidade beta. Por outro lado, ao contrário do esperado, a popularidade de espécies com uso foi associada a uma diminuição da diversidade alfa. Ainda que a presença de um legado ameríndio já houvesse sido relatada para a região, quantificamos de forma mais extensa os efeitos do manejo histórico e recente sobre diferentes escalas da diversidade e em contraste com o contexto ambiental. Também, sugerimos possíveis influências do uso na homogeneização e discutimos as diferenças entre nosso estudo e outros que foram realizados em outras regiões, resultando em padrões diferentes. Nossos resultados podem informar a restauração biocultural, buscando atender demandas socioculturais e reverter processos de homogeneização da biodiversidade.

Palavras-chave: diversidade alfa, diversidade beta, espécies úteis.

ABSTRACT

Environmental and human factors have a big influence on forest diversity patterns. Though little is known about human influence related with traditional use of species and its effects in contrast with environmental factors. Human groups historically manage nature through different concepts of species utility. This management might have an effect on diversity patterns, increasing alpha diversity (richness) and/or reducing forest beta diversity (homogenising plant composition) by fostering useful species. So we aimed to understand the relative contributions of environmental and human contexts on subtropical forest alpha and beta diversity in the state of Santa Catarina, and the direction and magnitude of the effects. In this work we used data from a national forest inventory that sampled forest plots through the whole territory of Santa Catarina (Floristic and Forest Inventory of Santa Catarina). Environmental context was represented by climatic and edaphic variables. Human context was represented by indigenous occupation probability, by 'human footprint' index and by species use index. We found that, although secondary to environmental context, there is a human contribution to forest diversity, and the direction and magnitude of the effect depends on which scale we are looking at. Corroborating our hypothesis, useful species popularity alongside other human-related variables was associated with the increase in forest composition similarity, diminishing beta diversity. On the other hand, contrary to the expected, useful species popularity was associated with a decrease in alpha diversity. Even though it was already shown the presence of an amerindian legacy in the study region, we quantified in an extensive way the effects of historical and recent management on different diversity scales and in contrast with environmental context. We also suggested possible influences of human use of species on homogenisation and we discussed differences between our study and others that were conducted in other regions, resulting in different patterns. Our results can inform biocultural restoration, attending to social demands and reverting biotic homogenisation processes.

Keywords: alpha diversity, beta diversity, useful species.

LISTA DE FIGURAS

Introdução geral

Figura 1: Componentes da diversidade beta (substituição e diferença de riqueza)..... 23

Subtropical Atlantic Forest tree diversity is shaped by human use of species

Figure 1: Brazilian state of Santa Catarina, its ecoregions and distribution of sampling plots from Floristic and Forest Inventory of Santa Catarina [map translated from Vibrans et al., 2010].....31

Figure 2: Indicators of the spectrum of factors through varying degrees of combined effects to entirely human legacy effects used in statistical models to predict today's forest diversity. Squares represent variables, colours represent data sources, hatch represents human recent impact [adapted from: McMichael et al, 2023]. Full hatched square means that the variable is fully influenced by human recent impact, while half hatched squares means that the variable is semi influenced by human recent impact..... 32

Figure 3: Individual effect of variables used as predictors to alpha and beta diversity in the full Generalised Linear Model. Bars are ranked in terms of lower to higher relative contribution of each variable to a) Richness (alpha diversity) and b) Local Contribution to Beta Diversity (LCBD, beta diversity)..... 39

Figure 4: Estimates of predictor variables in simplified models of a) alpha diversity and b) local contribution to beta diversity. Graph shows direction and magnitude of predictors effects. Dashed vertical line is placed on estimate zero. Dots with error bars show the effect sizes and 95% confidence interval (CI), respectively. The blue, grey and red colours represent significant positive, not significant and significant negative effects, respectively.. 40

Figure 5: Venn diagram with different groups of variables' contribution to beta diversity using dbRDA. Environment group is formed by PC1 and PC2 climatic, PC1 and PC2 soil and Ecoregion. Richness group is formed by species richness. Human Occupation Group is formed by Human Footprint and Indigenous Occupation. Human use group is formed by Popularity and Proportion of useful species in each plot.....41

Supplementary material

Figure S1. Barplot showing the number species presenting each use type.....46

LISTA DE TABELAS

Table S1. References used to build the database of traditional knowledge related to use.....	46
Table S2. Alpha diversity GLM predictors' z and p value. Z value shows effect size and direction. Asterisks (*) indicate significance.....	51
Table S3. Local Contribution to Beta diversity GLM predictors' z and p value. t value shows effect size and direction. Asterisks (*) indicate significance.....	52
Table S4. The 20 highest values of Species Contribution to Beta Diversity (SCBD) in the study. Most species with the highest SBCD are useful. Uses are cited in "Useful" column and destructive uses are signaled with (*)......	52

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL.....	18
DIVERSIDADE ALFA E BETA.....	19
DIMENSÕES HUMANAS NO MANEJO DA FLORESTA E EFEITOS SOBRE A DIVERSIDADE.....	24
OBJETIVOS.....	25
Subtropical Atlantic Forest tree diversity is shaped by human use of species.....	27
Introduction.....	27
Methods.....	30
Study area.....	30
Forest diversity, human influence, and environmental variables.....	31
Forest data.....	32
Environmental context.....	33
Human influence.....	33
Data analysis.....	36
Alpha and beta forest diversity.....	36
Modelling alpha and beta diversity as a function of the environmental context and human influence.....	37
Results.....	38
Alpha diversity.....	38
Beta diversity.....	40
Discussion.....	42
Conclusions.....	45
Final thoughts.....	45
Supplementary material.....	46
References.....	54
CONCLUSÕES GERAIS.....	62
REFERÊNCIAS.....	64

INTRODUÇÃO GERAL

A biodiversidade é distribuída de forma heterogênea ao redor do mundo (GASTON, 2000). Isso ocorre porque a estrutura de comunidades vegetais é determinada por diversos fatores que podem atuar de forma independente ou coordenada. As condições ambientais (RICKLEFS, 1987; GASTON, 2000) e as ações antrópicas influenciam as comunidades de plantas, com seus efeitos dependendo da escala estudada (MCCUNE; VELLEND, 2013; VELLEND, 2017). Quando analisamos a influência ambiental na diversidade de árvores dos trópicos, fatores como precipitação anual e duração da seca são importantes, além da diversidade ser maior onde as condições ambientais variam menos (LEIGH et al., 2004). Além disso, a composição local e regional de comunidades é um resultado de processos ecológicos e evolutivos. Dentro dos processos ecológicos, as condições ambientais são consideradas filtros abióticos e, junto com os filtros bióticos, a dispersão e a estocasticidade, atuam no processo de formação dos padrões observados em comunidades (RICKLEFS, 1987; MITTELBACH; SCHEMSKE, 2015; CHASE et al., 2020).

Seres humanos são reconhecidamente construtores e modificadores de nicho a partir de intervenções crônicas na natureza (SINGH, 1998; ALBUQUERQUE et al., 2018), e apresentam um papel importante na modulação de processos formadores de paisagens (BALÉE, 2006). Devido às extensas consequências das ações humanas sobre a natureza, avançamos para um período denominado por muitos como Antropoceno (LEWIS; MASLIN, 2015). Embora variável, o uso da terra ao longo do globo tem hoje o mesmo objetivo: obter recursos para necessidades humanas imediatas (FOLEY et al., 2005). Com isso, as ações antrópicas acabam sendo fortes direcionadoras e modificadoras dos processos ecossistêmicos, alterando padrões observados (CHASE et al., 2020) e afetando a capacidade de manutenção da diversidade e de suas funções (FOLEY et al., 2005; CARDINALE et al., 2012). Estudos indicam que a riqueza e abundância de espécies domesticadas costuma aumentar em escala local em função do manejo por humanos (JUNQUEIRA; SHEPARD; CLEMENT, 2010; LEVIS et al., 2017), enquanto outros indicam a ocorrência de um processo de homogeneização causado por espécies nativas dominantes em áreas que sofreram distúrbios antrópicos (MCCUNE; VELLEND, 2013).

Estudos recentes investigam os efeitos do transporte de espécies exóticas ao redor do mundo (MCKINNEY; LOCKWOOD, 1999; MCGILL et al., 2015; YANG et al., 2021), e muitas vezes a disseminação de espécies exóticas promove a manutenção dos valores de diversidade local (diversidade alfa). Mesmo que a diversidade alfa seja mantida e que se possa questionar se a manutenção dela por introduções seja maléfica ou benéfica, há evidências de um processo de homogeneização global, que significa a perda de diversidade beta (DARU et al., 2021; YANG et al., 2021). Os fenômenos citados acima estão intrinsecamente relacionados com a crise da biodiversidade e estimar a real perda de diversidade no cenário atual é desafiador devido aos efeitos distintos em diferentes escalas no espaço e no tempo. Isso gera a necessidade de aprofundarmos as investigações sobre padrões e tendências da diversidade em diferentes escalas (MCGILL et al., 2015; DORNELAS et al., 2023). Mesmo que alguns estudos indiquem que não há mudança direcional na riqueza em escalas locais, há uma grande mudança em identidade de espécies e características funcionais (VELLEND et al., 2013).

Nesta pesquisa, busquei entender os efeitos do uso tradicional de árvores nativas (ex. madeireiro, alimentício, medicinal, etc) sobre os padrões de diversidade das florestas subtropicais da Mata Atlântica, no estado de Santa Catarina, Brasil. Portanto, para que o leitor consiga acompanhar como foram feitas as análises e as variáveis utilizadas para testar essas relações, inicio a dissertação com uma revisão sobre: a) escalas e estimadores de diversidade e; b) evidências do manejo antrópico e seus efeitos sobre a diversidade de florestas.

DIVERSIDADE ALFA E BETA

A diversidade alfa é definida como a diversidade em um local ou comunidade; já a diversidade beta é uma medida de similaridade ou diferenciação entre locais ou comunidades (WHITTAKER, 1972; MAGURRAN, 2004; ELLISON, 2010). Para cada uma das escalas, podemos calcular medidas de diversidade que consideram apenas a presença das espécies ou combinar a presença destas com suas abundâncias relativas (COLWELL, 2009).

Em termos de diversidade alfa, há algumas medidas principais, como a riqueza de espécies, que pode ser a simples contagem de espécies em um determinado local, e medidas que pesam a diversidade em termos de abundância, em especial a abundância relativa de indivíduos de diferentes espécies em um determinado local. A riqueza de espécies é o índice

de diversidade alfa mais utilizado, e, além dele, os índices de diversidade mais populares e frequentemente utilizados são os índices de Simpson e de Shannon-Weaver. O índice de Simpson dá mais peso para as espécies dominantes, é pouco sensível à riqueza de espécies e representa a probabilidade de dois indivíduos selecionados ao acaso em uma comunidade pertencerem a espécies diferentes (MAGURRAN, 2004). O índice de Shannon-Weaver representa o grau de incerteza em determinar a espécie de um indivíduo selecionada ao acaso em uma comunidade, portanto, quanto maior o grau de incerteza, maior a diversidade. No entanto, há alguns problemas em comparar os valores gerados por esses índices, e eles decorrem principalmente do fato de essas medidas não serem lineares com relação à adição de espécies (JOST et al., 2010). A série de Hill é uma forma de estimar a diversidade verdadeira, pois resulta em um número equivalente em espécies para diferentes índices de diversidade (JOST, 2007), e utiliza uma conversão dos índices de Simpson e Shannon, fazendo com que tenham a mesma métrica linear que a riqueza de espécies (JOST et al., 2010). Os três primeiros números da série de Hill são os mais usados, onde: 0D representa a riqueza de espécies; 1D representa o exponencial do índice de Shannon e pode ser interpretado como o número de espécies típicas da comunidade; e 2D representa o inverso do índice de Simpson e pode ser interpretado como o número de espécies dominantes da comunidade (CHAO et al., 2014).

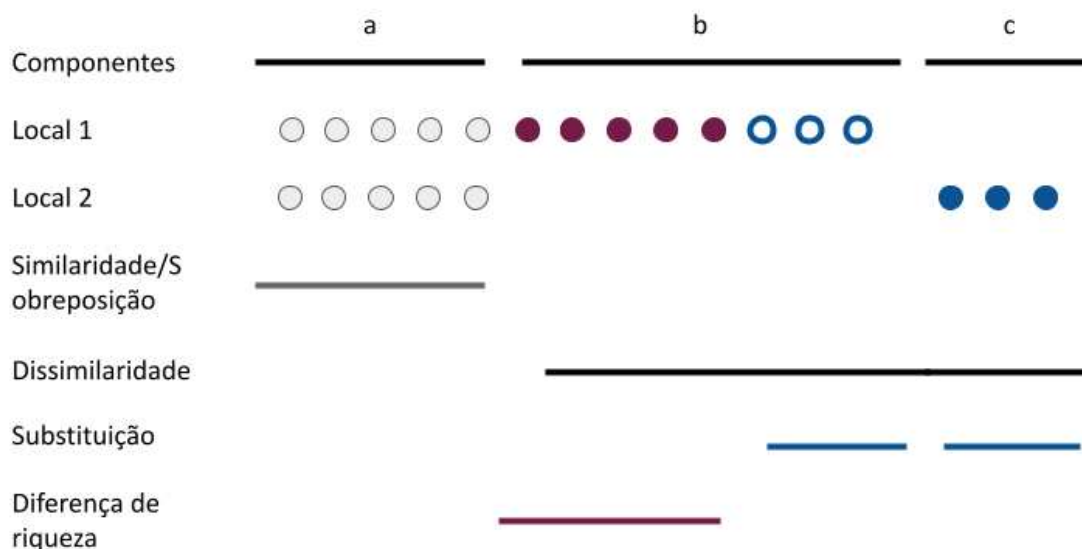
Outra aplicação para a abundância relativa das espécies é estimar o número de espécies com base em amostras e onde o número de espécies raras é a informação mais relevante (CHAO et al., 2014). Esse tipo de aplicação permite a padronização de medidas de diversidade alfa mesmo com esforço amostral desigual, tornando as amostras comparáveis. Todavia, essa forma de estimar, por meio da interpolação (~rarefação) e extrapolação baseadas em tamanho de amostra, pode levar a interpretações errôneas da relação entre riqueza de espécies em diferentes comunidades. Como alternativa, outro método para estimar e comparar a riqueza de espécies é baseado em amostras de igual completude, medido a partir da cobertura amostral (CHAO; JOST, 2012). Em estudos ecológicos as medidas de diversidade alfa, especialmente a riqueza de espécies, estão entre as principais medidas avaliadas e, embora importantes, não conseguem abranger todos os aspectos relevantes a comunidades ecológicas (HILLEBRAND et al., 2018). Portanto, se faz necessária a combinação destas com outras métricas para uma melhor compreensão de padrões e processos.

