



**unesp**

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA  
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"  
Campus de Botucatu



# AQUISIÇÃO DO CARBONO E ATIVIDADE FOTOQUÍMICA EM SISTEMAS DE RESTAURAÇÃO ECOLÓGICA COM ESTRUTURA E DIVERSIDADE DE ESPÉCIES CONTRASTANTES

**ANGELO ALBANO DA SILVA BERTHOLDI**

Tese apresentada ao Instituto de Biociências,  
Campus de Botucatu, UNESP, para obtenção  
do título de Doutor no Programa de Pós-  
Graduação em Ciências Biológicas (Botânica),  
Área de concentração: Fisiologia e Bioquímica  
Vegetal.

Botucatu - SP

2019



**unesp**

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA  
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"  
Campus de Botucatu



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA "Júlio de Mesquita Filho"  
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS DE BOTUCATU

AQUISIÇÃO DO CARBONO E ATIVIDADE FOTOQUÍMICA EM  
SISTEMAS DE RESTAURAÇÃO ECOLÓGICA COM ESTRUTURA  
E DIVERSIDADE DE ESPÉCIES CONTRASTANTES

**ANGELO ALBANO DA SILVA BERTHOLDI**

**PROF. DR. LUIZ FERNANDO ROLIM DE ALMEIDA**  
ORIENTADOR

**PROFA. DRA. VERA LEX ENGEL**  
COORIENTADORA

Tese apresentada ao Instituto de Biociências,  
Campus de Botucatu, UNESP, para obtenção  
do título de Doutor no Programa de Pós-  
Graduação em Ciências Biológicas (Botânica),  
Área de concentração: Fisiologia e Bioquímica  
Vegetal.

Botucatu – SP

2019

**FICHA CATALOGRÁFICA**

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉC. AQUIS. TRATAMENTO DA INFORM.  
DIVISÃO TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CÂMPUS DE BOTUCATU - UNESP  
BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: LUCIANA PIZZANI-CRB 8/6772

Bertholdi, Angelo Albano da Silva.

Aquisição do carbono e atividade fotoquímica em sistemas de restauração ecológica com estrutura e diversidade de espécies contrastantes / Angelo Albano da Silva Bertholdi. - Botucatu, 2019

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho", Instituto de Biociências de Botucatu

Orientador: Luiz Fernando Rolim de Almeida

Coorientador: Vera Lex Engel

Capes: 20303009

1. Crescimento (Plantas). 2. Recuperação ecológica. 3. Carbono. 4. Fotoquímica.

Palavras-chave: Aquisição de carbono; Atividade fotoquímica; Disponibilidade hídrica; Diversidade funcional; Status hídrico.

**DEDICATÓRIA**

*“Necessitamos sempre de ambicionar alguma coisa que, alcançada, não nos torna sem ambição.” (Carlos Drummond de Andrade)*

*Dedico,  
Aos meus pais Ronaldo e Cleusa.  
Minha irmã Anie.  
Minha namorada Danuta.  
Pelo apoio e confiança durante o doutorado.*

## **AGRADECIMENTOS**

Agradeço a Deus.

À CAPES pela concessão da bolsa de estudos.

Ao Departamento de Botânica, Instituto de Biociências de Botucatu e Universidade Estadual Paulista (UNESP).

Ao meu orientador Prof. Dr. Luiz Fernando Rolim de Almeida e minha coorientadora Profa. Dra. Vera Lex Engel pelo incentivo, por confiar em meu potencial, pelos ensinamentos e amizade. A orientação de vocês me ajudou a superar obstáculos.

Ao Prof. Dr Vladimir Eliodoro Costa do Centro de Isótopos Estáveis, pelo auxílio no preparo e análise das amostras isotópicas realizadas no experimento.

Aos Professores, Vladimir Eliodoro Costa, Camila Kissmann e Deivid Machado, por participarem da minha banca de qualificação e contribuírem na elaboração da minha tese.

Aos amigos do Laboratório de Ecofisiologia, Angélica, Danilo, Felipe (Yama), Luis Paulo, Mayara e Thais pelo companheirismo e apoio durante o doutorado principalmente durante as coletas em campo.

Aos parceiros do Departamento de Botânica, Felipe Giroto, Carla, José Eduardo e Maria Helena, por contribuírem na realização do meu projeto.

Aos amigos da república Biotererê, Nilzinha, André Bergamo, André Nadal, Rafael, Lucas Sampaio, Igor, Stéfano, Guilherme, Leonardo, Matheus e Lucas Neves, pelo companheirismo e pelos momentos de descontração.

Aos amigos do Departamento de Ciências Florestais, Deivid, Jader, Leonardo, Rita, Dinho, Rosangela, Luís Paulo, Letícia, Paulo Roberto, João Francisco e Gustavo por me ajudarem durante o doutorado principalmente durante as coletas em campo.

Agradeço também a Danila por disponibilizar alguns dados de sua dissertação para a elaboração da minha tese.

Aos parceiros do Centro de Isótopos Estáveis, Evandro e Cibele.

À minha namorada Danuta pelo apoio, incentivo e companheirismo durante os melhores e piores dias do meu doutorado e minha vida.

Aos meus pais que sempre acreditaram em mim e estiveram ao meu lado durante todas as fases de minha vida.

**SUMÁRIO**

Resumo.....	7
Abstract.....	8
INTRODUÇÃO GERAL.....	9
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	12
Capítulo 1.....	17
Resumo.....	17
Abstract.....	18
1. Introdução.....	19
2. Material e métodos.....	21
3. Resultados.....	27
4. Discussão.....	43
5. Referências bibliográficas.....	53
Capítulo 2.....	63
Resumo.....	63
Abstract.....	64
1. Introdução.....	65
2. Material e métodos.....	66
3. Resultados.....	72
4. Discussão.....	78
5. Referências bibliográficas.....	83
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	89
APÊNDICES.....	90

BERTHOLDI, A.A.S **Aquisição do carbono e atividade fotoquímica em sistemas de restauração ecológica com estrutura e diversidade de espécies contrastantes** 2019. 94p. TESE (DOUTORADO) –INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS, UNESP – UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA, BOTUCATU.