A diversidade beta, via diferenciação ou variação na composição de comunidades, gera informações relevantes para o entendimento de comunidades. A diversidade beta foi originalmente concebida como a mudança de diversidade entre amostras dispostas em um gradiente ambiental (WHITTAKER, 1960). Ela pode ser medida e interpretada como o quanto dois locais ou comunidades diferem (MAGURRAN, 2004), tanto em composição como em estrutura. Já as mudanças temporais são medidas em um mesmo local ou comunidade, e podem ser interpretadas como o quanto um determinado local mudou sua composição e/ou estrutura ao longo do tempo (LEGENDRE; GAUTHIER, 2014; SHIMADZU; DORNELAS; MAGURRAN, 2015). Essas mudanças temporais são comumente chamadas de “turnover”, no entanto, esse mesmo termo é utilizado para mudanças espaciais (MAGURRAN, 2004).

A partir da concepção do conceito de diversidade beta começaram a surgir formas de mensurá-la, sendo que esta apresenta vários sentidos e medidas (ANDERSON et al., 2011). Nas primeiras abordagens para a mensuração da diversidade beta esta era tida como uma quantidade derivada das diversidades alfa e gama (ELLISON, 2010). Dentro dessa abordagem os índices mais populares para medir a diversidade beta são chamados de aditivo e multiplicativo, e há debates sobre qual o índice mais apropriado (CRIST; VEECH, 2006; JOST, 2007). No entanto, essas formas de medir levam a uma dependência entre o componente alfa e beta, podendo gerar resultados desconexos quando comparadas áreas com diferentes valores de diversidade alfa (JOST, 2007). Surge então a necessidade de estimar a diversidade beta de forma independente das diversidades alfa e gama (LEGENDRE; DE CÁCERES, 2013). Outra abordagem utilizada para medir a diversidade beta foca na diferença de composição de espécies entre áreas, usando medidas de similaridade/dissimilaridade (MAGURRAN, 2004). A matriz de dissimilaridade é calculada a partir de dados de presença e ausência ou de abundância. Alguns dos índices de dissimilaridade par a par mais usados são os de Jaccard, Sorensen e Bray-Curtis (MAGURRAN, 2004). Em uma abordagem alternativa, a diversidade beta é estimada a partir da variância total de uma matriz de espécies, Y , e pode ser calculada como a soma dos quadrados da ocorrência ou abundância de espécies ou, ainda, extraída de uma matriz de dissimilaridade (LEGENDRE; DE CÁCERES, 2013). Uma das principais vantagens de estimar a diversidade beta como a variância total seria permitir a partição da variação nas comunidades de diferentes formas, incluindo obter a contribuição de cada local ou espécie para a diversidade beta, tornando possível responder a diferentes questões ecológicas (LEGENDRE; DE CÁCERES, 2013).

A diversidade beta pode ser ainda dividida em componentes ligados a duas fontes potenciais de diferenciação ou variação entre comunidades: trocas efetivas nas espécies, sem alteração da riqueza de espécies, ou alteração na composição devido a mudanças na riqueza de espécies (VELLEND, 2001). Aqui usaremos a nomenclatura sugerida por Legendre e De Cáceres (2013) e Legendre (2014) para os componentes da diversidade beta, sendo elas a diferença de riqueza (“richness difference”) e a substituição (“replacement”). A partição da diversidade beta em componentes relacionados a essas duas fontes de diferenças podem então ser relacionadas com variáveis explicativas, potencialmente levando a maior compreensão dos processos que geram diferenças entre comunidades e, assim, explicam a diversidade beta. Neste sentido, um alto valor de diversidade beta por diferença de riqueza pode estar associado a perdas ou ganhos de espécies ou a um processo de aninhamento, onde a lista de espécies de uma comunidade é um subconjunto da lista de espécies de uma comunidade mais rica. Já um alto valor de diversidade beta por substituição indica que a composição de uma comunidade é diferente das outras com as quais está sendo comparada por troca de espécies (LEGENDRE, 2014). Os componentes de diferença de riqueza e substituição somados resultam no valor da diversidade beta ou dissimilaridade total, e com esses índices é possível determinar a contribuição de cada componente dentro de uma comunidade (LEGENDRE, 2014), algo que é muito relevante devido ao fato de sugerirem a operação de processos distintos (Figura 1). Outros autores também elaboraram formas de medir os componentes da diversidade beta, no entanto, os nomeiam de outra forma, sendo “turnover” e “nestedness” os nomes das partições para dados de presença e ausência (BASELGA, 2010). Baselga também desenvolve a partição da diversidade beta para dados de abundância, sendo seus nomes “balanced variation in abundance” e “abundance gradient” (BASELGA, 2013).

Figura 1: Componentes da diversidade beta (substituição e diferença de riqueza).



Fonte: Figura adaptada de Legendre, 2014.

Como mencionado anteriormente, a diversidade beta obtida como variação na composição de comunidades pode ser particionada na contribuição de locais (LCBD do inglês “Local Contribution to Beta Diversity”) e de espécies para a diversidade beta (SCBD ou “Species Contribution to Beta Diversity”) (LEGENDRE; DE CÁCERES, 2013). Os valores de LCBD e SCBD podem informar a conservação e a restauração, ajudando a alcançar objetivos como a reversão da homogeneização de espécies. Valores altos de LCBD podem indicar fenômenos opostos, sendo eles: i) um local com uma combinação de espécies muito diferente, podendo indicar um bom alvo para ações de conservação ou; ii) um local muito degradado, com poucas espécies e/ou com espécies dominantes, podendo indicar um bom alvo de restauração (LEGENDRE, 2014). Os valores de LCBD podem ainda ser interpretados como indicadores comparativos de singularidade de locais. Já valores altos de SCBD indicam espécies que apresentam seletividade ao longo de uma região (LEGENDRE; DE CÁCERES, 2013). A grande diferença da interpretação da diversidade beta para a diversidade alfa é que muitas vezes valores maiores não indicam qualidade, sendo necessário entender o contexto para avaliar se a diversidade beta alta é algo bom ou não. Às vezes a manutenção de diversidade beta não é almejada na conservação, pois altos valores de diversidade beta podem estar relacionados a uma grande perda de espécies, por exemplo (SOCOLAR et al., 2016).

DIMENSÕES HUMANAS NO MANEJO DA FLORESTA E EFEITOS SOBRE A DIVERSIDADE

A relação entre o manejo em ambientes com alterações antrópicas menos extensivas e os padrões de diversidade encontrados vêm sendo aos poucos desvendada. Distinguir o quanto da diversidade das florestas hoje foi influenciada por um manejo histórico e tradicional, realizado por povos indígenas há muitos anos para sobrevivência, da influência do manejo pós ondas de colonização europeia pode ser difícil. No entanto, é possível utilizar fatores históricos como formas de elucidar aspectos que podem ajudar a entender as diferentes influências sobre as paisagens. A ótica da ecologia histórica, por exemplo, é uma ferramenta essencial para o entendimento e reconstrução de paisagens históricas passadas, pois, a partir de seus postulados, permite a compreensão das dimensões espaciais e temporais na relação de sociedades humanas com o ambiente (BALÉE, 2006).

No contexto brasileiro, após a colonização europeia se estima uma grande perda de espécies domesticadas e sua diversidade genética, sendo que a intensidade da perda depende não somente do declínio populacional de povos indígenas mas também do grau de domesticação das plantas, suas histórias de vida e os sistemas de manejo nas quais estavam inseridas (CLEMENT, 1999). Na região amazônica, há evidências de que manejos intencionais e não intencionais transformaram as florestas, muitas vezes afetando a distribuição de espécies e levando a fragmentos com grande diversidade de espécies com uso (LEVIS et al., 2017, 2018). Esses manejos dão origem a paisagens domesticadas (WIERSUM, 1997; REIS et al., 2018; IRIARTE et al., 2020), nas quais humanos, de forma consciente ou não, atuaram sobre diferentes aspectos da diversidade (CLEMENT, 1999).

Especificamente para a Amazônia, foram encontradas maior densidade e riqueza de espécies domesticadas em locais com solo indicador de ocupação indígena, e as florestas secundárias que crescem nesses locais diferem das que crescem em solos “não antropogênicos”, concentrando agrobiodiversidade (JUNQUEIRA; SHEPARD; CLEMENT, 2010; ODONNE et al., 2019). Salvo algumas espécies que foram altamente exploradas, como o cacau (*Theobroma cacao*) e a seringueira (*Hevea brasiliensis*), a magnitude da diversidade de espécies domesticadas na Amazônia é pouco conhecida, e provavelmente era muito maior antes da dizimação das populações indígenas (CLEMENT, 1999). Outros trabalhos na região amazônica apontam para um manejo tradicional feito através de outras perspectivas de

mundo, baseados na ética e na percepção da indivisibilidade do sistema sócio-ecológico (FRANCO-MORAES; BRAGA; CLEMENT, 2023). Em uma perspectiva de favorecimento de espécies úteis, foi encontrado que locais que eram ocupados por povos tradicionais pré-coloniais estão positivamente associados com a riqueza de espécies frutíferas e negativamente associados com espécies de árvores usadas para a construção (ODONNE et al., 2019).

Para as florestas subtropicais do Brasil, o manejo ancestral e tradicional de espécies nativas já foi apontado para espécies como a araucária (REIS; LADIO; PERONI, 2014) e a erva-mate (REIS et al., 2018). Além disso, existem fragmentos com alta abundância de indivíduos de espécies úteis, como a bracatinga, formando os bracatingais (STEENBOCK et al., 2011), e a erva-mate, formando os ervais (GERHARDT, 2006). Mais recentemente, foi sugerido um legado da ocupação das florestas por distintos povos ameríndios sobre a composição de espécies de árvores das florestas de Santa Catarina (CRUZ et al., 2020). No entanto, ainda não está claro se o legado do manejo antrópico histórico das florestas subtropicais da Mata Atlântica teve consequências para os padrões de diversidade das florestas e quais aspectos da diversidade foram modificados.

OBJETIVOS

A literatura que trata sobre os efeitos da atividade humana nas florestas nos traz alguns entendimentos sobre os processos de domesticação e do efeito persistente do manejo antrópico sobre o solo e sobre a presença e abundância de espécies úteis. No entanto, algumas lacunas ainda existem nesses estudos, especialmente no que diz respeito à quantificação e definição do tamanho e direção do efeito da influência ambiental e humana sobre os padrões de diversidade. Outro aspecto pouco explorado nesses estudos é sobre a mudança na composição das florestas, avaliando se ocorre uma maior similaridade entre locais que apresentam um manejo histórico mais intenso e uma maior presença de espécies úteis. A princípio, espécies úteis e populares seriam mais conhecidas e propagadas, podendo ser encontradas em muitas parcelas florestais, mesmo naquelas que estão fora de sua área natural de ocorrência, tendo efeitos a) positivo sobre a riqueza de espécies, porém b) negativo sobre a diversidade beta, causando o aumento de similaridade entre locais. Portanto, neste trabalho tivemos como objetivos:

- a) Entender quais são as principais variáveis que explicam os padrões de diversidade de floresta, investigando se são aspectos relacionados a fatores ambientais ou à atividade humana.
- b) Avaliar o tamanho e direção do efeito dessas principais variáveis, investigando se sua influência aumenta ou diminui a diversidade das florestas de Santa Catarina.

Subtropical Atlantic Forest tree diversity is shaped by human use of species¹

Introduction

Biodiversity patterns result from different forces. Environment and evolution are recognized in Ecology as crucial factors to shape diversity, alongside dispersion and stochasticity (Ricklefs, 1987; Mittelbach and Schemske, 2015; Chase *et al.*, 2020). These processes occur along time and space (Ricklefs, 2008) and human influence on it is mostly taken as negative because of the current extreme exploration of natural resources. Human actions result in large scale effects on nature, explaining why there are many studies calling the era we live in as the “Anthropocene”. The Anthropocene is explained as a period where we can find large human influences on forest clearance, and in greenhouse gas emissions and its effects on planet temperature (Ruddiman, 2013). Also, recent researches are working on the idea that humans are also niche constructors, having an important role in shaping biodiversity (Boivin *et al.*, 2016). Through cultural processes, humans are able to modify the environment, operating faster than natural selection and likely generating more profound consequences on diversity (Laland, Odling-Smee and Feldman, 2001).

Although context dependent, past and present land use has a common goal around the world: acquire resources to supply human needs (Foley *et al.*, 2005), affecting diversity in direct and indirect ways. Some key phases of anthropogenic transformation of nature are recognized, and human translocation of species is documented back to Late Pleistocene (Boivin *et al.*, 2016). Studies indicating translocation of species by humans usually highlight the establishment of exotic species, sometimes becoming invasive and threatening diversity (McKinney and Lockwood, 1999), but there are also other viewpoints about human modification of nature. Through the use of one or several resources in different intensities, humans shape “cultural landscapes” (Berkes, Colding and Folke, 2000) where they can promote an increase in useful native species richness (Levis *et al.*, 2017; Franco-Moraes, Braga and Clement, 2023). For example, Amazonian land management systems of food production in the mid-Holocene expanded rapidly, allowing the rise and maintenance of

¹Os seguintes pesquisadores participaram do desenvolvimento deste projeto de dissertação, contribuindo para a escrita desta primeira versão de manuscrito: André Luís de Gasper (FURB), Nivaldo Peroni (UFSC) e Aline Pereira Cruz (UFSC).

indigenous communities in resource rich areas, generating domesticated landscapes much before European colonisation (Clement *et al.*, 2015; we understand that european arrival in Americas is usually a process called ‘colonisation’, though the term ‘invasion’ could be more appropriate given the amount of evidences of exploration and occultation of indigenous cultures, Varese, 1996).

Human modification of nature in order to obtain material, food and other important products can be seen as a chronic disturbance. In Caatinga biome researchers have shown a negative effect of chronic anthropogenic disturbance on diversity (Ribeiro *et al.*, 2015), while other works found no significant changes in species richness on sites previously occupied by indigenous peoples, but highlighted the enhancement of beta diversity in a landscape level (Odone *et al.*, 2019). Still, effects of anthropogenic occupation and management are not clear on beta diversity patterns, since other evidence shows that ancient human occupation left marks on soil seed bank and vegetation of temperate forest, causing homogenisation in composition and characteristics (Plue *et al.*, 2008).

We already have clear evidence of human legacy on landscape diversity (Bitencourt and Krauspenhar, 2006; Levis *et al.*, 2017; Iriarte *et al.*, 2020; Lombardo *et al.*, 2020), but the direction and magnitude of this influence is still to be clarified. Landscapes might have minimal levels of human intervention, but can still show characteristics of human modification (Clement, 1999). This signature on the current state of tree diversity is a result of many years of different types of management and disturbance, being impossible to distinguish only by diversity metrics if past or recent management contributes more or less to patterns measured nowadays. Yet, for places under more extensive influence of traditional management there is some evidence. In the south of Brazil some species are especially important in economic and cultural spheres for local communities and are considered domesticated (Reis *et al.*, 2018). Also, a relationship between useful species and archaeological sites occupied by different indigenous groups in the state of Santa Catarina has been pointed out (Cruz *et al.*, 2020).

There are many ways to measure diversity, and many facets we can look at. Alpha diversity is usually the most studied and accessed, through measures of richness and abundance of species (Hillebrand *et al.*, 2018). Though beta diversity is of extreme importance for understanding processes in time and space, evaluating compositional differences and homogenisation, being a valuable tool for guiding conservation (Socolar *et*

al., 2016). A common way to measure beta diversity is by the calculation of pairwise dissimilarities, which indicate how different sites are from each other. Partitioning beta diversity into components of replacement or richness difference between sites is another valuable tool to understand diversity among sites (Vellend, 2001; Legendre and De Cáceres, 2013; Legendre, 2014). Last, beta diversity can be estimated by the decomposition of overall variation among sites – expressed as local singularity or Local Contribution to Beta Diversity (LCBD) – or among species – expressed as Species Contribution to Beta Diversity (SCBD; Legendre and De Cáceres, 2013). Those metrics are being used to access diversity of many organisms, such as dung beetles (da Silva, Hernández and Heino, 2018), stream insects (Heino and Grönroos, 2017), and plants (Niskanen *et al.*, 2017; Tan *et al.*, 2019; Dubois, Proulx and Pellerin, 2020; He *et al.*, 2022). While such literature focuses on environmental drivers of diversity, an assessment of the extent of the human influence over such a comprehensive set of beta diversity metrics is still lacking.

Evidence of human modified landscapes imposes a new perspective on community ecology and niche construction, emphasizing the need to recognize human influence on abundance and distribution of plants alongside evolutionary and ecological processes. Subtropical atlantic forests present different sets of indicator species related to its ecoregions, with their distribution being explained especially by environment (Bergamin, Müller and Mello, 2012), but also by different cultures (Cruz *et al.*, 2020). Given the environmental dissimilarities of ecoregions and its different types of historical occupation, it is expected that forest tree richness and composition will also be different when comparing diversity. Still, we don't know how much of these diversity patterns can be attributed to environmental factors and how much to human past and present management. So we assessed how environmental and human (such as indigenous occupation probability and traditional use of species) context can help to explain diversity patterns in subtropical atlantic forest in the state of Santa Catarina. We asked a) what are the relative contributions of environmental and human context to tree alpha and beta diversity in subtropical atlantic forest and b) what is the direction and size of their effect on tree alpha and beta diversity. We believe that human influence will have an expressive contribution effect on diversity, but smaller than environmental context in both diversity types, and that traditional use and management will foster propagation of popular species, generating a) positive effect on alpha diversity but b) a negative effect on beta diversity.

Methods

Study area

Our study area encompasses the Brazilian state of Santa Catarina (located between 25°57' and 29°21' S; 48°62' and 53°50' W), entirely inside the Subtropical Atlantic Forest, covering an area of 95.483 km² (Pandolfo *et al.*, 2002) (Fig. 1). The Atlantic Forest has both high endemism and threat, thus being considered a biodiversity hotspot with high conservation priority (Myers *et al.*, 2000). According to Köppen's classification, the whole state of Santa Catarina is located in a humid subtropical zone without dry season, being divided in places with hot summer and with temperate summer (Alvares *et al.*, 2013). Average annual precipitation varies between 1100 mm and 2900 mm (Pandolfo *et al.*, 2002).

Three main ecoregions (Olson *et al.*, 2001) are recognized in the state of Santa Catarina, usually presenting strong florist characteristics associated with temperature, rainfall and elevation: semi-deciduous seasonal forests (hereafter “seasonal forests”), mixed ombrophilous forests (also called araucaria forest, hereafter “mixed forests”) and evergreen coastal rainforests (also called ombrophilous dense forest, hereafter “dense forests”) (Oliveira-Filho *et al.*, 2015) (Fig.1). Dense forest has a greater number of species (around 1800 species), while seasonal forest has a lower number of species (around 470 species, Vibrans *et al.*, 2010). The floristic differences between those forests can be seen by the presence of some key species in each ecoregion, such as *Araucaria angustifolia*, *Drymis angustifolia*, *Dicksonia sellowiana* and *Cinnamodendron dinisii* in mixed forest (Vibrans *et al.*, 2013b), *Euterpe edulis*, *Cecropia glaziovii*, *Hyeronima alchorneoides*, *Laplacea fruticosa* and *Virola bicuhyba*, in dense forest (Vibrans *et al.*, 2013a), *Apuleia leiocarpa*, *Bastardiopsis densiflora*, *Cordia trichotoma*, *Holocalyx balansae* and *Myrocarpus frondosus* in seasonal forest (Vibrans *et al.*, 2012).

In addition to that, human occupation in Santa Catarina might be important to understand tree diversity patterns found nowadays, since all Atlantic Forest holds a history of extreme degradation associated with europeans arrival, though northeast and southeast atlantic forest were intensively exploited before southern atlantic forest. In seasonal forests, located in the west, fragmentation is larger than in other ecoregions (Vibrans *et al.*, 2010), especially due to the exploratory occupation in the region. Mixed forests are characterised by the presence of

the coniferous *Araucaria angustifolia*, and this landscape is considered human constructed by indigenous peoples that used araucaria's resources, especially its nut-like seeds called pinhões (Reis, Ladio and Peroni, 2014). From the beginning of 19th century araucaria trees were extremely logged, because of its great quality wood, causing an increase in forest fragmentation in mixed forest (Quinteiro, Alexandre and Magalhães, 2019; Carlucci, Marcilio-Silva and Torezan, 2021). Dense forest, located in the east, shares many floristic characteristics with northern atlantic forests. Coastal forests usually have an increased human pressure on its diversity given the fact that colonisation and resources exploration started first at this part of Atlantic Forest, resulting in higher population density in those regions, having more areas exploited for constructions and for food production (Carlucci, Marcilio-Silva and Torezan, 2021).

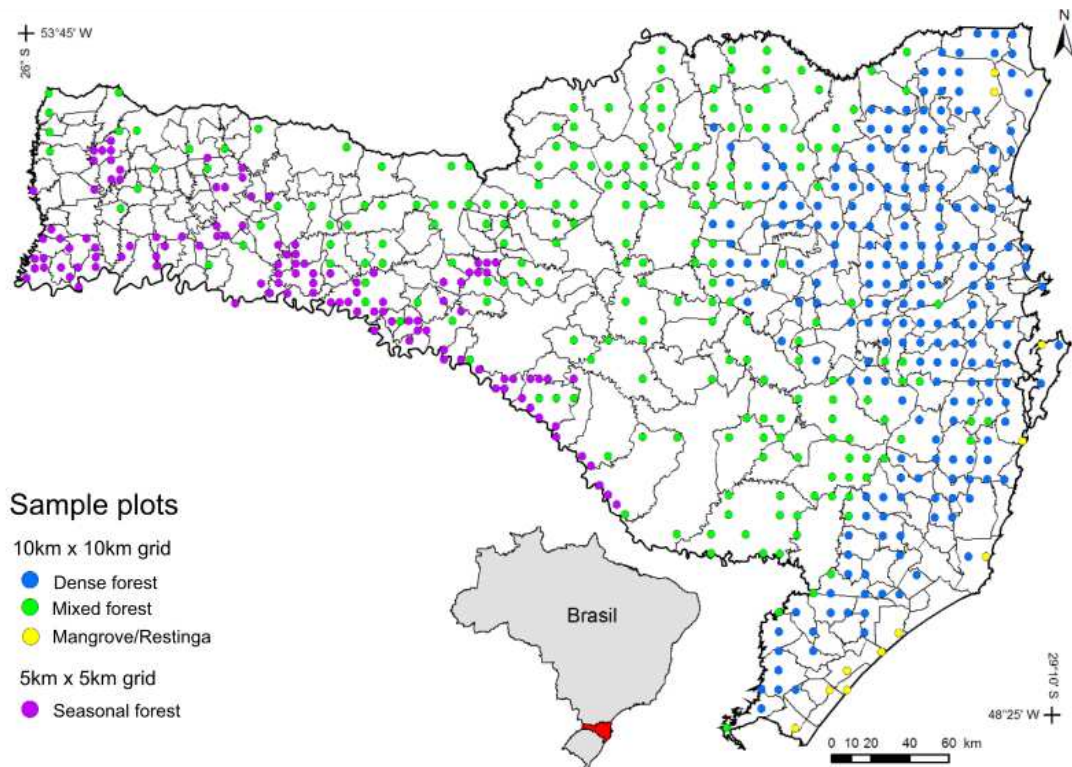


Figure 1: Brazilian state of Santa Catarina, its ecoregions and distribution of sampling plots from Floristic and Forest Inventory of Santa Catarina [map translated from Vibrans *et al.*, 2010].

Forest diversity, human influence, and environmental variables

Currently observed forest biodiversity is influenced by a combination of past and present environmental constraints and legacy of human use (McMichael *et al.*, 2023, e.g. synthesised as human footprint on nature). To differentiate both influences, we classified our predictor variables along a spectrum that goes from entirely environmental factors holding varying degrees of combined effects to entirely human legacy effects (Fig. 2). Human legacy is a term associated with past human activity, still, variables indicating human activity used in this research can present different degrees of recent human impact. For that reason, they are inside the presented spectrum where they are more or less influenced by past or recent human activity.

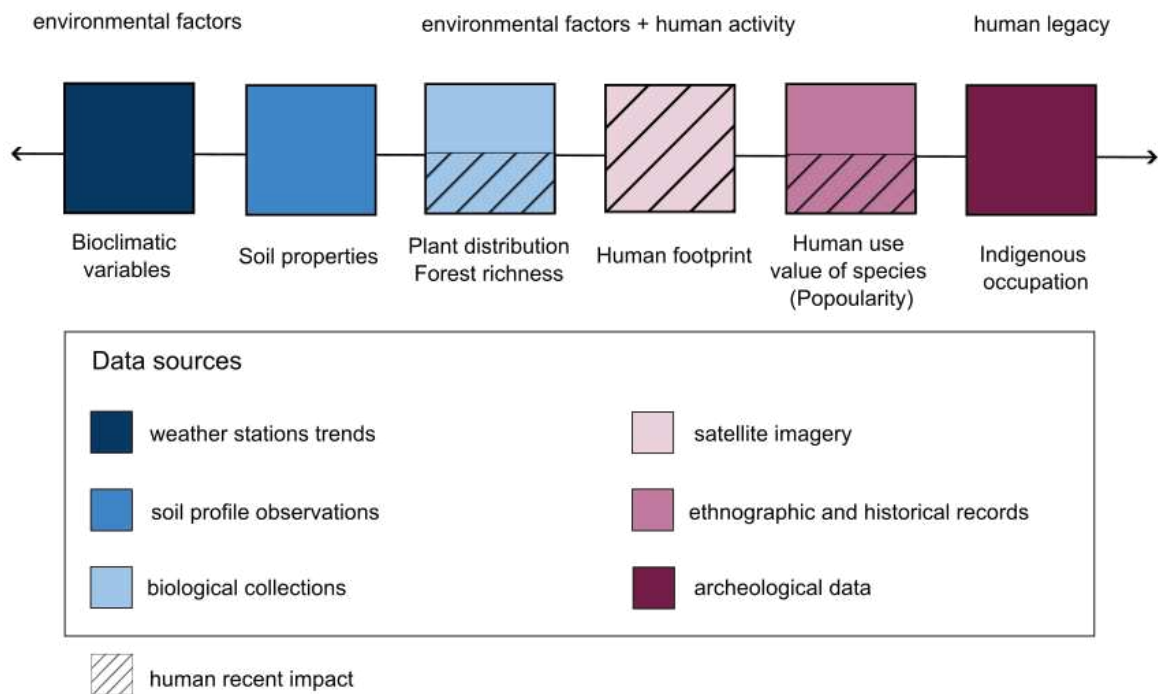


Figure 2: Indicators of the spectrum of factors through varying degrees of combined effects to entirely human legacy effects used in statistical models to predict today's forest diversity. Squares represent variables, colours represent data sources, hatch represents human recent impact [adapted from: McMichael *et al*, 2023]. Full hatched square means that the variable is fully influenced by human recent impact, while half hatched squares means that the variable is semi influenced by human recent impact.

Forest data

We used tree distribution and abundance data from the Floristic and Forest Inventory of Santa Catarina (IFFSC, now called Floresta SC) that has sampled forest fragments in a

systematic grid of 10 x 10 km in mixed and dense forests and of 5 x 5 km in seasonal forests (Vibrans *et al.*, 2010, 2020). In each sampling unit there was a cluster of four subplots with 4000 m² each (20 x 50 m), with a distance of 30 m from the sampling unit centre. Inside each subplot there were 10 subunits with 100 m² (10 x 10 m), in which all living trees with diameter at breast height was larger or equal to 10 cm were identified (Vibrans *et al.*, 2020). Data used in our analyses were abundance and presence-absence of species in each sampling unit.

Environmental context

We extracted bioclimatic and soil information for the central coordinates of each sampled site. Climate information was obtained from WorldClim (10-minute spatial resolution), version 2.1 (Fick and Hijmans, 2017), while soil information was obtained from SoilGrids (250 m grid resolution) (Poggio *et al.*, 2021). Bioclimatic variables extracted were Annual Mean Temperature (BIO1), Temperature Seasonality (BIO4), Min Temperature of Coldest Month (BIO6), Annual Precipitation (BIO12), Precipitation Seasonality (BIO15) and Precipitation of Driest Quarter (BIO17). Soil variables extracted were Bulk density, Cation exchange capacity, Coarse fragments, Clay, Nitrogen, pH, Sand, Silt, Organic carbon concentration and Organic carbon density. This procedure was conducted in R software (R Core Team, 2022), with the RStudio interface (RStudio Team, 2022) and the “geodata” package (Hijmans, Ghosh and Mandel, 2022).

Bioclimatic and soil descriptors were submitted to two separate principal component analysis (PCA) to extract the main variation on both data subsets (Borcard *et al.*, 2011). We then kept the first two axes of each analysis as a synthetic representation of bioclimatic variables (hereafter “PC1-climatic” and “PC2-climatic”) and soil influences (hereafter “PC1-soil” and “PC2-soil”). These four variables were then used as predictors in modelling alpha and beta diversity estimates.