### **Resumo**

A implantação de sistemas de restauração possibilita o restabelecimento da estrutura e funcionamento de ecossistemas degradados. Além disso, alta diversidade taxonômica e funcional dos sistemas de restauração garante a performance e estabilidade de ecossistemas restaurados. A efetividade e monitoramento dos sistemas de restauração são quantificados por variáveis alométricas, porém, desconsideram-se variáveis relacionadas a aquisição de carbono e atividade fotoquímica. Dessa forma, o objetivo deste estudo foi o avaliar as respostas ecofisiológicas de plantas em diferentes sistemas de restauração florestal e avaliar se a capacidade de perda de água e reidratação de espécies de crescimento rápido e lento favorece o estabelecimento e desenvolvimento de sistemas de restauração com estrutura e diversidade de espécies contratantes. Portanto, avaliamos, durante um ano, variáveis relacionadas à disponibilidade de água no solo e ambiente, estrutura dos sistemas de plantio, relações hídricas, atividade fotoquímica e aquisição e acúmulo de carbono nas folhas, em 7 espécies (divididas em espécies de crescimento rápido e lento) pertencentes a três sistemas de restauração: plantio de alta diversidade, sistema agroflorestal e consórcio madeira e lenha, estes sistemas estão implantados em dois tipos de solo: Nitossolo Vermelho (Área 1 – solo argiloso) e Argissolo Vermelho Amarelo (Área 2 – solo arenoso). Os resultados indicaram que sistemas implantados na área 1 apresentaram maior eficiência fotossintética e acúmulo de carbono durante os períodos de deficiência hídrica. O consórcio madeira e lenha apresentou menor complexidade na estrutura e maior eficiência fotossintética em épocas com baixa disponibilidade hídrica no solo. O consórcio na área 2 apresentou menor eficiência fotossintética e acúmulo de carbono em relação a área 1 durante períodos de baixa disponibilidade hídrica. Além disso, as espécies de crescimento rápido do consórcio madeira e lenha e sistema agroflorestal apresentaram melhor controle do status hídrico. As espécies de crescimento rápido contribuíram significativamente no sucesso de estabelecimento e desenvolvimento do consórcio e sistema agroflorestal. As variáveis relacionadas à aquisição de carbono e atividade fotoquímica atuaram como indicadores de desenvolvimento dos sistemas de restauração em diferentes tipos de solo.

**Palavras chave:** Disponibilidade hídrica, status hídrico, aquisição de carbono, atividade fotoquímica, diversidade funcional, espécies de crescimento rápido e lento, sistemas de restauração

## **Carbon acquisition and photochemical activity in ecological restoration systems with structure and diversity of contrasting species**

### **Abstract**

The restoration systems implantation enables the restoration of degraded ecosystems structure and functioning. In addition, restoration systems high taxonomic and functional diversity guarantees restored ecosystems performance and stability. The restoration systems effectiveness and monitoring are quantified by allometric variables, however, variables related to carbon acquisition and photochemical activity are disregarded. Thus, the aim study was to evaluate the ecophysiological responses of plants in different forest restoration systems and to evaluate if the water loss and rehydration capacity of fast and slow growth species favors the establishment and development of systems with contracting structure and species diversity. Therefore, we evaluated, for one year, variables related to the soil and environment water availability, planting systems structure, water relations, photochemical activity and carbon acquisition in leaves, in 7 species (divided into fast and slow growth species). These systems are implanted in two soils types: fertile loamy Ultisol (Site 1) and sandy Alfisol soil (Site 2). The results indicated that systems implanted in site 1 showed higher photosynthetic efficiency and carbon accumulation during water deficiency periods. The wood and wood consortium presented lower complexity in the structure and higher photosynthetic efficiency in times with low water availability in the soil. The mixed plantation using commercial timber and firewood tree species of site 2 presented lower photosynthetic efficiency and carbon accumulation in relation to site 1 during low water availability periods. Fast growing species of mixed plantation and agroforestry system presented better water status control. Fast growing species contributed significantly to the establishment and development success of mixed plantations and agroforestry system. The variables related to carbon acquisition and photochemical activity served as indicators of the restoration systems development in different soil types.

**Keywords:** Water availability, water status, carbon acquisition, photochemical activity, functional diversity, fast and slow growing species, restoration systems.



## INTRODUÇÃO GERAL

O desmatamento e fragmentação das florestas (Pereira *et al.* 2014) e a ocorrência de chuvas concentradas e secas mais severas (Harb *et al.* 2010) são exemplos de fatores agravantes da degradação de formações florestais. A restauração ecológica atua no restabelecimento da estrutura e funcionamento de ecossistemas degradados. Portanto, a implantação de sistemas de restauração em projetos de enriquecimento em fragmentos florestais permite atenuar os efeitos antrópicos e climáticos (De Souza e Batista 2004; Hess *et al.* 2019). Contudo, os sistemas de restauração ecológica podem apresentar diferenças na estrutura e diversidade de espécies; devido à alta diversidade taxonômica e funcional, características determinantes na implantação de diversos tipos de sistemas de restauração (Chazdon e Guariguata 2016; Corbin *et al.* 2016).

Sistemas mais biodiversos proporcionam a melhor performance e estabilidade de ecossistemas, em razão de maior redundância funcional (Petchey e Gaston, 2006; Laureto *et al.* 2015). Quando há várias espécies capazes de cumprir determinada função no ecossistema, a funcionalidade ótima pode ser atingida com menor número de espécies. Por outro lado, os impactos da perda de espécies no funcionamento do ecossistema também serão menores, quando há alta redundância funcional (Aerts e Hoonay 2011). Do mesmo modo, a diversidade funcional pode facilitar o processo de sucessão e montagem das comunidades durante a restauração ecológica, tanto pela presença de caracteres funcionais (aqueles que afetam a performance das espécies e sua capacidade de superar filtros ambientais) como pelos efeitos nas relações bióticas e abióticas (relacionados ao papel da espécie no funcionamento do ecossistema e nas interações com outras espécies) (Hooper *et al.*, 2005).

Diversas características funcionais, como a síndrome de dispersão, taxa de crescimento, e desenvolvimento arquitetural das árvores são priorizadas na implantação de sistemas de restauração. Por exemplo, a diversidade arquitetural e de ritmos de crescimento proporciona maiores mudanças nas condições microclimáticas do sub-bosque e aumenta a complexidade da estrutura da vegetação garantindo a rápida estratificação vertical nos sistemas de restauração (Dalling e Hubbell 2002; Cusack e Montagnini 2004; Podadera *et al.* 2015). Entretanto, apesar dos avanços recentes nesta área, ainda há dúvidas sobre quais características funcionais melhor contribuem no estabelecimento e funcionamento dos sistemas de restauração, em seus diferentes níveis de organização e escalas temporais (Asanok *et al.* 2013; Funk *et al.* 2017).