Human influence

Human influence on forests is multidimensional and thus we applied a set of strategies to quantify it properly. We started by compiling information on the use of each tree species by humans and complemented the information with the likelihood of the use of forests and the

landscape they are in as either a legacy of a longer use by amerindians or more current influences.

Human use of species information was collected through a systematic review. First we obtained articles and reviews published and indexed in the Web of Science core catalogue and using the following terms: “TS=(ethno* OR etno) AND TS=(plant AND use*) AND AD=(Santa Catarina)”. Second, we also included grey literature represented by master’s theses and PhD dissertations, scientific reports, and books indicated by specialists.

We gathered information about traditional use from 24 sources (Table S1). Many of those sources were researches conducted in traditional communities, such as: indigenous groups (Guaraní, Xokleng, Kaingang), family farmers and artisanal fishers. Based on the documents obtained and the most common classifications applied in them, we classified species uses in sixteen uses: human food, human medicine, ritualistic/religious, construction material, artifact material, craftsmanship, commercial, poison, personal hygiene, ornament, tannin, fuel, fishing, bee attractor, animal medicine, and animal food. The research followed the ethical guidelines set forth in Brazilian legislation, having the consent of Associação Comunitária Rural de Imbituba (ACORDI) for using secondary data of traditional knowledge.

Probability of indigenous occupation (hereafter “indigenous occupation”) was estimated through geographic location of archeological sites occupied by Southern Jê and/or Guarani peoples over the past 3000 years (Cruz *et al.*, 2020). For that, archeological sites in the study area were identified from literature reviews and field data collected since 2011 by the Laboratory of Interdisciplinary Archaeology Studies at the Federal University of Santa Catarina (Cruz *et al.*, 2020). For more recent human influences, human footprint values were collected for each sampled forest through their coordinates using the ‘geodata’ package (Hijmans, Ghosh and Mandel, 2022). Such remotely-sensed information combines eight variables of direct and indirect human pressures on the environment in the year of 1993. Human pressures estimates were developed from built environments, population density, electric infrastructure, croplands, pasture lands, railways and navigable waterways and then overlaid to create a human footprint score in a 0-10 scale (Venter *et al.*, 2016). Each of these variables are briefly described below.

Built environments are mainly urban settings, which includes urban parks, paved land and buildings. For population density, it is considered that even low density human populations can cause an impact on biodiversity, and all locations with more than 1000 people/km² had a high impact score for calculating human footprint. Night time lights were registered by a tool that allowed to detect important human infrastructures such as rural housing and working landscapes. Only intensive agriculture lands were used to estimate footprint, and the pressure score given to croplands was higher than the score of pasture lands. Roads and railways are highly associated with habitat conversion and fragmentation. Roads data was obtained from gROADS, and all private trails and roads were excluded. The direct and indirect influence of roads were assessed and a higher impact score was given for places near roads, with the score decaying when distance from either side of the road increased. Navigable waterways were only considered when they were navigable for 80 km either direction of signs of a human settlement. Rivers were considered navigable if their depth were greater than 2 m and if there was sign of night time lights (Venter *et al.*, 2016).

Use value, popularity and versatility were calculated for each species. Use value is the sum of the number of uses per species divided by the number of informant sources (Rossato, Leitão-Filho and Begossi, 1999). Popularity is the number of times a species is cited divided by the total number of informant sources. Since we used secondary data, informant sources are considered the number of bibliographic sources that cite the species. Versatility is the number of use categories per species divided by the total number of possible uses. We chose to only use popularity estimates in statistical models because indexes that depend more on frequency of citation and on number of use reports tend to be more objective than those that depend on the number of use categories (Tardío and Pardo-de-Santayana, 2008). Alongside that, we used VIF (variance inflation factor) to test collinearity, which indicated that use value, popularity and versatility were strongly correlated. Species popularity can be seen as a species' trait that would foster dispersal probability, which is a new approach in this type of studies. According to our hypothesis, if a species presents a high value of popularity trait, it should be more dispersed by people, increasing richness and similarity between sites.

We also calculated the destructive value of each species, considering that some uses can kill or extremely debilitate tree individuals, causing the reduction of those species on forests. For the destructive index we defined which uses were destructive (construction

material and fuel), signalled if species presented none, one or both of these uses and divided by two, thus the destructive use value ranges from 0 to 1.

Data analysis

To test our hypothesis that alpha diversity should be favoured but beta diversity reduced because of human activity, we modelled diversity estimates with environmental and human context variables as predictors using Generalised Linear Regressions Models (GLM). For that, we used a measure of alpha diversity, different aspects of beta diversity, synthetic representations of bioclimatic and soil data (PCA axes), and of human activity. Ecoregions were used in models as an important variable representing environmental and evolutionary aspects that can not be estimated by synthetic representations of bioclimatic and soil data. They represent a random variable, but since we only have three ecoregions they were used as fixed variables in the models. In the following sections we explain how we reached each value used in the statistical models.

Alpha and beta forest diversity

Alpha diversity was estimated through species richness values for each sampled forest (Chao, Chiu and Jost, 2014). These values were obtained through interpolation and extrapolation based on samples of equal completeness, allowing comparison of sampling units diversity with a standardised sample coverage (Chao and Jost, 2012). To reach this estimate we used the package iNEXT (Hsieh, Ma and Chao, 2016).

Beta diversity was estimated using Sorensen dissimilarities. Total beta diversity was then partitioned into richness difference and replacement components (Legendre and De Cáceres, 2013; Legendre, 2014) and into Local Contribution do Beta Diversity and Species Contribution to Beta Diversity (Legendre and De Cáceres, 2013). Richness difference component indicates the effects of species gains or losses on beta diversity, and it tends to correlate with alpha diversity richness values. Beta diversity values were obtained using the ‘adespatial’ package (Dray *et al.*, 2018).

Modelling alpha and beta diversity as a function of the environmental context and human influence

For alpha diversity we modelled species richness as a function of bioclimatic and soil synthetic variables, ecoregions, human footprint, probability of indigenous occupation, proportion of useful species on each plot (hereafter “proportion of useful species”), and summed popularity on each plot. The full model was simplified by AIC, reaching the simplest model with the highest explanation power:

$$\text{Species Richness} \sim \text{PC2-climatic} + \text{Ecoregion} + \text{Proportion of useful species} + \text{Popularity}$$

The model was a generalised linear model (GLM) with log link and negative binomial distribution.

For beta diversity we modelled Local Contribution to Beta Diversity (LCBD, that is a component of beta diversity, representing singularity) as a function of bioclimatic and soil synthetic variables, ecoregions, human footprint, probability of indigenous occupation, species richness, proportion of useful species on each plot and summed popularity on each plot. We used species richness as a predictor for total LCBD because beta diversity can be partitioned in richness difference and replacement components, and using species richness is a way of understanding how much differences in species richness affects total local contribution to beta diversity. The full model was simplified by AIC, reaching the simplest model with the highest explanation power:

$$\text{LCBD} \sim \text{PC2-soil} + \text{Species Richness} + \text{Indigenous Occupation} + \text{Ecoregion} + \text{Proportion of useful species} + \text{Popularity}$$

The model was a GLM with logit link and beta distribution. All models were checked for the assumptions of normality, homoscedasticity, and outliers in the residuals using the ‘DHARMA’ package (Hartig, 2022) in R (R Core Team, 2022).

After fitting alpha and beta diversity models, we calculated a hierarchical partitioning of marginal R^2 to rank each variable in terms of its contribution to explain differences in species richness with the ‘glmm.hp’ package (Lai *et al.*, 2022).

The total beta diversity, replacement and richness difference dissimilarity matrices were analysed with a Distance Based RDA, and then we partitioned the explanatory power of environmental and human variables for each beta diversity component into four groups: Environment, Richness, Human Occupation and Human Use. Multivariate variance partition was calculated in the ‘vegan’ package (Oksanen *et al.*, 2022).

We also ranked Species Contribution to Beta Diversity (SCBD) and investigated if higher values of SCBD were correlated with species popularity values and destructive use. For that we used Spearman’s correlation.

Results

The Floristic and Forest Inventory of Santa Catarina gathered data from 422 sampling units, though we only used data from 400 sampling units due to the availability of probability of indigenous occupation data (Cruz *et al.*). We worked with a total of 661 species, from which 330 were useful. Each species has one or more uses, and the most frequent types of use were fuel (172 species), artifact (167 species), construction material (156 species) and human medicine (146 species, Figure S1). The high frequency of the above-mentioned types of use is probably related with the fact that we only analyzed tree species, so uses involving wood are common.

We divided our analysis into *alpha* and *beta* diversity. In summary, our results show a slight but always present human influence on diversity, represented by the use of species. The direction and magnitude of this influence depends on which scale we are looking at.

Alpha diversity

The full model explained nearly half of the total variation in within-site species richness ($R^2 = 0.44$). When ranking predictors’ contribution to species richness by individual R^2 values, environmental constraints, represented by different ecoregions, had one of the greatest contributions (40%). Proportion of useful species and popularity are also strong contributors to species richness (29% and 10% respectively, Fig. 3a). In terms of relative

importance, the sum of environmental predictors explain 60% of the R^2 proportion above mentioned. In turn, the sum of human-related predictors explain 40% of species richness.

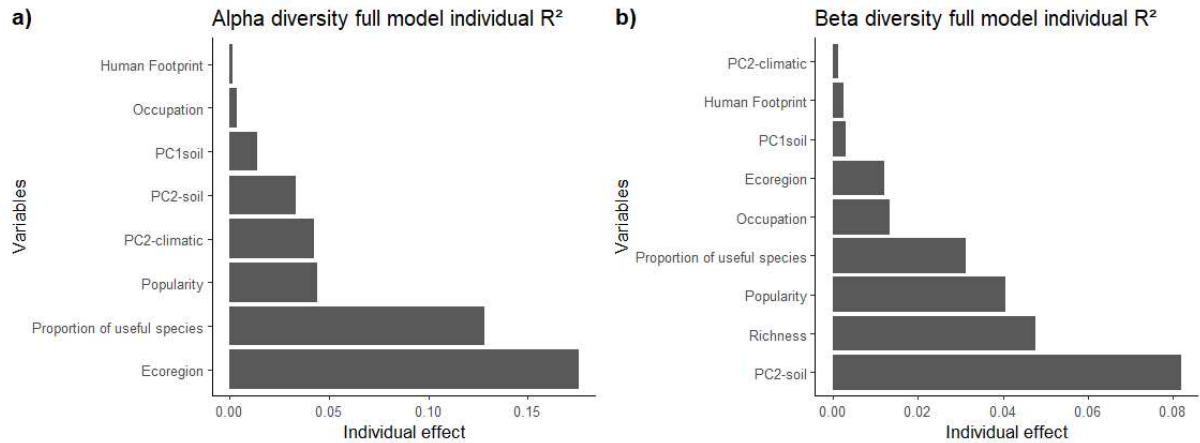


Figure 3: Individual effect of variables used as predictors to alpha and beta diversity in the full Generalised Linear Model. Bars are ranked in terms of lower to higher relative contribution of each variable to a) Richness (alpha diversity) and b) Local Contribution to Beta Diversity (LCBD, beta diversity).

When assessing direction and magnitude of predictors on species richness, popularity had a negative relationship with species richness ($z = -2.27$, $P = 0.02$). Also, when Proportion of useful species increases, species richness decreases ($z = -3.338$, $P < 0.001$). Environmental factors represented by bioclimatic variables and dense forest are associated with species richness, which decreased with the second principal component axis of bioclimatic variables (PC2-climatic, $z = -4.826$, $P < 0.001$) and increased in dense forest (when compared to seasonal forest, $z = 5.307$, $P < 0.001$, Fig.4a, full results on Table S2). Contrary to our expectation, variables related with human occupation (human footprint and indigenous occupation) had no significant effect on species richness. The same happened with soil variables (PC1-soil and PC2-soil).

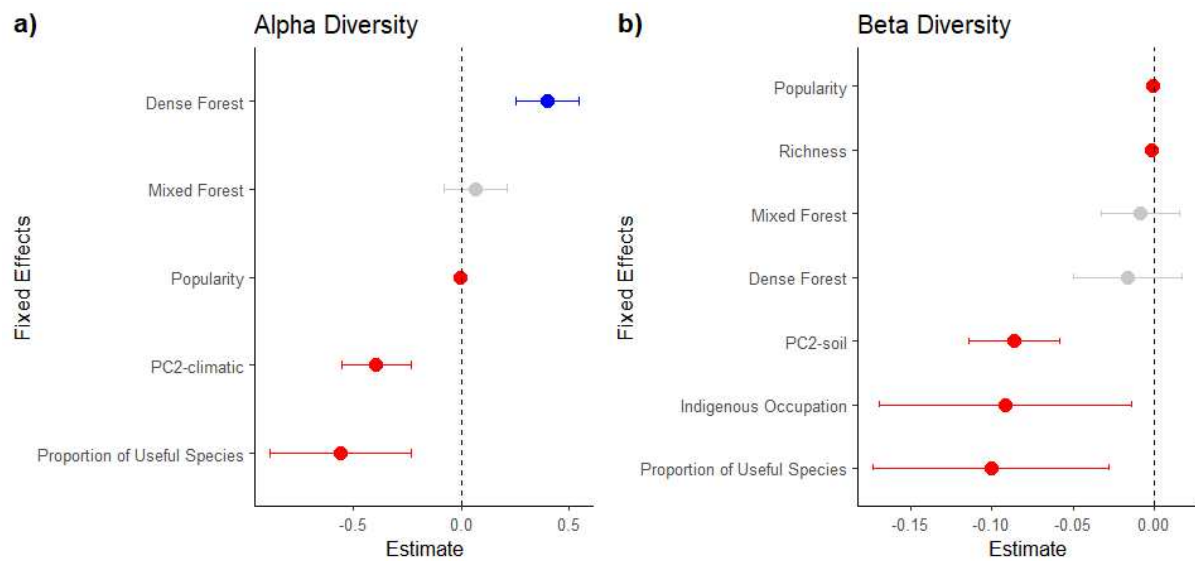


Figure 4: Estimates of predictor variables in simplified models of a) alpha diversity and b) local contribution to beta diversity. Graph shows direction and magnitude of predictors effects. Dashed vertical line is placed on estimate zero. Dots with error bars show the effect sizes and 95% confidence interval (CI), respectively. The blue, grey and red colours represent significant positive, not significant and significant negative effects, respectively.

Beta diversity

The full model explained 24% of the total variation of total local contribution to beta diversity (LCBD, $R^2 = 0.24$). When ranking predictors' contribution to LCBD by individual R^2 -values, environmental predictors related to soil had the strongest contribution (PC2-soil, 35%), followed by differences in species richness (20%). Summing environmental contributions to beta diversity it reaches up to 42%, while human-related predictors contributed 38% to the R^2 proportion above mentioned (Fig. 3b).

Alternative analytical approaches for beta diversity, such as Distance-Based Redundancy Analysis using dissimilarity matrix yielded similar results to those found in variation partitioning using regression models (Fig. 5). The difference is that variation partitioning of total beta diversity dissimilarity matrix was made with groups of predictors. Environment group is formed by PC1 and PC2 climatic, PC1 and PC2 soil and Ecoregion, explaining 14% of the variation alone and 30% when combined with other groups. The Richness group is formed by species richness, explaining 2% of the variation alone and 4% when combined with the Environment group. The Human Occupation group is formed by

Human Footprint and Indigenous Occupation, explaining 1% of the variation when alone and 3% when combined with other groups. Human Use group is formed by Popularity and Proportion of useful species in each plot, explaining 2% of the variation when alone and 15% when combined with other groups.

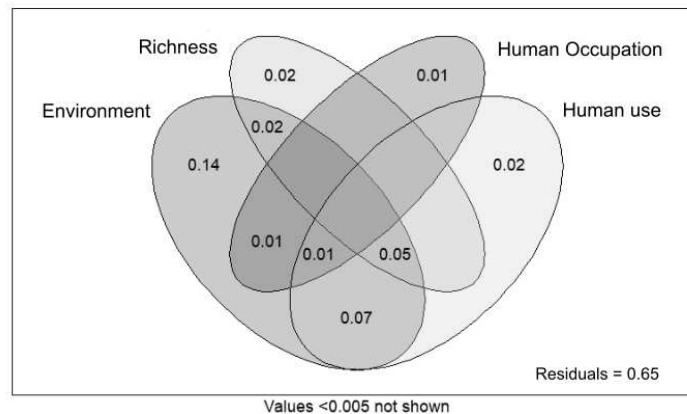


Figure 5: Venn diagram with different groups of variables' contribution to beta diversity using dbRDA. Environment group is formed by PC1 and PC2 climatic, PC1 and PC2 soil and Ecoregion. Richness group is formed by species richness. Human Occupation Group is formed by Human Footprint and Indigenous Occupation. Human use group is formed by Popularity and Proportion of useful species in each plot.

When assessing direction and magnitude of predictors on local contribution to beta diversity (LCBD, Table S3), we found that popularity ($z = -3.94$, $P < 0.001$) proportion of useful species in sampling unit ($z = -2.72$, $P = 0.005$) and indigenous occupation ($z = -2.32$, $P = 0.02$, fig.5b) were associated with LCBD decrease. Also, species richness ($z = -5.69$, $P < 0.001$, fig) and environmental variables represented in PC1-soil ($z = -6.05$, $P < 0.001$) had a negative influence on LCBD (Figure 4b).

Another aspect of beta diversity explored was how much species contribute to beta diversity (SCBD). By ranking species by their SCBD, we found that most of the 20 species with the highest SCBD are useful for indigenous peoples and local communities in the region of the study (Table S4). Spearman's correlation tests for SCBD relationship with species popularity and species destructive use showed significance ($\rho = 0.4$ and $\rho = 0.37$ respectively).

Discussion

Our results suggest that human legacy is a relevant element driving tree diversity in subtropical forests, even though the environment gives the strongest contribution to diversity patterns. This is expected since forest communities are shaped through time and space by their environmental context, and current patterns are also the result of evolutionary and ecological processes. Still, we corroborated the hypothesis that human past and recent activity also contributes to large scale alpha and beta tree diversity and that the use of species by humans is related with the increase of similarity between sites, since species popularity and the proportion of useful species in each plot are associated with the decrease on local contribution to beta diversity. Human use of species is also related to a decrease in species richness, which was something not expected at first.

Human management through time is known to shape landscapes and diversity, favouring useful species and also enhancing species richness (Balée, 2006), so we hoped our findings would be somewhat similar to those found in Amazonia, where studies report an increase in richness on places with human management traces (Iriarte *et al.*, 2020). Management acts as an intermediate disturbance, which is a pattern well studied in ecology that can cause an increase in diversity (Roxburgh, Shea and Wilson, 2004), and species popularity is a factor that can foster its dispersion through many forest plots, although that was not what we found. In the state of Santa Catarina, the summed popularity of species and the proportion of useful species in plots were related with a decrease in species richness. Effect magnitude of these two variables is something to be discussed, because while the proportion of useful species has a big negative magnitude on species richness, summed species popularity doesn't. Influence of traditional management on forest diversity is something that is being studied in recent days, but we still don't have a solid pattern recognized, especially in subtropical Atlantic Forest. Also, our study region differs from amazonian studies in many aspects, including vegetation, climate and history of pre and post colonial occupancy (Carlucci, Marcilio-Silva and Torezan, 2021), which could be a reason for finding a different direction of effect.

Occupation of the Atlantic Forest by Europeans resulted in an intense and extensive forest degradation. Colonisation processes had two strong cycles in southern Atlantic Forest, one in the 16th century and the other in the 19th century, receiving state support and always

resulting in native species exploration and forest fragmentation (Carlucci, Marcilio-Silva and Torezan, 2021). Amazonian exploration history was different, although very violent and devastating as well (Clement, 1999), the exploration of natural resources became much more intense after it had already started on Atlantic Forest. Effects of human different kinds of management on diversity could not be completely disentangled in our work (Fig. 2), still, we understand that different cultures in distinct historical times have managed forests with unsimilar intensities and with distinct objectives, likely contributing to singular patterns of diversity. This is probably related to the fact that our findings differ from those usually found on Amazonian forest. Even though data collected nowadays shows entanglement of different human activities, our results add to the growing evidence that traditional and indigenous management have been leaving a legacy imprint on tree diversity (Maezumi *et al.*, 2018). In our work, results point that human legacy can be seen beyond areas that were probably occupied by indigenous peoples, having an extensive effect on subtropical forests in the State of Santa Catarina.

According to our hypothesis, species that are popular are more likely to be dispersed by people, or favoured if already present locally, or both. As a consequence, those species should be found in more sites, independently of its natural range of occurrence, thus leading to low beta diversity. We corroborated the hypothesis, since we found that human-related variables are associated with the reduction of local contributions to beta diversity (LCBD). When the sum of species popularity on each plot increased, LCBD decreased, and the same happened with the increase of indigenous occupation probability. The effect of indigenous occupation is supported by evidence of a species partitioning gradient between indigenous groups, with some native species being more related with Guarani ethnic group, while other species relate with Southern Jê ethnic group and many species being related with both groups (Cruz *et al.*, 2020). Thus, a high probability of indigenous occupation increases the chances for forests to have been extensively managed through introducing and favouring useful species, resulting in increased similarity between sites. Additional studies highlight that traditional management of native species preserve useful species in the landscape, whether intentionally or not (Junqueira, Shepard and Clement, 2010; Levis *et al.*, 2017). A regional example is the management of the tree *Mimosa scabrella*, that results in the species being overabundant and in the forest type called “bracatingal” differing in diversity and composition from secondary forests without this sort of management (Steenbock *et al.*, 2011). Still, environmental factors and alpha diversity (species richness) are important to explain forests

LCBD, as other works have already shown (Tan *et al.*, 2019; He *et al.*, 2022). Other works have already shown that alpha diversity has a significant effect on beta diversity on the same study region (dos Santos *et al.*, 2015), and that richness can be negatively related with LCBD (Heino and Grönroos, 2017; da Silva, Hernández and Heino, 2018; Xia *et al.*, 2022).

Another facet of beta diversity is how much individual species contribute to beta diversity (SCBD). We found many useful species with the highest SCBD-values (Table S4), and these values are correlated with species popularity and destructive use of species. Such an association between SCBD and species commonly used as firewood or for construction suggests destructive uses improve beta diversity. Although counterintuitive at first, high beta diversity implies that sites are dissimilar, a pattern that can result from species with destructive uses to be often absent or rare because they have been cut off and, thus, contrasting with being abundant in only a few underexplored sites. A similar effect can be caused by species popularity, but by an increase in abundance on few highly managed sites, which is similar to finding of high abundance of domesticated species near archeological sites (Junqueira, Shepard and Clement, 2010; Levis *et al.*, 2017), resulting in higher contribution to beta diversity. Given that sites were unequally managed, this will amplify the dissimilarity between sites.

Whether popular species were dispersed and favoured by people through time or whether such species naturally occurred in the landscape increasing the chances of settlement by different groups is a hard question, especially because it can also include feedback loops. Still, there is evidence to help us partially disentangle those questions. For example, family farmers living in mixed forests manage diversity to harvest *Ilex paraguariensis* and collect “pinhões” – the seeds from *Araucaria angustifolia* –, a know-how that has been passed on across generations (Reis *et al.*, 2018). There is also evidence showing that indigenous peoples have managed forests to favour useful and important species (Steenbock *et al.*, 2011; Reis, Ladio and Peroni, 2014). Similar findings take place in Brazilian territory, with massive evidence accumulating for indigenous occupancy and practices that shaped biodiversity in Amazonian forest, for example (Junqueira, Shepard and Clement, 2010; Clement *et al.*, 2015; Odonne *et al.*, 2019; Iriarte *et al.*, 2020; Franco-Moraes, Braga and Clement, 2023), leaving imprints on forest diversity, even in patches that seem untouched (Levis *et al.*, 2017).

Such management that alters forests and promotes the growth of useful species by increased and selective dispersal has been practised for a long time around the world, remounting up to 49,000 years ago (e.g., New Guinea, Summerhayes *et al.*, 2010). Such findings help to replace the myth of pristine and “never touched” forests to a best suited notion of old growth forest holding a complex historical ecology (Balée, 2006; Clement and Junqueira, 2010). This sort of evidence is crucial to guide knowledge about biodiversity and its dynamics, and our work helps to understand the effect of human activity on forest diversity, helping to guide decision-making processes and to build community ecology knowledge.

Conclusions

The strongest conclusion from our work is that human past activity leaves an imprint on diversity. Native species popularity can be seen as a trait that is related with their presence or absence in forest plots, and the main effect of human activity on diversity differs from other biomes under different post colonial management. We found that summed species popularity and the proportion of useful species in each plot are related with a small decrease in alpha and beta diversity, indicating that chronicle disturbances caused by the use of species are relevant factors to diversity patterns, and effects can be seen beyond archeological sites, showing a persistent human legacy across forests. Also, beta diversity results are new for this sort of analysis that uses popularity of species as a factor that can be related with similarity increase between sites.

The conjunction of our results with previous research highlights how multi-generational human legacy is subject to tradeoffs between the conservation through more intensive use of fewer forest species versus a less intensive use of a broader array of forest species. Drawing on knowledge of indigenous and other ecological management, current policies and practices in land use should facilitate less intensive exploitation of a broader array of species, while developing mechanisms of monitoring and compliance to prevent the overexploitation of any species.

Final thoughts

Human traditional use of species shaped forest diversity to promote useful species that were and are extremely important to maintain different ways of living. When compared to isolated protected areas, those places with strong human legacy in some cases might have lower richness and be more similar between each other, but they still present very high native biodiversity compared to other places with the predominance of recent land uses. In a world with the current population density, concentrated overexploitation of resources and destruction of habitat it's important to think about conservation efforts engaged across cultural landscapes capable of simultaneously providing material, non-material and regulating contributions of nature to people, in addition to protected areas exclusively for conservation.

Supplementary material

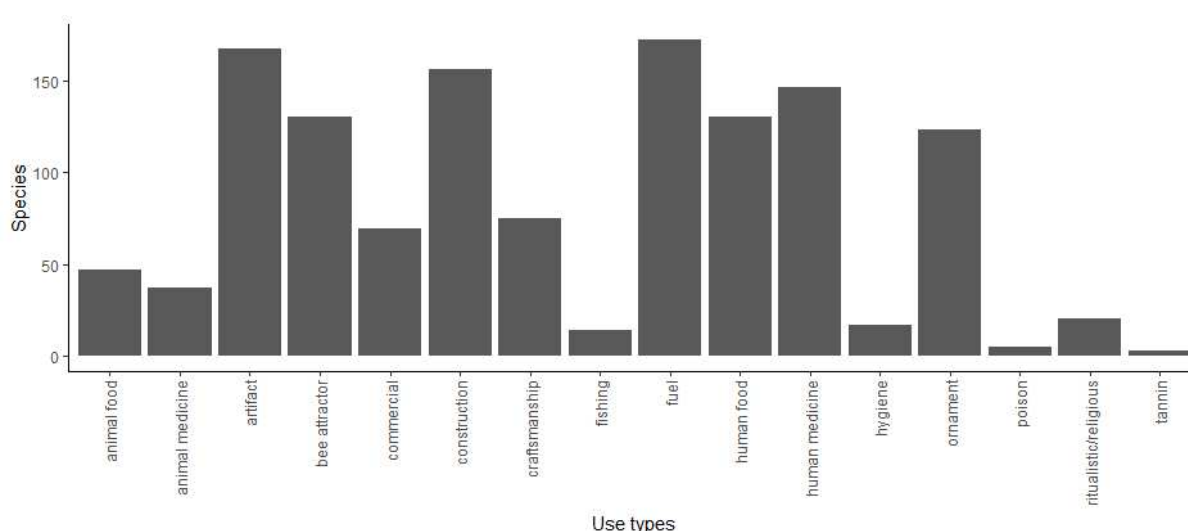


Figure S1. Barplot showing the number species presenting each use type.

Table S1. References used to build the database of traditional knowledge related to use.

Complete reference	Type	DOI	Traditional group	Region
PEREIRA, G. S. ; NOELLI, F. S. ; CAMPOS, J. B. ; SANTOS, M. C. P. ; ZOCHE, J. J. Ecologia Histórica Guarani: As Plantas Utilizadas no Bioma Mata Atlântica do Litoral Sul de Santa Catarina, Brasil (Parte 1). Cadernos do LEPARQ, v. Article		https://doi.org/10.15210/lepaa.rq.v13i26.7608		

13, p. 197-246, 2016.

PEREIRA, W. S. 1998. Laudo antropológico de identificação e delimitação de terra de ocupação tradicional Laklãnõ (Xokleng) : história do contacto, dinâmica social e mobilidade indígena no Sul do Brasil. Porto Alegre : Funai

Document

Laklãnõ;
Xokleng

ZUCHIWSCHI, E. et al. Limitações ao uso de espécies florestais nativas pode contribuir com a erosão do conhecimento ecológico tradicional e local de agricultores familiares. Acta Botânica Brasilica, v.24, n.1, p.270-82, 2010.