O estabelecimento e desenvolvimento dos sistemas de restauração ocorre em decorrência da superação de filtros ecológicos. As barreiras ocasionadas pelos filtros ecológicos impedem a continuidade da sucessão ecológica nos sistemas. A identificação dos filtros eco-

lógicos permite determinar medidas necessárias para atenuar os efeitos dos filtros no restabelecimento dos sistemas de restauração (Hobbs e Norton 2004). O tipo de solo e a disponibilidade hídrica são tipos de filtros ecológicos responsáveis pelo estabelecimento e desenvolvimento dos sistemas. A capacidade de retenção de água no solo e consequentemente a disponibilidade de água são determinantes para sobrevivência de espécies nos sistemas principalmente em períodos de deficiência hídrica (Kanniah *et al.* 2011). As plantas submetidas a dessecação do solo durante as épocas de deficiência hídrica apresentam redução da condutância estomática e aquisição de C, repressão da fotossíntese e do crescimento celular e redução do crescimento e produtividade dos sistemas de restauração (Caruso *et al.* 2008; Xu *et al.* 2008; Meng *et al.* 2014). Logo, a seleção de espécies tolerantes à deficiência hídrica resultará em sistemas com maior desempenho fotossintético.

Espécies capazes de regular a perda e recarga de água possibilitam a conservação de recursos, como a água e os nutrientes, favorecendo a sucessão natural nos sistemas de restauração, fato que está ligado ao desempenho ecofisiológico e capacidade de superação dos filtros. A influência da disponibilidade hídrica das épocas do ano também contribui no estabelecimento e desenvolvimento dos sistemas de restauração. Épocas com maior deficiência hídrica resultam em maior eficiência no status hídrico das plantas garantindo a resiliência dos sistemas de restauração durante períodos desfavoráveis do ano (Huang *et al.* 2018). Além disso, períodos do ano com maior excedente, retirada e reposição hídrica resultam em ajustes fisiológicos capazes de amenizar os efeitos da seca nas espécies dos sistemas restauração (Werden *et al.* 2018).

A utilização de espécies de crescimento rápido na composição dos sistemas de restauração garante eficiente ajuste da condutância estomática, controle do potencial hídrico e teor de água das folhas durante a seca, resultando em fechamento estomático e redução perda de água pela transpiração (Kunert *et al.* 2015; Amazonas *et al.* 2018). Além disso, plantas de crescimento rápido submetidas a seca apresentam maior eficiência do uso da água proporcionando maior acúmulo de carbono e produção de biomassa na parte aérea (Mendes *et al.* 2017). As espécies de crescimento lento garantem ajustes da condutância estomática e potencial água da folha sob déficit hídrico, porém, a percepção e resposta ao estímulo é mais lenta que as espécies de crescimento rápido (Sampaio Filho *et al.* 2018). Durante a seca, as espécies de crescimento lento reduzem a eficiência do uso da água e suprime a produção de biomassa na parte aérea (Hommel *et al.* 2014; Bertholdi *et al.* 2018).

A restauração ecológica depende de parâmetros capazes de monitorar e avaliar a eficácia e desenvolvimento dos sistemas de restauração (Melo e Durigan 2007). O monitoramento

dos processos sucessionais, dinâmica e produtividade dos sistemas são avaliados por meio de parâmetros silviculturais, como sobrevivência e crescimento de árvores plantadas (Bruel *et al.* 2010). Entretanto, a aquisição de carbono e atividade fotoquímica das espécies dos sistemas de restauração poucas vezes são considerados como critério de seleção de espécies ou de monitoramento dos processos sucessionais. A utilização de variáveis fisiológicas permite selecionar espécies capazes de reduzir a condutância estomática sem ocasionar danos no aparato fotossintético e sem afetar a taxa fotossintética durante períodos de seca (Lin *et al.* 2018). Avaliar a contribuição do conjunto de espécies no funcionamento do ecossistema possibilita identificar qual espécie apresenta maior acúmulo de carbono na parte aérea (Kunstler *et al.* 2016) ou maior consumo de água durante a seca (Inoue *et al.* 2017). Portanto, a seleção correta das espécies e variáveis ecofisiológicas pode auxiliar na avaliação dos efeitos dos estresses abióticos na sobrevivência das plantas. O conhecimento das respostas ecofisiológicas dos sistemas de restauração permitirá compreender os mecanismos de adaptação das espécies ao ambiente, os processos de sucessão ecológica e o agrupamento de espécies em grupos funcionais.

A integração das respostas fisiológicas com a restauração ecológica fornecerá informações fundamentais para o aprimoramento, implementação e monitoramento das atividades de restauração além do auxílio na prática da restauração de ecossistemas. Sendo assim, as hipóteses deste estudo indicam que a alta diversidade de características funcionais facilita o estabelecimento e desenvolvimento de sistemas de restauração menos diversos e complexos; a alta diversidade de espécies eficientes na perda de água e reidratação permite que sistemas de restauração menos diversos e complexos apresentem ajustes fisiológicos mais eficientes durante as variações hídricas anuais; atividade fotoquímica e a eficiência no acúmulo de carbono das plantas determinam o sucesso da restauração florestal; a estrutura e diversidade dos sistemas de restauração podem estar susceptíveis a deficiência hídrica sazonal encontrada em diferentes tipos de solo. Dessa forma, os objetivos foram avaliar se a capacidade de perda de água e reidratação do conjunto de espécies (crescimento rápido e lento) favorece o estabelecimento e desenvolvimento de sistemas de restauração com estrutura e diversidade de espécies contrastantes; avaliar se a retenção de água em diferentes tipos de solo com distintos sistemas de restauração florestal proporciona maior eficiência no acúmulo de carbono orgânico e atividade fotoquímica; e avaliar os efeitos da deficiência hídrica em sistemas de restauração menos complexos quanto a estrutura e diversidade são potencializados por solos com baixa retenção de água.

Avaliamos no primeiro capítulo a interação das respostas fisiológicas com o desenvolvimento dos sistemas de restauração ao longo do ano. As análises realizadas no capítulo 1 caracterizaram o desempenho da aquisição de carbono e atividade fotossintética de espécies pertencentes a distintos sistemas de restauração instalados em locais com diferentes características físicas e químicas do solo. No segundo capítulo avaliamos se a alta diversidade de características funcionais contribui com o estabelecimento e desenvolvimento de sistemas de restauração menos diversos e complexos. Além disso, no capítulo 2 observamos a influência das épocas com maior deficiência hídrica na eficiência do status hídrico das plantas e atuação das épocas com maior excedente, retirada e reposição hídrica na redução dos efeitos da seca nas espécies dos sistemas restauração. A avaliação da capacidade de perda de água e reidratação de espécies de crescimento rápido e lento permitiu observar os ajustes fisiológicos das plantas pertencentes em sistemas de restauração menos diversos e complexos durante as variações hídricas anuais.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aerts R., Honnay O. (2011). Forest restoration, biodiversity and ecosystem functioning. *BMC ecology* 11, 29.
- Amazonas N. T., Forrester D. I., Oliveira R. S., Brancalion, P. H. (2018). Combining Eucalyptus wood production with the recovery of native tree diversity in mixed plantings: Implications for water use and availability. *Forest Ecology and Management*. 418, 34-40.
- Asanok L., Marod D., Duengkae P., Pranmongkol U., Kurokawa H., Aiba M., Nakashizuka T. (2013). Relationships between functional traits and the ability of forest tree species to reestablish in secondary forest and enrichment plantations in the uplands of northern Thailand. *Forest ecology and management* 296, 9-23.
- Bertholdi A. A. D. S., Costa V. E., Rodrigues, A. L., Almeida L. F. R. D. (2018). Water deficit modifies the carbon isotopic composition of lipids, soluble sugars and leaves of *Copaifera langsdorffii* Desf.(Fabaceae). *Acta Botanica Brasílica*, 32, 80-87.
- Bruel B. O., Marques M., Britez R. M. (2010). Survival and growth of tree species under two direct seedling planting systems. *Restoration Ecology* 18, 414-417.