Article

<https://doi.org/10.1590/S0102-33062010000100029>

Family farmers

West of Santa Catarina

GIRALDI, M.; HANAZAKI, N. Uso e conhecimento tradicional de plantas medicinais no Sertão do Ribeirão, Florianópolis, SC, Brasil. Acta Botânica Brasilica, Florianópolis, v. 24, p. 395-406, 2010.

Article

<https://doi.org/10.1590/S0102-33062010000200010>

Azorean

MIRANDA, T. M; HANAZAKI, N. Conhecimento e uso de recursos vegetais de restinga por comunidades das ilhas do Cardoso (SP) e de Santa Catarina (SC), Brasil. Acta Bot. Bras., São Paulo , v. 22, n. 1, p. 203-215, 2008 .

Article

<https://doi.org/10.1590/S0102-33062008000100020>

Azorean

MEYER, L . et al. Etnobotânica na comunidade de Santa Bárbara, Ascurra, Santa Catarina, Brasil. Revista Brasileira de Biociências, v.10, n.3, p. 258-266,. 2012

Article

Most of the interviewed people were german (26%) or italian (22%) or even a miscegenation of both

- LUCA, V. D. et al. Utilização de plantas medicinais no entorno do Parque Estadual da Serra Furada, Santa Catarina, Brasil: uma abordagem etnobotânica. *Revista Brasileira de Biociências*, v. 12, n.2, p. 59-65, 2014. Article
- CRUZ, T. M. S., 2014. Etnoecologia de paisagens na terra indígena Ibirama Laklãnõ, Santa Catarina, Brasil. Dissertação de Mestrado, Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis. Masters thesis Xokleng Vale do Itajaí
- TRIBESS, B., PINTARELLI, G.M., BINI, L.A., CAMARGO, A., FUNEZ, L.A., DE GASPER, A.L., ZENI, A.L.B., 2015. Ethnobotanical study of plants used for therapeutic purposes in the Atlantic Forest region, Southern Brazil. *J. Ethnopharmacol.* 164, 136–146. Article doi:10.1016/j.jep.2015.02.005
- MERÉTIKA, A. H. C., 2008. Conhecimento e utilização de plantas medicinais por comunidades de pescadores do município de Itapoa-SC. Dissertação de Mestrado, Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis. Masters thesis
- PODEROSO, R. A., 2012. Conhecimento local sobre plantas no entorno da floresta nacional de Ibirama-SC. Dissertação de Mestrado, Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis. Masters thesis German and italians

- OLIVEIRA, D.
Nhanderukueri Ka'aguy Rupa
– As florestas que pertencem
aos deuses. Etnobotânica e
Territorialidade Guarani na
Terra Indígena
M'biguaçu/SC. Monografia
em Ciências Biológicas.
Florianópolis: UFSC, 2009. Monograph Guarani
- LINDENMAIER, D. S;
PUTZKE, J. Estudo
etnobotânico em três
comunidades Mbya/Guarani
na região central do Rio
Grande do Sul, Brasil. <https://doi.org/10.17058/cp.v23i3.5885> Mbya/Guarani Central region of Rio Grande do Sul
Caderno de Pesquisa, Série Biologia, v. 23, n. 3, p. 6-18, 2011. Article
- BAPTISTA, M. M; RAMOS, M. A; ALBUQUERQUE, U. P; SOUZA, G. C; RITTER, M. R. Traditional botanical knowledge of artisanal fishers in southern Brazil. Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine, 2013, 9:54 Article <https://doi.org/10.1186/1746-4269-9-54>
- FURLAN, V.,
POCHETTINO, M. L., &
HILGERT, N. I. (2017).
Management of Fruit Species
in Urban Home Gardens of
Argentina Atlantic Forest as
an Influence for Landscape
Domestication. Frontiers in
Plant Science, 8, 1690.
<http://doi.org/10.3389/fpls.2017.01690> Article <http://dx.doi.org/10.3389/fpls.2017.01690> Misiones
- TOMAZI, L. B.; AGUIAR, P. A.; CITADINI-ZANETTE, V.; ROSSATO, A. E. Estudo etnobotânico das árvores medicinais do Parque Ecológico Municipal José Milanese, Criciúma, Santa Catarina, Brasil. Revista Brasileira de Plantas Medicinais, v. 16, n. 2, pp. 450-461, 2014 Article http://dx.doi.org/10.1590/1983-084X/09_116 South of Santa Catarina

NEGRELLE, R. R. B.;		Limeira	
FORNAZZARI, K.R.C.		community is	
Estudo etnobotânico em duas		essentially	
comunidades rurais (Limeira		formed by	
e Ribeirão Grande) de		german	
Guaratuba (Paraná, Brasil).		immigrants	
Revista Brasileira de Plantas		and its	
Medicinais, v.9, n.2, p.36-54,		descendentes.	
2007		Most of R.	
		Grande	
		residents	
		have	
		indigenous	
		origin	
		(Carijós, from	
		Tupi-guarani	South of Paraná
	Article	nation)	coastline
ZANK, S., 2011. O			
conhecimento sobre plantas			
medicinais em unidades de			
conservação de uso			
sustentável no litoral de SC:			
da etnobotânica ao			
empoderamento de			
comunidades rurais.			
Dissertação de Mestrado,			
Programa de Pós-Graduação			
em Ecologia, Universidade			
Federal de Santa Catarina,	Masters		South of Santa
Florianópolis.	thesis		Catarina coastline
HAVERROTH, M., 1997.			
Kaingang, um estudo			
etnobotânico: o uso e a			
classificação das plantas na			
área indígena xapecó (oeste			
de SC). Dissertação de			
Mestrado, Programa de			
Pós-graduação em			
Antropologia Social,			
Universidade Federal de	Masters		West of Santa
Santa Catarina, Florianópolis.	thesis	Kaingang	Catarina
FERNANDES, José Loureiro.			
(1941). Os Caingangues de			
Palmas. Arquivos do Museu			
Paranaense . Curitiba , vol. I,			
p. 161-229.	Monograph	Kaingang	South central
			Paraná

GOMES, Thiago Caio Celante. (2018). Paisagens Culturais e Biodiversidade: mudanças socioecológicas e estratégias locais para a conservação na Terra Indígena Laklãnõ, Santa Catarina, Brasil	PhD dissertation	Laklãnõ; Xokleng	
Coradin, L., Siminski, A., & Reis, A. (2011). Espécies Nativas da Flora Brasileira de Valor Econômico Atual ou Potencial. Brasília: Ministério do Meio Ambiente.	Book (review and interviews)		Southern Brasil
CARVALHO, Paulo Ernani Ramalho (2006). Espécies arbóreas brasileiras. Coleção Espécies Arbóreas Brasileiras. Brasília, DF : Embrapa Informação Tecnológica ; Colombo, PR : Embrapa Florestas	Book (review)		Brasil
de Gasper, André Luís, Laio Zimmermann Oliveira, Débora Vanessa Lingner, and Alexander Christian Vibrans. "Espécies arbóreas raras de Santa Catarina."	Book (review)		State of Santa Catarina - Brasil

Table S2. Alpha diversity GLM predictors' z and p value. Z value shows effect size and direction. Asterisks (*) indicate significance.

Predictor	z value	p value
Dense forest	5.307	1.11e-07 ***
PC2 climatic	-4.826	1.39e-06 ***
Proportion of useful species	-3.338	0.000845 ***
Popularity	-2.270	0.023224 *
Mixed forest	0.895	0.370918

Table S3. Local Contribution to Beta diversity GLM predictors' z and p value. t value shows effect size and direction. Asterisks (*) indicate significance.

Predictor	z value	p value	
PC2 soil	-6.05	1.42e-09	***
Species richness	-5.69	1.28e-08	***
Popularity	-3.94	8.09e-05	***
Proportion of useful species	-2.72	0.00645	**
Indigenous occupation	-2.32	0.02027	*
Dense forest	-0.97	0.33	
Mixed forest	-0.7	0.48	

Table S4. The 20 highest values of Species Contribution to Beta Diversity (SCBD) in the study. Most species with the highest SBCD are useful. Uses are cited in "Useful" column and destructive uses are signaled with (*).

Species	SCBD	Useful	Threat Status (IUCN)	Threat Status (CNC Flora)
<i>Dicksonia sellowiana</i>	4,43E+04	Human medicine, ritualistic/religious, craftsmanship, commercial, ornament	-	Endangered
<i>Alsophila setosa</i>	2,63E+04	None	-	
<i>Ocotea puberula</i>	2,11E+04	Human medicine, ritualistic/religious, construction material*, artifact, commercial, ornament, fuel*, animal food	Least Concern	Near Threatened
<i>Araucaria angustifolia</i>	2,04E+04	Human food, human medicine, ritualistic/religious, construction material*, artifact, craftsmanship, commercial, personal hygiene, ornament, fuel*	Critically Endangered	Endangered

		animal medicine, animal food		
<i>Nectandra megapotamica</i>	1,97E+04	Human medicine, construction material*, ornament, fuel*	Least Concern	-
<i>Clethra scabra</i>	1,61E+04	Construction material*, artifact, commercial, fuel*, bee attractor	Least Concern	Least Concern
<i>Euterpe edulis</i>	1,60E+04	Human food, human medicine, construction material*, artifact, craftsmanship, commercial, ornament, bee attractor, animal medicine, animal food	Least Concern	Vulnerable
<i>Luehea divaricata</i>	1,53E+04	Human medicine, ritualistic/religious, construction material*, artifact, craftsmanship, commercial, ornament, fuel*, bee attractor	Data Deficient	-
<i>Cyathea phalerata</i>	1,44E+04	None	-	Least Concern
<i>Matayba elaeagnoides</i>	1,40E+04	Human medicine, construction material*, artifact, ornament, fuel*, bee attractor,	Least Concern	-
<i>Cupania vernalis</i>	1,37E+04	Human food, human medicine, construction material*, artifact, craftsmanship, ornament, fuel*, bee attractor,	Least Concern	-
<i>Hieronyma alchorneoides</i>	1,30E+04	None	-	-
<i>Lithraea brasiliensis</i>	1,27E+04	Human medicine, construction	Least Concern	Least Conce

		material*, artifact, commercial, ornament, fuel*, bee attractor		
<i>Alchornea triplinervia</i>	1,25E+04	Construction material*, artifact, commercial, fuel*, bee attractor, animal food	Least Concern	-
<i>Syagrus romanzoffiana</i>	1,21E+04	Human food, human medicine, ritualistic/religious, construction material*, artifact, craftsmanship, commercial, personal hygiene, ornament, fuel*, bee attractor, animal medicine, animal food	Least Concern	Least Concern
<i>Nectandra lanceolata</i>	1,14E+04	Construction material*, artifact, ornament, fuel*	Least Concern	-
<i>Palicourea sessilis</i>	1,13E+04	None	-	Least Concern
<i>Vernonanthura discolor</i>	1,05E+04	Fuel*, bee attractor	Least Concern	-
<i>Ilex paraguariensis</i>	9,88E+03	Human food, human medicine, artifact, craftsmanship, ornament, bee attractor, animal food	Near Threatened	Least Concern
<i>Machaerium stipitatum</i>	9,54E+03	Human medicine, construction material*, artifact, ornament, fuel*, bee attractor	-	-

References

Albuquerque, U.P. *et al.* (2018) 'Humans as niche constructors: Revisiting the concept of chronic anthropogenic disturbances in ecology', *Perspectives in Ecology and Conservation*, 16(1), pp. 1–11. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2017.08.006>.

Alvares, C.A. *et al.* (2013) 'Köppen's climate classification map for Brazil', *Meteorologische Zeitschrift*, 22(6), pp. 711–728. Available at: <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>.

- Balée, W. (2006) 'The Research Program of Historical Ecology', *Annual Review of Anthropology*, 35(1), pp. 75–98. Available at: <https://doi.org/10.1146/annurev.anthro.35.081705.123231>.
- Bergamin, R., Müller, S. and Mello, R. (2012) 'Indicator species and floristic patterns in different forest formations in southern Atlantic rainforests of Brazil', *Community Ecology*, 13(2), pp. 162–170. Available at: <https://doi.org/10.1556/ComEc.13.2012.2.5>.
- Berkes, F., Colding, J. and Folke, C. (2000) 'Rediscovery of traditional ecological knowledge as adaptive management', *Ecological Applications*, 10(5).
- Bitencourt, A.L. and Krauspenhar, P.M. (2006) 'Possible prehistoric anthropogenic effect on *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Kuntze expansion during the late Holocene', *Revista Brasileira de Paleontologia*, 9(1), pp. 109–116. Available at: <https://doi.org/10.4072/rbp.2006.1.12>.
- Boivin, N.L. *et al.* (2016) 'Ecological consequences of human niche construction: Examining long-term anthropogenic shaping of global species distributions', *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(23), pp. 6388–6396. Available at: <https://doi.org/10.1073/pnas.1525200113>.
- Borcard, D. *et al.* (2011) *Numerical ecology with R*. Springer.
- Cardinale, B.J. *et al.* (2012) 'Biodiversity loss and its impact on humanity', *Nature*, 486(7401), pp. 59–67.
- Carlucci, M.B., Marcilio-Silva, V. and Torezan, J.M. (2021) 'The Southern Atlantic Forest: Use, Degradation, and Perspectives for Conservation', in M.C.M. Marques and C.E.V. Grelle (eds) *The Atlantic Forest: History, Biodiversity, Threats and Opportunities of the Mega-diverse Forest*. Cham: Springer International Publishing, pp. 91–111. Available at: https://doi.org/10.1007/978-3-030-55322-7_5.
- Chao, A. *et al.* (2014) 'Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies', *Ecological Monographs*, 84(1), pp. 45–67. Available at: <https://doi.org/10.1890/13-0133.1>.
- Chao, A., Chiu, C.-H. and Jost, L. (2014) 'Unifying Species Diversity, Phylogenetic Diversity, Functional Diversity, and Related Similarity and Differentiation Measures Through Hill Numbers | Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics', *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45:297–324. Available at: <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-120213-091540>.
- Chao, A. and Jost, L. (2012) 'Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size', *Ecology*, 93(12), pp. 2533–2547.
- Chase, J.M. *et al.* (2020) 'Biodiversity conservation through the lens of metacommunity ecology', *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1469(1), pp. 86–104. Available at: <https://doi.org/10.1111/nyas.14378>.
- Clement, C.R. (1999) '1492 and the loss of amazonian crop genetic resources. I. The relation between domestication and human population decline', *Economic Botany*, 53(2), pp. 188–202. Available at: <https://doi.org/10.1007/BF02866498>.