- Caruso A., Cheddor, F., Depierreux C., Delmotte F.M., Kahlem G., Morabito D. (2008). Physiological characterization and identification of genes 17 differentially expressed in response to drought induced by PEG 6000 in *Populus canadensis* leaves. *Journal of Plant Physiology* 165, 932-941.
- Chazdon R. L., Guariguata M. R. (2016). Natural regeneration as a tool for large-scale forest restoration in the tropics: prospects and challenges. *Biotropica*. 48, 716-730.
- Corbin J. D., Robinson, G. R., Hafkemeyer L. M., Handel S. N. (2016). A long-term evaluation of applied nucleation as a strategy to facilitate forest restoration. *Ecological applications*. 26, 104-114.
- Cusack D., Montagnini F. (2004). The role of native species plantations in recovery of understory woody diversity in degraded pasturelands of Costa Rica. *Forest Ecology and Management* 188, 1–15.
- Dalling J. W., Hubbell S. P. (2002). Seed size, growth rate and gap microsite conditions as determinants of recruitment success for pioneer species. *Journal of Ecology*. 90, 557-568.
- De Souza F. M., Batista J. L. F. (2004). Restoration of seasonal semideciduous forests in Brazil: influence of age and restoration design on forest structure. *Forest Ecology and Management* 191, 185-200.
- Funk J. L., Larson J. E., Ames G. M., Butterfield B. J., Cavender-Bares J., Firn J., Wright J. (2017). Revisiting the Holy Grail: using plant functional traits to understand ecological processes. *Biological Reviews* 92, 1156-1173.
- Harb A., Krishnan A., Ambavaram M. M. R., Pereira A. (2010). Molecular and physiological analysis of drought stress in *Arabidopsis* reveals early responses leading to acclimation in plant growth. *Plant Physiology* 154, 1254–1271.
- Hess M. C., Mesléard F., Buisson, E. (2019). Priority effects: Emerging principles for invasive plant species management. *Ecological Engineering* 127, 48-57.
- Hobbs R. J., Norton D. A. (2004). Ecological filters, thresholds, and gradients in resistance to ecosystem reassembly. *Assembly rules and restoration ecology: bridging the gap between theory and practice*, 72-95.

- Hommel R., Siegwolf R., Saurer M., Farquhar G. D., Kayler Z., Ferrio, J. P., Gessler A. (2014). Drought response of mesophyll conductance in forest understory species—impacts on water use efficiency and interactions with leaf water movement. *Physiologia Plantarum* 152, 98-114.
- Hooper D. U., Chapin F. S., Ewel J. J., Hector A., Inchausti P., Lavorel S., Schmid B. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological monographs* 75, 3-35.
- Huang M., Wang X., Keenan T. F., Piao S. (2018). Drought timing influences the legacy of tree growth recovery. *Global change biology* 24, 3546–3559
- Inoue Y., Ichie T., Kenzo T., Yoneyama A., Kumagai T. O., Nakashizuka T. (2017). Effects of rainfall exclusion on leaf gas exchange traits and osmotic adjustment in mature canopy trees of *Dryobalanops aromatica* (Dipterocarpaceae) in a Malaysian tropical rain forest. *Tree physiology*. 37, 1301-1311.
- Kanniah K. D., Beringer J., Hutley L. B. (2011). Environmental controls on the spatial variability of savanna productivity in the Northern Territory, Australia. *Agricultural and Forest Meteorology* 151, 1429–1439.
- Kunert N., Aparecido L. M. T., Higuchi N., dos Santos J., Trumbore S. (2015). Higher tree transpiration due to road-associated edge effects in a tropical moist lowland forest. *Agricultural and Forest Meteorology*. 213, 183-192.
- Laureto L. M. O., Cianciaruso M. V., Samia D. S. M. (2015). Functional diversity: an overview of its history and applicability. *Natureza & Conservação* 13, 112-116.
- Lin, C., Gentine, P., Huang, Y., Guan, K., Kimm, H., Zhou, S. (2018). Diel ecosystem conductance response to vapor pressure deficit is suboptimal and independent of soil moisture. *Agricultural and Forest Meteorology* 250–251, 24-34.
- Melo A. C. G., Durigan G. (2007). Evolução estrutural de reflorestamentos de restauração de matas ciliares no médio do vale do Paranapanema. *Scientia Forestalis* 73, 101-111.
- Mendes K. R., Granja J. A., Ometto J. P., Antonino A. C., Menezes R. S., Pereira E. C., Pompelli M. F. (2017). *Croton blanchetianus* modulates its morphophysiological responses to tolerate drought in a tropical dry forest. *Functional Plant Biology*. 44, 1039-1051.

- Meng Y., Ma N., Zhang Q., You Q., Li N., Ali Khan M., Gao J. (2014). Precise spatio-temporal modulation of ACC synthase by MPK6 cascade mediates the response of rose flowers to rehydration. *The Plant Journal* 79, 941-950.
- Pereira J. A. A., De Oliveira-Filho A. T., Eisenlohr P. V., Miranda P. L., De Lemos Filho J. P. (2014). Human Impacts Affect Tree Community Features of 20 Forest Fragments of a Vanishing Neotropical Hotspot. *Environmental management* 1-12.
- Petchey O. L. Gaston, K. J. (2006). Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*. 9, 741–758.
- Podadera, D., Engel, V. L., Parrota, J. A., Machado D. L., Sato, L. M., Durigan G. (2015). Influence of Removal of a Non-native Tree Species *Mimosa caesalpinifolia* Benth. on the Regenerating Plant Communities in a Tropical Semideciduous Forest Under Restoration in Brazil. *Environmental Management*. 1148-1158.
- Sampaio Filho I., Jardine K., de Oliveira R., Gimenez B., Cobello L., Piva L., Chambers J. (2018). Below versus above Ground Plant Sources of Abscisic Acid (ABA) at the Heart of Tropical Forest Response to Warming. *International journal of molecular sciences*. 19, 2023.
- Werden L. K., Alvarado J., Zarges S., Calderón M., Schilling E. M., Gutiérrez L., Powers J. S. (2018). Using soil amendments and plant functional traits to select native tropical dry forest species for the restoration of degraded Vertisols. *Journal of Applied Ecology* 55, 1019-1028.
- Xu X., Peng G., Wu C., Korpelainen H., Li C. (2008). Drought inhibits photosynthetic capacity more in females than in males of *Populus cathayana*. *Tree Physiology* 28, 1751–1759.