- Clement, C.R. *et al.* (2015) ‘The domestication of Amazonia before European conquest’, *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1812), p. 20150813. Available at: <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.0813>.
- Clement, C.R. and Junqueira, A.B. (2010) ‘Between a Pristine Myth and an Impoverished Future’, *Biotropica*, 42(5), pp. 534–536. Available at: <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2010.00674.x>.
- Colwell, R.K. (2009) ‘III.1 Biodiversity: Concepts, Patterns, and Measurement’, in S.A. Levin *et al.* (eds) *The Princeton Guide to Ecology*. Princeton University Press, pp. 257–263. Available at: <https://doi.org/10.1515/9781400833023.257>.
- Cruz, A.P. *et al.* (2020) ‘Pre-colonial Amerindian legacies in forest composition of southern Brazil’, *PLOS ONE*, 15(7), p. e0235819. Available at: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0235819>.
- Daru, B.H. *et al.* (2021) ‘Widespread homogenization of plant communities in the Anthropocene’, 12. Available at: <https://doi.org/10.1038/s41467-021-27186-8>.
- Dornelas, M. *et al.* (2023) ‘Looking back on biodiversity change: lessons for the road ahead’, *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 378(1881), p. 20220199. Available at: <https://doi.org/10.1098/rstb.2022.0199>.
- Dray, S. *et al.* (2018) ‘Package “adespatial”’, *R package*, 2018, pp. 3–8.
- Dubois, R., Proulx, R. and Pellerin, S. (2020) ‘Ecological uniqueness of plant communities as a conservation criterion in lake-edge wetlands’, *Biological Conservation*, 243, p. 108491. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108491>.
- Ellison, A.M. (2010) ‘Partitioning diversity.’, *Ecology*, 91(7), pp. 1962–1963.
- Fick, S.E. and Hijmans, R.J. (2017) ‘WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas’, *International Journal of Climatology*, 37(12), pp. 4302–4315. Available at: <https://doi.org/10.1002/joc.5086>.
- Foley, J.A. *et al.* (2005) ‘Global consequences of land use’, *science*, 309(5734), pp. 570–574.
- Franco-Moraes, J., Braga, L.V. and Clement, C.R. (2023) ‘The Zoé perspective on what scientists call “forest management” and its implications for floristic diversity and biocultural conservation’, *Ecology and Society*, 28(1). Available at: <https://doi.org/10.5751/ES-13711-280137>.
- Gaston, K.J. (2000) ‘Global patterns in biodiversity’. Available at: www.nature.com (Accessed: 20 November 2022).
- Gerhardt, M. (2006) ‘História ambiental da erva-mate’.
- Hartig, F. (2022) *DHARMA: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models*. Available at: <https://CRAN.R-project.org/package=DHARMA>.
- He, R. *et al.* (2022) ‘Patterns of species diversity and its determinants in a temperate deciduous broad-leaved forest’, *Forest Ecosystems*, 9, p. 100062. Available at:

<https://doi.org/10.1016/j.fecs.2022.100062>.

Heino, J. and Grönroos, M. (2017) 'Exploring species and site contributions to beta diversity in stream insect assemblages', *Oecologia*, 183(1), pp. 151–160. Available at: <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3754-7>.

Hijmans, R.J., Ghosh, A. and Mandel, A. (2022) *geodata: Download Geographic Data*. Available at: <https://CRAN.R-project.org/package=geodata>.

Hillebrand, H. *et al.* (2018) 'Biodiversity change is uncoupled from species richness trends: Consequences for conservation and monitoring', *Journal of Applied Ecology*, 55(1), pp. 169–184. Available at: <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12959>.

Hsieh, T.C., Ma, K.H. and Chao, A. (2016) 'iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers)', *Methods in Ecology and Evolution*, 7(12), pp. 1451–1456. Available at: <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12613>.

Iriarte, J. *et al.* (2020) 'The origins of Amazonian landscapes: Plant cultivation, domestication and the spread of food production in tropical South America', *Quaternary Science Reviews*, 248, p. 106582. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2020.106582>.

Jost, L. (2007) 'Partitioning diversity into independent alpha and beta components', *Ecology*, 88(10), pp. 2427–2439.

Jost, L. *et al.* (2010) 'Partitioning diversity for conservation analyses', *Diversity and Distributions*, 16(1), pp. 65–76. Available at: <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2009.00626.x>.

Junqueira, A.B., Shepard, G.H. and Clement, C.R. (2010) 'Secondary forests on anthropogenic soils in Brazilian Amazonia conserve agrobiodiversity', *Biodiversity and Conservation*, 19(7), pp. 1933–1961. Available at: <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9813-1>.

Lai, J. *et al.* (2022) 'glmm.hp: an R package for computing individual effect of predictors in generalized linear mixed models', *Journal of Plant Ecology*, 15(6), pp. 1302–1307. Available at: <https://doi.org/10.1093/jpe/rtac096>.

Laland, K.N., Odling-Smee, J. and Feldman, M.W. (2001) 'Cultural niche construction and human evolution', *Journal of Evolutionary Biology*, 14(1), pp. 22–33. Available at: <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2001.00262.x>.

Legendre, P. (2014) 'Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity: Replacement and richness difference components', *Global Ecology and Biogeography*, 23(11), pp. 1324–1334. Available at: <https://doi.org/10.1111/geb.12207>.

Legendre, P. and De Cáceres, M. (2013) 'Beta diversity as the variance of community data: dissimilarity coefficients and partitioning', *Ecology Letters*. Edited by H. Morlon, 16(8), pp. 951–963. Available at: <https://doi.org/10.1111/ele.12141>.

Leigh, E.G. *et al.* (2004) 'Why Do Some Tropical Forests Have So Many Species of Trees?', *Biotropica*, 36(4), pp. 447–473. Available at: <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2004.tb00342.x>.

- Levis, C. *et al.* (2017) 'Persistent effects of pre-Columbian plant domestication on Amazonian forest composition', *Science*. Available at: <http://science.sciencemag.org/>.
- Levis, C. *et al.* (2018) 'How People Domesticated Amazonian Forests', *Frontiers in Ecology and Evolution*, 5. Available at: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fevo.2017.00171> (Accessed: 15 May 2023).
- Lewis, S.L. and Maslin, M.A. (2015) 'Defining the Anthropocene', *Nature*, 519(7542), pp. 171–180. Available at: <https://doi.org/10.1038/nature14258>.
- Lombardo, U. *et al.* (2020) 'Early Holocene crop cultivation and landscape modification in Amazonia', *Nature*, 581(7807), pp. 190–193. Available at: <https://doi.org/10.1038/s41586-020-2162-7>.
- Maezumi, S.Y. *et al.* (2018) 'The legacy of 4,500 years of polyculture agroforestry in the eastern Amazon', *Nature Plants*, 4(8), pp. 540–547. Available at: <https://doi.org/10.1038/s41477-018-0205-y>.
- Magurran, A. (2004) *Measuring Biological Diversity*. Oxford: Blackwell Publishing.
- McCune, J.L. and Vellend, M. (2013) 'Gains in native species promote biotic homogenization over four decades in a human-dominated landscape', *Journal of Ecology*, 101(6), pp. 1542–1551. Available at: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12156>.
- McGill, B.J. *et al.* (2015) 'Fifteen forms of biodiversity trend in the anthropocene', *Trends in Ecology and Evolution*, 30(2), pp. 104–113. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.11.006>.
- McKinney, M.L. and Lockwood, J.L. (1999) 'Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction', *Trends in Ecology & Evolution*, 14(11), pp. 450–453. Available at: [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01679-1](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01679-1).
- McMichael, C.N.H. *et al.* (2023) 'Spatial and temporal abilities of proxies used to detect pre-Columbian Indigenous human activity in Amazonian ecosystems', *Quaternary Science Reviews*, 321, p. 108354. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2023.108354>.
- Mittelbach, G.G. and Schemske, D.W. (2015) 'Ecological and evolutionary perspectives on community assembly', *Trends in Ecology & Evolution*, 30(5), pp. 241–247. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.02.008>.
- Myers, N. *et al.* (2000) 'Biodiversity hotspots for conservation priorities', *Nature*, 403(6772), pp. 853–858. Available at: <https://doi.org/10.1038/35002501>.
- Niskanen, A.K.J. *et al.* (2017) 'Drivers of high-latitude plant diversity hotspots and their congruence', *Biological Conservation*, 212, pp. 288–299. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.06.019>.
- Odonne, G. *et al.* (2019) 'Long-term influence of early human occupations on current forests of the Guiana Shield', *Ecology*, 100(10), p. e02806. Available at: <https://doi.org/10.1002/ecy.2806>.
- Oksanen, J. *et al.* (2022) *vegan: Community Ecology Package*. Available at:

<https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.

Oliveira-Filho, A.T. *et al.* (2015) ‘Delving into the variations in tree species composition and richness across South American subtropical Atlantic and Pampean forests’, *Journal of Plant Ecology*, 8(3), pp. 242–260. Available at: <https://doi.org/10.1093/jpe/rtt058>.

Olson, D.M. *et al.* (2001) ‘Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth’, *BioScience*, 51(11), p. 933. Available at: [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0933:TEOTWA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0933:TEOTWA]2.0.CO;2).

Pandolfo, C. *et al.* (2002) ‘Atlas climatológico do estado de Santa Catarina’, *Florianópolis: Epagri*, 1, p. 13.

Plue, J. *et al.* (2008) ‘Persistent changes in forest vegetation and seed bank 1,600 years after human occupation’, *Landscape Ecology*, 23(6), pp. 673–688. Available at: <https://doi.org/10.1007/S10980-008-9229-4/TABLES/4>.

Poggio, L. *et al.* (2021) ‘SoilGrids 2.0: producing soil information for the globe with quantified spatial uncertainty’, *SOIL*, 7(1), pp. 217–240. Available at: <https://doi.org/10.5194/soil-7-217-2021>.

Quinteiro, M.M. da C., Alexandre, B. da R. and Magalhães, L.M.S. (2019) ‘Brazilian Pine (*Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze) Ethnoecology in the Mantiqueira Atlantic Forest’, *Floresta e Ambiente*, 26, p. e20160185. Available at: <https://doi.org/10.1590/2179-8087.018516>.

R Core Team (2022) ‘R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing’. Vienna, Austria. Available at: <https://www.R-project.org/>.

Reis, M.S. *et al.* (2018) ‘Domesticated Landscapes in Araucaria Forests, Southern Brazil: A Multispecies Local Conservation-by-Use System’, *Frontiers in Ecology and Evolution*, 6, p. 11. Available at: <https://doi.org/10.3389/fevo.2018.00011>.

Reis, M.S. dos, Ladio, A. and Peroni, N. (2014) ‘Landscapes with Araucaria in South America: evidence for a cultural dimension’, *Ecology and Society*, 19(2), p. art43. Available at: <https://doi.org/10.5751/ES-06163-190243>.

Ribeiro, E.M.S. *et al.* (2015) ‘Chronic anthropogenic disturbance drives the biological impoverishment of the Brazilian Caatinga vegetation’, *Journal of Applied Ecology*, 52(3), pp. 611–620. Available at: <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12420>.

Ricklefs, R.E. (1987) ‘Community Diversity: Relative Roles of Local and Regional Processes’, *Science*, 235(4785), pp. 167–171. Available at: <https://doi.org/10.1126/science.235.4785.167>.

Ricklefs, R.E. (2008) ‘Disintegration of the Ecological Community: American Society of Naturalists Sewall Wright Award Winner Address’, *The American Naturalist*, 172(6), pp. 741–750. Available at: <https://doi.org/10.1086/593002>.

Rossato, S.C., Leitão-Filho, H. de F. and Begossi, A. (1999) ‘Ethnobotany of Caiçaras of the Atlantic Forest Coast (Brazil)’, *Economic Botany*, 53(4), pp. 387–395.

- Roxburgh, S.H., Shea, K. and Wilson, J.B. (2004) 'The Intermediate Disturbance Hypothesis: Patch Dynamics and Mechanisms of Species Coexistence', *Ecology*, 85(2), pp. 359–371. Available at: <https://doi.org/10.1890/03-0266>.
- RStudio Team (2022) 'RStudio: Integrated Development Environment for R.' Boston, MA. Available at: <http://www.rstudio.com/>.
- Ruddiman, W.F. (2013) 'The Anthropocene', *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 41(1), pp. 45–68. Available at: <https://doi.org/10.1146/annurev-earth-050212-123944>.
- dos Santos, A.S. *et al.* (2015) 'Interactive effects of environmental filtering predict beta-diversity patterns in a subtropical forest metacommunity', *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 17(2), pp. 96–106. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2015.01.002>.
- da Silva, P.G., Hernández, M.I.M. and Heino, J. (2018) 'Disentangling the correlates of species and site contributions to beta diversity in dung beetle assemblages', *Diversity and Distributions*. Edited by A. Andersen, 24(11), pp. 1674–1686. Available at: <https://doi.org/10.1111/ddi.12785>.
- Singh, S.P. (1998) 'Chronic disturbance, a principal cause of environmental degradation in developing countries', *Environmental Conservation*, 25(1), pp. 1–2. Available at: <https://doi.org/10.1017/S0376892998000010>.
- Socolar, J.B. *et al.* (2016) 'How Should Beta-Diversity Inform Biodiversity Conservation?', *Trends in Ecology and Evolution*, 31(1), pp. 67–80. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.11.005>.
- Steenbock, W. *et al.* (2011) 'Ocorrência da bracatinga (*Mimosa scabrella* BENTH.) em bracatingais manejados e em florestas secundárias na região do planalto catarinense', *Revista Árvore*, 35(4), pp. 845–857. Available at: <https://doi.org/10.1590/S0100-67622011000500010>.
- Summerhayes, G.R. *et al.* (2010) 'Human Adaptation and Plant Use in Highland New Guinea 49,000 to 44,000 Years Ago', *Science*, 330(6000), pp. 78–81. Available at: <https://doi.org/10.1126/science.1193130>.
- Tan, L. *et al.* (2019) 'Understanding and protecting forest biodiversity in relation to species and local contributions to beta diversity', *European Journal of Forest Research*, 138(6), pp. 1005–1013. Available at: <https://doi.org/10.1007/s10342-019-01220-3>.
- Tardío, J. and Pardo-de-Santayana, M. (2008) 'Cultural Importance Indices: A Comparative Analysis Based on the Useful Wild Plants of Southern Cantabria (Northern Spain)1', *Economic Botany*, 62(1), pp. 24–39. Available at: <https://doi.org/10.1007/s12231-007-9004-5>.
- Varese, S. (1996) 'The Ethnopolitics of Indian Resistance in Latin America', *Latin American Perspectives*, 23(2), pp. 58–71. Available at: <https://doi.org/10.1177/0094582X9602300204>.
- Vellend, M. (2001) 'Do commonly used indices of β -diversity measure species turnover?', *Journal of Vegetation Science*, 12(4), pp. 545–552. Available at: <https://doi.org/10.2307/3237006>.
- Vellend, M. *et al.* (2013) 'Global meta-analysis reveals no net change in local-scale plant

biodiversity over time', *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110(48), pp. 19456–19459. Available at: https://doi.org/10.1073/PNAS.1312779110/SUPPL_FILE/SD01.XLS.