Conforme estabelecido pelo Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Botânica) do IBB, UNESP, os resultados obtidos neste projeto de doutorado foram reunidos em dois artigos científicos para publicação. Os dois capítulos foram escritos de acordo com as normas da revista *Frontiers in plant science* (Qualis CAPES A1).

**CAPÍTULO 1**

Interferência da disponibilidade hídrica na aquisição de carbono e atividade fotoquímica de espécies arbóreas em sistemas de restauração ecológica com estrutura e diversidade de espécies distintos

Water availability interference in carbon acquisition and photochemical activity of tree species in ecological restoration systems with structure and species diversity contrasting

**CAPÍTULO 2**

Regulação do status hídrico em sistemas de restauração ecológico depende da diversidade funcional

The water status regulation in ecological restoration systems depends on functional diversity



## **Interferência da disponibilidade hídrica na aquisição de carbono e atividade fotoquímica de espécies arbóreas em sistemas de restauração ecológica com estrutura e diversidade de espécies distintos**

Angelo A. S. Bertholdi<sup>1</sup>, Vera L. Engel<sup>2</sup> e Luiz Fernando R. Almeida<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” (UNESP) / Departamento de Botânica / Instituto de Biociências - Rubião Junior - 18618970 - Botucatu, SP – Brasil.

<sup>2</sup>Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” / Departamento de Ciência Florestal / Faculdade de Ciências Agrônômicas de Botucatu. Av. Universitária, 3780- 18610-034 - Botucatu, SP, Brasil.

### **Resumo**

A degradação de comunidades de plantas devido à ação antrópica pode se intensificar gradativamente pela ocorrência de secas mais severas e chuvas intermitentes. Tais fatores geram respostas ecofisiológicas nas plantas, que afetarão sua sobrevivência e desenvolvimento, e como consequência, afetarão o sistema como um todo. Dessa forma, diversos sistemas de restauração ecológica têm sido implantados, sendo seu monitoramento, avaliação do sucesso e efetividade geralmente quantificados por variáveis alométricas, como sobrevivência e crescimento das espécies florestais. No entanto, variáveis ecofisiológicas, relacionadas com a aquisição de carbono e atividade fotoquímica ainda são pouco exploradas. A atividade fotoquímica e a eficiência no acúmulo de carbono das plantas determinam o sucesso da restauração florestal. A estrutura e diversidade dos sistemas de restauração podem estar susceptíveis a deficiência hídrica sazonal encontrada em diferentes tipos de solo. Neste estudo, avaliamos respostas ecofisiológicas de plantas em diferentes sistemas de restauração florestal e em dois solos com fertilidade e capacidade de retenção hídrica distintos, para testar o efeito do ambiente físico e dos sistemas no desempenho das espécies. Para tanto, avaliamos características relacionadas à disponibilidade de água no solo e ambiente, estrutura dos sistemas de plantio, atividade fotoquímica e aquisição de carbono, em 7 espécies pertencentes a três sistemas de restauração: plantio de alta diversidade, sistema agroflorestal e consórcio de espécies comerciais para madeira e lenha, implantados em dois tipos de solo: Nitossolo Vermelho (Área 1 – solo argiloso) e Argissolo Vermelho Amarelo (Área 2 – solo arenoso). Os resultados mostraram que durante os períodos de deficiência hídrica houve maior eficiência fotossintética e acúmulo de carbono nos sistemas implantados na Área 1. O consórcio de espécies comerciais para madeira e lenha foi o sistema que apresentou menor complexidade na estrutura, mas maior eficiência fotossintética em épocas com baixa disponibilidade hídrica no solo. Em períodos de baixa disponibilidade hídrica o consórcio da Área 2 apresentou menor eficiência fotossintética e acúmulo de carbono em relação à Área 1. Observamos que as variáveis relacionadas à aquisição de carbono e atividade fotoquímica atuaram como eficientes indicadores de desenvolvimento dos sistemas de restauração em diferentes tipos de solo.

**Palavras chave:** Áreas degradadas, aquisição de carbono, atividade fotoquímica, restauração ecológica, mata atlântica, floresta estacional semidecidual, ecofisiologia.

## **Water availability interference in carbon acquisition and photochemical activity of tree species in ecological restoration systems with structure and species diversity contrasting**

### **Abstract**

Forest formations degradation due to anthropogenic action could be intensified gradually by the occurrence of severe droughts and intermittent rains. These factors generate ecophysiological responses in plants, which will affect their survival and development, and consequently, will affect the system as a whole. In this way, several ecological restoration systems have been implanted. The success monitoring and effectiveness evaluation are usually quantified by allometric variables, such as survival and growth of forest species. However, ecophysiological variables related to carbon acquisition and photochemical activity are low considered. The plants photochemical activity and carbon accumulation determine the success of the forest restoration. However, restoration systems structure and diversity could be susceptible to seasonal water deficiency found in different soil types. In this study, we evaluated plants ecophysiological responses in different forest restoration systems and in two soils with different fertility and water retention capacity. We tested the physical effect of environment and systems on species performance. We evaluated variables related to soil and environment water availability, structure of planting systems, photochemical activity and carbon acquisition, in 7 species of three restoration systems: high diversity planting, agroforestry and mixed plantation using commercial timber and firewood tree species, implanted in two soil types: fertile loamy Ultisol (Site 1 – clayey soil) and sandy Alfisol soil (Site 2 – sandy soil). The results showed that during the water deficiency periods there was greater photosynthetic efficiency and carbon accumulation in the Site 1 systems. The mixed plantation presented less complexity in the structure, but greater photosynthetic efficiency in seasons with low water availability in the soil. In low water availability periods, the Site 2 mixed plantation presented lower photosynthetic efficiency and carbon accumulation in relation to Site 1. We observed that the variables related to carbon acquisition and photochemical activity acted as efficient indicators of systems restoration development in different soil types.

**Key words:** Degraded areas, carbon acquisition, photochemical activity, ecological restoration, Atlantic forest, semideciduous seasonal forest, ecophysiology.