Vellend, M. (2017) 'The biodiversity conservation paradox', *American Scientist*, 105(2), pp. 94–101.

Venter, O. *et al.* (2016) 'Global terrestrial Human Footprint maps for 1993 and 2009', *Scientific Data*, 3(1), p. 160067. Available at: <https://doi.org/10.1038/sdata.2016.67>.

Vibrans, A.C. *et al.* (2010) 'Inventário florístico florestal de Santa Catarina (IFFSC): aspectos metodológicos e operacionais', *Pesquisa Florestal Brasileira*, 30(64), pp. 291–291.

Vibrans, A.C. *et al.* (2012) 'Inventário florístico florestal de Santa Catarina (IFFSC): Floresta Estacional Decidual', Blumenau, Edifurb, 336 p.

Vibrans, A.C. *et al.* (2013a) 'Inventário florístico florestal de Santa Catarina (IFFSC): Floresta Ombrófila Densa', Blumenau, Edifurb, 576 p.

Vibrans, A.C. *et al.* (2013b) 'Inventário florístico florestal de Santa Catarina (IFFSC): Floresta Ombrófila Mista', Blumenau, Edifurb, 440 p.

Vibrans, A.C. *et al.* (2020) 'Insights from a large-scale inventory in the southern Brazilian Atlantic Forest', *Scientia Agricola*, 77(1), p. e20180036. Available at: <https://doi.org/10.1590/1678-992x-2018-0036>.

Whittaker, R.H. (1960) 'Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California', *Ecological Monographs*, 30(3), pp. 279–338. Available at: <https://doi.org/10.2307/1943563>.

Whittaker, R.H. (1972) 'EVOLUTION AND MEASUREMENT OF SPECIES DIVERSITY', *TAXON*, 21(2–3), pp. 213–251. Available at: <https://doi.org/10.2307/1218190>.

Wiersum, K.F. (1997) 'From natural forest to tree crops, co-domestication of forests and tree species, an overview', *Netherlands Journal of Agricultural Science*, 45(4), pp. 425–438. Available at: <https://doi.org/10.18174/njas.v45i4.503>.

Xia, Z. *et al.* (2022) 'Spatial patterns of site and species contributions to β diversity in riverine fish assemblages', *Ecological Indicators*, 145, p. 109728. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2022.109728>.

Yang, Q. *et al.* (2021) 'The global loss of floristic uniqueness', *Nature Communications* 2021 12:1, 12(1), pp. 1–10. Available at: <https://doi.org/10.1038/s41467-021-27603-y>.

CONCLUSÕES GERAIS

A presente dissertação traz resultados inéditos sobre a relação dos padrões de diversidade das florestas subtropicais com o uso que diferentes culturas fazem das espécies. Com este trabalho foi possível somar ao corpo de evidências que a atividade humana tradicional deixa marcas na diversidade de comunidades florestais, e não apenas na riqueza e abundância de espécies, mas também na composição de espécies de diferentes áreas. Quando levamos em consideração o uso das espécies nativas, a sua popularidade, ou seja, quanto mais ela é conhecida por ser útil, está relacionada com alterações nas métricas de diversidades alfa e beta. Ou seja, distúrbios crônicos causados pelo manejo que envolve o uso de espécies são fatores relevantes para a formação dos padrões de diversidade, e os efeitos disso podem ser vistos para além de áreas que sabemos que foram ocupadas há muitos anos por povos tradicionais. Estes resultados fazem pensar sobre o conhecimento consolidado na ecologia de comunidades, especialmente no que tange aos principais fatores reconhecidos como formadores e moduladores das comunidades ecológicas.

As comunidades de florestas subtropicais são formadas a partir de muitos processos, que estão relacionados a fatores bióticos e abióticos. Alguns desses fatores são a seleção e dispersão, que geralmente são debatidas excluindo questões humanas e culturais. Obviamente esses processos são multifatoriais, não influenciados apenas por atributos das espécies, como a síndrome de dispersão. Na ecologia de comunidades, filtros bióticos que agem no processo formador de comunidades são geralmente entendidos de forma isolada, excluindo a agência humana, ou, quando a incorporam, sempre a colocam como um impacto negativo, focando em ações como desmatamento e poluição. Os manejos tradicionais e outras formas de viver na natureza, que acabam por alterar a composição das florestas favorecendo espécies úteis e gerando o que alguns chamam de florestas domesticadas, muitas vezes são ignorados no estudo dos processos ecológicos. No entanto, com os resultados deste trabalho é possível ressaltar a importância do manejo feito por diferentes culturas na diversidade florestal, e refletir sobre a possibilidade da ecologia de comunidades reconhecer o manejo passado como um fator coevolutivo e com um papel similar ao filtro ecológico para um melhor entendimento de formação de paisagens e de comunidades florestais.

Ademais, neste trabalho tivemos resultados que nos ajudam a colocar algumas peças no quebra-cabeça da ecologia histórica, ajudando a entender que pessoas de diferentes culturas moldaram ao longo do tempo os ecossistemas que vemos hoje, estabelecendo um cenário de contribuições recíprocas entre pessoas e natureza. Apesar dos resultados apontarem para uma pequena relação negativa entre a popularidade de espécies e as medidas de diversidade, ainda assim, as paisagens manejadas guardam uma alta diversidade, conservando não apenas uma grande variedade de espécies nativas, mas também de funções, mantendo os ecossistemas florestais funcionais. Isto está relacionado ao fato de que os modos de vida tradicionais são dependentes de várias espécies, úteis e não úteis, sendo necessária a propagação dessas espécies, a manutenção da diversidade das florestas e do conhecimento sobre essas espécies. Esta realidade demonstra a efetividade e a necessidade de pensarmos em políticas de conservação da biodiversidade com pessoas, que conversem, respeitem e fortaleçam os modos de vida tradicionais.

REFERÊNCIAS

- ALBUQUERQUE, U. P. et al. Humans as niche constructors: Revisiting the concept of chronic anthropogenic disturbances in ecology. **Perspectives in Ecology and Conservation**, v. 16, n. 1, p. 1–11, jan. 2018.
- ANDERSON, M.; CRIST, T. O.; CHASE, J. M.; VELLEND, M.; INOUE, B.; FREESTONE, N. J., et al. Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. **Ecology letters** 14, no. 1, 2011.
- BALÉE, W. The Research Program of Historical Ecology. **Annual Review of Anthropology**, v. 35, n. 1, p. 75–98, 1 out. 2006.
- BASELGA, A. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. **Global ecology and biogeography**, 19, no. 1 2010.
- BASELGA, A. Separating the two components of abundance-based dissimilarity: balanced changes in abundance vs. abundance gradients. **Methods in Ecology and Evolution**, 4, no. 6 2013.
- CARDINALE, B. J. et al. Biodiversity loss and its impact on humanity. **Nature**, v. 486, n. 7401, p. 59–67, 2012.
- CHAO, A. et al. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. **Ecological Monographs**, v. 84, n. 1, p. 45–67, fev. 2014.
- CHAO, A.; JOST, L. Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. **Ecology**, v. 93, n. 12, p. 2533–2547, 2012.
- 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.
- CLEMENT, C. R. 1492 and the loss of amazonian crop genetic resources. I. The relation between domestication and human population decline. **Economic Botany**, v. 53, n. 2, p. 188–202, 1 abr. 1999.
- COLWELL, R. K. III.1 Biodiversity: Concepts, Patterns, and Measurement. Em: LEVIN, S. A. et al. (Eds.). **The Princeton Guide to Ecology**. [s.l.] Princeton University Press, 2009. p. 257–263.
- CRIST, T. O.; VEECH, J. A. Additive partitioning of rarefaction curves and species–area relationships: unifying α -, β -and γ -diversity with sample size and habitat area. **Ecology letters** 9, no. 8 (2006)
- CRUZ, A. P. et al. Pre-colonial Amerindian legacies in forest composition of southern Brazil. **PLOS ONE**, v. 15, n. 7, p. e0235819, 23 jul. 2020.
- DARU, B. H. et al. Widespread homogenization of plant communities in the Anthropocene. v. 12, 2021.
- DORNELAS, M. et al. Looking back on biodiversity change: lessons for the road ahead. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 378, n. 1881, p. 20220199, 17 jul. 2023.
- ELLISON, A. M. Partitioning diversity. **Ecology**, v. 91, n. 7, p. 1962–1963, 2010.
- FOLEY, J. A. et al. Global consequences of land use. **science**, v. 309, n. 5734, p. 570–574, 2005.
- FRANCO-MORAES, J.; BRAGA, L. V.; CLEMENT, C. R. The Zo‘é perspective on what scientists call “forest management” and its implications for floristic diversity and biocultural conservation. **Ecology and Society**, v. 28, n. 1, 1 mar. 2023.
- GASTON, K. J. Global patterns in biodiversity. 2000.
- GERHARDT, M. História ambiental da erva-mate. 2006.
- HILLEBRAND, H. et al. Biodiversity change is uncoupled from species richness trends:

- Consequences for conservation and monitoring. **Journal of Applied Ecology**, v. 55, n. 1, p. 169–184, 2018.
- IRIARTE, J. et al. The origins of Amazonian landscapes: Plant cultivation, domestication and the spread of food production in tropical South America. **Quaternary Science Reviews**, v. 248, p. 106582, nov. 2020.
- JOST, L. Partitioning diversity into independent alpha and beta components. **Ecology**, v. 88, n. 10, p. 2427–2439, 2007.
- JOST, L. et al. Partitioning diversity for conservation analyses. **Diversity and Distributions**, v. 16, n. 1, p. 65–76, 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. 7, p. 1933–1961, 1 jun. 2010.
- LEGENDRE, P. Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity: Replacement and richness difference components. **Global Ecology and Biogeography**, v. 23, n. 11, p. 1324–1334, nov. 2014.
- LEGENDRE, P.; DE CÁCERES, M. Beta diversity as the variance of community data: dissimilarity coefficients and partitioning. **Ecology Letters**, v. 16, n. 8, p. 951–963, ago. 2013.
- 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
- LEIGH, E. G. et al. Why Do Some Tropical Forests Have So Many Species of Trees? **Biotropica**, v. 36, n. 4, p. 447–473, dez. 2004.
- LEVIS, C. et al. Persistent effects of pre-Columbian plant domestication on Amazonian forest composition. **Science**, v. 355, n. 6328, 2017.
- LEVIS, C. et al. How People Domesticated Amazonian Forests. **Frontiers in Ecology and Evolution**, v. 5, 2018.
- LEWIS, S. L.; MASLIN, M. A. Defining the Anthropocene. **Nature**, v. 519, n. 7542, p. 171–180, mar. 2015.
- MAGURRAN, A. **Measuring Biological Diversity**. Oxford: Blackwell Publishing, 2004.
- MCCUNE, J. L.; VELLEND, M. Gains in native species promote biotic homogenization over four decades in a human-dominated landscape. **Journal of Ecology**, v. 101, n. 6, p. 1542–1551, 2013.
- MCGILL, B. J. et al. Fifteen forms of biodiversity trend in the anthropocene. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 30, n. 2, p. 104–113, 1 fev. 2015.
- MCKINNEY, M. L.; LOCKWOOD, J. L. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 14, n. 11, p. 450–453, 1 nov. 1999.
- MITTELBACH, G. G.; SCHEMSKE, D. W. Ecological and evolutionary perspectives on community assembly. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 30, n. 5, p. 241–247, maio 2015.
- ODONNE, G. et al. Long-term influence of early human occupations on current forests of the Guiana Shield. **Ecology**, v. 100, n. 10, p. e02806, out. 2019.
- REIS, M. S. DOS; LADIO, A.; PERONI, N. Landscapes with Araucaria in South America: evidence for a cultural dimension. **Ecology and Society**, v. 19, n. 2, p. art43, 2014.
- REIS, M. S. et al. Domesticated Landscapes in Araucaria Forests, Southern Brazil: A Multispecies Local Conservation-by-Use System. **Frontiers in Ecology and Evolution**, v. 6, p. 11, 7 fev. 2018.
- RICKLEFS, R. E. Community Diversity: Relative Roles of Local and Regional Processes. **Science**, v. 235, n. 4785, p. 167–171, 9 jan. 1987.
- SHIMADZU, H.; DORNELAS, M.; MAGURRAN, A. Measuring temporal turnover in

- ecological communities. **Methods in Ecology and Evolution** 6, no. 12, 2015.
- SINGH, S. P. Chronic disturbance, a principal cause of environmental degradation in developing countries. **Environmental Conservation**, v. 25, n. 1, p. 1–2, mar. 1998.
- SOCOLAR, J. B. et al. How Should Beta-Diversity Inform Biodiversity Conservation? **Trends in Ecology and Evolution**, v. 31, n. 1, p. 67–80, 1 jan. 2016.
- STEENBOCK, W. et al. Ocorrência da bracatinga (*Mimosa scabrella* BENTH.) em bracatingais manejados e em florestas secundárias na região do planalto catarinense. **Revista Árvore**, v. 35, n. 4, p. 845–857, ago. 2011.
- VELLEND, M. Do commonly used indices of β -diversity measure species turnover? **Journal of Vegetation Science**, v. 12, n. 4, p. 545–552, ago. 2001.
- VELLEND, M. et al. Global meta-analysis reveals no net change in local-scale plant biodiversity over time. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 110, n. 48, p. 19456–19459, 26 nov. 2013.
- VELLEND, M. The biodiversity conservation paradox. **American Scientist**, v. 105, n. 2, p. 94–101, 2017.
- WHITTAKER, R. H. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. **Ecological Monographs**, v. 30, n. 3, p. 279–338, 1960.
- WHITTAKER, R. H. EVOLUTION AND MEASUREMENT OF SPECIES DIVERSITY. **TAXON**, v. 21, n. 2–3, p. 213–251, maio 1972.
- WIERSUM, K. F. From natural forest to tree crops, co-domestication of forests and tree species, an overview. **Netherlands Journal of Agricultural Science**, v. 45, n. 4, p. 425–438, 1 dez. 1997.
- YANG, Q. et al. The global loss of floristic uniqueness. **Nature Communications** 2021 12:1, v. 12, n. 1, p. 1–10, 15 dez. 2021.