## 1. Introdução

Os impactos causados pela ação antrópica e as alterações das condições climáticas intensificam a degradação de formações florestais (Pereira *et al.* 2014; Rodrigues *et al.* 2009). O desmatamento e fragmentação das florestas ocasionadas pela atividade agrícola, pecuária, extração de madeira e lenha e expansão urbana são um dos principais impactos causados pela ação humana (Tabarelli *et al.* 2012). Além disso, as alterações climáticas globais intensificam os efeitos da variação no regime de chuvas tornando as épocas de seca mais intensas e as épocas chuvosas mais concentradas (Harb *et al.* 2010). Durante a época de seca prolongada ocorre alta demanda evaporativa em decorrência das altas temperaturas e incidência luminosa e baixa umidade relativa do ar (Quesada *et al.* 2008). Tais características afetam significativamente os ciclos do carbono e água nas formações florestais (Franco *et al.* 2014) ocasionando diferentes respostas ecofisiológicas das plantas.

A implantação de distintos sistemas de restauração em fragmentos degradados de floresta tem sido utilizada como alternativa aos efeitos antrópicos e climáticos (Souza e Batista 2004; Hess *et al.* 2019). Os sistemas de restauração ecológica podem se diferir quanto à estrutura e diversidade de espécies. Sistemas compostos por dossel mais complexo quanto à estrutura e diversidade apresentam maior abundância e riqueza de espécies regenerantes (Bannister *et al.* 2017). Além disso, os sistemas podem se diferenciar quanto aos objetivos, alguns são exclusivamente ecológicos (como o plantio de alta diversidade) e outros preveem a exploração econômica de produtos florestais (como o sistema agroflorestal e consórcio madeira e lenha) (Lamb *et al.* 2005).

As características que diferenciam os sistemas de restauração facilitam o processo de sucessão, pois proporcionam mudanças nas condições microclimáticas do sub-bosque, aumentam a complexidade da estrutura da vegetação e contribuem na produção de húmus e serrapilheira. (Cusack e Montagnini 2004; Podadera *et al.* 2015). A restauração de formações florestais contribui no processo de absorção de dióxido de carbono atmosférico e possibilita a retomada da função de sumidouro de carbono (Junior *et al.* 2014). A biomassa produzida pelas árvores dos sistemas de restauração reflete na produtividade do ecossistema devido ao acúmulo de carbono orgânico (Lal 2005; Machado *et al.* 2015).

O estabelecimento e desenvolvimento dos sistemas de restauração depende da capacidade dos sistemas em superar os filtros ecológicos. Estes podem se dividir em filtros abióticos (clima, solo, estrutura da paisagem) e filtros bióticos (competição, predação, dispersão, perturbação e mutualismo) (Hobbs e Norton 2004). Os filtros ecológicos podem atuar como barreiras, e impedir a continuidade da sucessão, sendo necessário identificar quais as principais

barreiras que estão atuando em um determinado local para que os sistemas de restauração ecológicos possam ter sucesso (Engel e Parrotta 2008). O tipo de solo no qual os sistemas são implantados pode ser um filtro determinante no estabelecimento e desenvolvimento dos sistemas. As características químicas e físicas do solo determinam a capacidade de retenção de água no solo e conseqüentemente a disponibilidade de água para as espécies dos sistemas, principalmente em períodos de deficiência hídrica.

A disponibilidade hídrica é outro filtro abiótico capaz de restringir a estrutura, função e produtividade dos ecossistemas (Kanniah *et al.* 2011). Durante as épocas de deficiência hídrica ocorre a dessecação do solo devido à demanda evaporativa do ar e intensa radiação solar (Caruso *et al.* 2008; Xu *et al.* 2008). As plantas submetidas ao déficit hídrico apresentam redução da condutância estomática e aquisição de C, repressão da fotossíntese e do crescimento celular, e essas respostas podem afetar crescimento e produtividade dos sistemas de restauração (Meng *et al.* 2014). A seleção de espécies que apresentem diferentes mecanismos de resistência à deficiência hídrica é importante principalmente em ambientes de floresta estacional semidecidual. Além da avaliação da disponibilidade de água no solo e distribuição pluviométrica é necessário a avaliação da aquisição de carbono e atividade fotoquímica das espécies.

A restauração ecológica possibilita a recuperação da integridade ecológica de ecossistemas degradados, danificados ou destruídos (Engel e Parrotta 2008), e tem se tornado importante no contexto de qualidade ambiental. A restauração ecológica se baseia na ecologia da restauração, que é uma linha de pesquisa relativamente nova na ciência; parâmetros capazes de monitorar e avaliar a eficácia e desenvolvimento dos sistemas de restauração ainda são necessários (Melo e Durigan 2007, Oliveira e Engel 2011, Oliveira e Engel 2017). Geralmente o monitoramento dos processos sucessionais, dinâmica e produtividade dos sistemas são avaliados por meio de parâmetros silviculturais como sobrevivência e crescimento de árvores plantadas e relações volumétricas (Bruel *et al.* 2010). O critério de seleção de espécies dos sistemas de restauração é baseado em características funcionais como síndrome de dispersão e tipo de crescimento (Bellotto *et al.* 2009). A aquisição de carbono e atividade fotoquímica das espécies dos sistemas de restauração poucas vezes são levados em consideração como critério de seleção de espécies ou monitoramento dos processos sucessionais.

As variáveis relacionadas a aquisição de carbono e atividade fotoquímica podem ser utilizadas como critério de seleção de espécies para sistemas de restauração. A utilização de variáveis fisiológicas permite selecionar espécies capazes de reduzir a condutância estomática sem ocasionar danos no aparato fotossintético e afetar a taxa fotossintética durante períodos de seca (Lin *et al.*, 2018). A utilização de variáveis ecofisiológicas pode auxiliar na avaliação

dos efeitos dos estresses abióticos na sobrevivência das plantas durante o estabelecimento dos sistemas. O conhecimento das respostas ecofisiológicas dos sistemas de restauração permitirá compreender os mecanismos de ajuste das espécies ao ambiente, os processos de sucessão ecológica e o agrupamento de espécies em grupos funcionais. Além disso, será possível monitorar o desempenho das espécies nos sistemas de restauração, aprimorar os conhecimentos fundamentais relacionados a prática e prever os resultados da restauração ecológica.

A partir da avaliação das variáveis fisiológicas testamos a hipóteses nas quais espécies implantadas em solos mais férteis e com maior capacidade de retenção hídrica apresentam maior eficiência no acúmulo de carbono e atividade fotoquímica; os efeitos da baixa capacidade de retenção hídrica do solo são potencializados em sistemas de restauração menos complexos do ponto de vista de estrutura e diversidade. Os objetivos desse estudo foram avaliar se a capacidade de retenção de água de diferentes tipos de solo afeta o acúmulo de carbono orgânico dos sistemas e a atividade fotoquímica das plantas e avaliar se há interação entre sistema de restauração e capacidade de retenção hídrica.

## **2. Material e Métodos**

### *2.1. Área de estudo*

A área de estudo está localizada na região centro-sul do estado de São Paulo, no município de Botucatu (22°52'32"S e 48°26'46"W). O clima é classificado como Cfa (Alvares *et al.* 2013), subtropical úmido e quente, de acordo com a classificação de Köeppen. A precipitação média anual é de 1.500 mm, distribuída principalmente entre os meses de outubro a março e temperatura média anual de 19,4°C, variando de 21,9°C (janeiro) a 16,3°C (julho) (Cepagri 2016). A vegetação natural da área experimental é classificada como floresta estacional semidecidual pertencente ao bioma Mata Atlântica (IBGE 2012).

### *2.2. Desenho experimental*

Realizamos o experimento em duas áreas com fertilidade do solo e contexto de paisagem contrastantes. A área 1 localiza-se a aproximadamente 700m de altitude, em uma mancha de solo tipo Nitossolo Vermelho, de alta fertilidade e textura argilosa (Tabela 1) e situa-se vizinha a um fragmento de mata ciliar em estágio médio de regeneração. A área 2 localiza-se a 547m de altitude em uma mancha de Argissolo Vermelho-Amarelo álico, textura areia franca e fertilidade baixa (Tabela 1) e situa-se próxima (100m) a um remanescente de floresta estacional semidecidual em estágio avançado. As características químicas do solo das áreas 1

e 2 indicaram maior pH, matéria orgânica (M.O.), fósforo resina ( $P_{resina}$ ), H+Al, potássio (K), cálcio (Ca), magnésio (Mg) e saturação de base (V) na área 1 em relação a área 2 (Tabela 1).

**Tabela 1.** Características físicas e químicas do solo das áreas experimentais

	Areia	Argila	Silte	pH	O.M.	$P_{resina}$	H+Al	K	Ca	Mg	V
	g kg <sup>-1</sup>			CaCl <sub>2</sub>	g/dm <sup>3</sup>	mg/dm <sup>3</sup>	mmol/dm <sup>3</sup>			%	
Área 1	193	507	300	5.2	34	10	44	2.7	71	17	66
Área 2	887	93	19	4.3	10	6	31	0.6	15	4	39

Em cada área, experimentos em blocos casualizados, com três blocos e cinco sistemas foram implantados nos meses de janeiro e fevereiro de 1998. Dos cinco sistemas analisamos apenas três (sistema agroflorestal, consórcio madeira e lenha e plantio de alta diversidade) Os três sistemas foram implantados em triplicata em parcelas de 50 x 50m. Em cada parcela desconsideraremos uma borda de 10m para evitar a influência de um sistema no outro. Portanto, o experimento é composto por três parcelas de 900m<sup>2</sup> de cada sistema em cada uma das duas áreas (Apêndice 1).

### 2.2.1. Sistema agroflorestal (SAF)

O SAF inclui o plantio de árvores em linhas triplas intercaladas (espaçamento 1,5 x 2m) em faixas de 5m, onde espécies de culturas anuais foram cultivadas até o fechamento do dossel. Dentro das linhas triplas, as duas linhas externas são formadas por 10 espécies de leguminosas de uso múltiplo e/ou espécies de rápido crescimento. Na linha central foram plantadas 11 espécies de valor comercial para madeira, espécies com crescimento mais lento. Após o fechamento do dossel, em 2005-2006, foram introduzidas algumas espécies arbóreas frutíferas e medicinais nativas nas áreas 1 e 2 respectivamente, nos espaços antes destinados às culturas anuais.

### 2.2.2. Consórcio madeira e lenha (CONS)

O CONS é semelhante ao SAF, porém, sem as faixas de cultura agrícola. Nesse sistema foram plantadas 10 espécies de crescimento rápido, para lenha, em linhas alternadas com 15 espécies de crescimento lento para produção de madeira.

### 2.2.3. Plantio de alta diversidade (PAD)

O PAD consiste no método convencional de restauração florestal por meio do plantio de mudas em alta diversidade, utilizando 41 espécies características de remanescentes da flo-

resta estacional semidecidual da região por cada parcela de  $\frac{1}{4}$  de ha. Estas árvores estão incluídas em diferentes grupos ecológico-silviculturais e foram plantadas objetivando alta diversidade taxonômica e funcional.

Durante o período de um ano avaliamos variáveis relacionadas a aquisição de carbono, atividade fotoquímica, disponibilidade hídrica e estrutura dos sistemas de restauração em quatro épocas do ano: pico da época úmida (Janeiro e Fevereiro – época 1) (excedente de água de 184.6 mm na área 1 e 122.6 mm na área 2), fim da época úmida (Abril e Maio – época 2) (excedente da água 419 mm na área 1 e 265 mm na área 2, retirada de água foi de 67.2 mm na área 1 e 59.7 mm na área 2, deficiência hídrica 8.9 mm na área 1 e 16.4 na área 2 e reposição de água 67.2 na área 1 e 59.7 na área 2), época seca (Julho e Agosto – época 3) (deficiência hídrica foi de 7.7 mm na área 1 e 36.8 mm na área 2 e retirada de água de 42.9 mm na área 1 e 13.8 na área 2) e início da época úmida (Setembro e Outubro – época 4) (reposição de água 19.9 mm na área 1 e 0.46 mm na área 2, retirada de água foi de 0.3 mm na área 2 e deficiência hídrica foi de 0.3 mm na área 2).

Realizamos as análises em 7 espécies comuns aos três sistemas e as duas áreas: *Zeyheria tuberculosa* (Vell.) Bur. (Altura  $9.9 \pm 2.54$  e DAP  $14.5 \pm 2.98$ ), *Copaifera langsdorfii* Desf. (Altura  $9.7 \pm 1.64$  e DAP  $11.1 \pm 2.71$ ), *Hymenaea courbaril* L. (Altura  $12.3 \pm 1.88$  e DAP  $12.3 \pm 1.48$ ), *Pterogyne nitens* Tul. (Altura  $13.9 \pm 4.02$  e DAP  $21.4 \pm 6.46$ ), *Inga striata* Benth (Altura  $16.4 \pm 0.61$  e DAP  $50.0 \pm 14.50$ ), *Cedrela fissilis* Vell. (Altura  $9.6 \pm 1.26$  e DAP  $14.3 \pm 2.16$ ) e *Anadenanthera peregrina* (Vell.) var. *cebil*. (Altura  $21.0 \pm 7.41$  e DAP  $25.5 \pm 6.42$ ). As análises ocorreram em três indivíduos por espécie em cada parcela. A média dos valores dos todos os indivíduos representam o valor total de cada parcela. Dessa forma o  $n$  amostral foi representado pelo número de parcelas de cada sistema ( $n=3$ ) em cada área experimental.

### 2.3. Disponibilidade hídrica no solo e ambiente

Durante as quatro épocas do ano avaliamos em cada sistema de restauração florestal as variáveis de disponibilidade hídrica no solo e ambiente como: potencial água do solo ( $\Psi_{\text{solo}}$ ), temperatura e umidade do ambiente, pluviosidade e déficit de pressão de vapor do ambiente. Avaliamos o potencial água do solo ( $\Psi_{\text{solo}}$ ) as 9:00h da manhã a partir da coleta de cinco amostras por parcela (0-15cm de profundidade), as quais foram homogeneizadas. Posteriormente, utilizamos o analisador de potencial de água com controlador de temperatura, WP4-T (Decagon devices, EUA) para a obtenção dos dados de  $\Psi_{\text{solo}}$ .

Os dados meteorológicos foram obtidos pela Estação Meteorológica (Campbell Scientific Inc. modelo CR23X) da Fazenda Lageado – FCA/UNESP e possibilitaram o mapeamento da sazonalidade da precipitação e temperatura do ar na região, durante o período de estudo. Calculamos a deficiência, excedente, retirada e reposição hídrica ao longo do ano pelo método de Thornthwaite e Mather (1955), assumindo-se a capacidade de água disponível igual a 300 mm no Nitossolo Vermelho e 150 mm no Argissolo Vermelho Amarelo (Sentelhas *et al.* 1998). Utilizamos pluviômetros com precisão de 1 mm para verificar as diferenças de precipitação interna em cada sistema de plantio. Instalamos um pluviômetro por parcela e um no ambiente externo para avaliação da precipitação efetiva. Todos os pluviômetros foram avaliados sempre ao término de um período chuvoso (dias). Obtivemos os dados de déficit de pressão de vapor do ambiente (DPV - kPa) em cada parcela, a partir da umidade relativa e temperatura média utilizando o porômetro (Decagon Devices Inc., Pullman, WA, USA). Calculamos os dados de DPV segundo Jones (1992).

#### 2.4. Estrutura dos sistemas de plantio

Obtivemos os dados de estrutura dos sistemas de restauração a partir das seguintes variáveis: diâmetro altura do peito (DAP), altura total dos indivíduos, área basal das espécies (ABE), densidade de indivíduos, riqueza, diversidade de espécies, índice de área foliar (IAF), densidade do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFFA). Medimos o diâmetro à altura do peito com fita métrica; a altura total com hipsômetro (Vertex). O IAF e DFFFA foram estimados com interceptômetro (ACCUPAR model LP-80) em cinco pontos no interior das parcelas e dois pontos no exterior das parcelas (pontos de referência). As medições de IAF e DFFFA ocorreram entre 11h 30 min e 12h 30 min, nas quatro épocas, em dias sem nuvens.

A densidade de indivíduos (indivíduos.parcela<sup>-1</sup>), riqueza (n° espécie.parcela<sup>-1</sup>) e índice de diversidade foi avaliada subdividindo as parcelas de 900m<sup>2</sup> em 4 subparcelas de 225 m<sup>2</sup>, sendo inventariadas duas subparcelas por cada um dos três sistemas em cada bloco (total de 6 subparcelas avaliadas por sistema). Os indivíduos foram avaliados com diâmetro a altura do peito (DAP a 1.30 m do solo) maior ou igual 5 cm (dados obtidos por Pontes 2018). A identificação dos indivíduos em campo foi realizada com coletas de material botânico e auxílio de literatura especializada (Forzza *et al.*, 2013). A partir dos dados de DAP e altura dos indivíduos calculamos a área basal das espécies (ABE) avaliados no estudo.



### 2.5. Aquisição de carbono e atividade fotoquímica

Avaliamos a aquisição de carbono e atividade fotoquímica a partir das seguintes variáveis: fluorescência da clorofila *a*, trocas gasosas e carbono total das folhas. A avaliação de todas as variáveis ocorreu entre 9:00h e 11:00h da manhã em dias ensolarados em uma folha (totalmente expandida e exposta) por indivíduo de cada espécie (três indivíduos por espécie), na porção média das copas. A média dos valores de todos os indivíduos representaram o valor total de cada parcela. Dessa forma o *n* amostral é representado pelo número de parcelas de cada sistema (*n*=3) em cada área. As avaliações de condutância estomática, fluorescência da clorofila *a* e trocas gasosas ocorreram nas quatro épocas do ano. As avaliações de carbono total das folhas ocorreram apenas nas épocas 1 e 3, pois representam os períodos de maior excedente hídrico (época 1) e maior deficiência hídrica (época 3) no solo.

Avaliamos a fluorescência da clorofila *a* com o fluorômetro PAM – Junior (Chlorophyll – Fluorometer WALZ/Alemanha). Calculamos as variáveis de atividade fotoquímica com base em parâmetros de fluorescência da clorofila *a*: a eficiência quântica máxima do fotossistema II (PSII) ( $F_v/F_m$ ), rendimento quântico efetivo do PSII ( $Y_{II} = \Delta F/F_m'$ ) medido de acordo com Genty *et al.* (1989), taxa de transporte de elétrons ( $ETR = \Delta F/F_m' \times DFFF \times 0.5 \times 0.84$ ), dissipação fotoquímica [ $qP = (F_m' - F_s)/(F_m' - F_o')$ ] (Maxwell e Johnson 2000), dissipação não fotoquímica (NPQ), dissipação de calor nas antenas ( $D = 1 - (F_v'/F_m')$ ) e dissipação de calor nos centros de reação ( $Ex = (1 - qP) (F_v'/F_m')$ ). Estimamos o ETR usando 0.5 como fração de energia de excitação distribuída entre os fotossistemas e 0.84 como fração de absorção de luz (Baker 2008). As folhas foram mantidas no escuro durante 30 minutos antes das análises.

Avaliamos as características de trocas gasosas com analisador de CO<sub>2</sub> e vapor d'água por radiação infra-vermelha (“*Infra Red Gas Analyser – IRGA*” modelo LI-6400, LI-COR). Dentre as características de trocas gasosas avaliamos a condutância estomática ( $g_s$ , mmol m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>) a taxa de assimilação de CO<sub>2</sub> ( $A$ , μmol m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>), taxa de transpiração ( $E$ , mmol. m<sup>-2</sup>.s<sup>-1</sup>) e concentração interna de CO<sub>2</sub> ( $c_i$ , ppm). Determinamos a eficiência da enzima de carboxilação aparente pela relação entre  $A/c_i$  e eficiência do uso da água (EUA, μmol CO<sub>2</sub> . mmol<sup>-1</sup> H<sub>2</sub>O) pela relação  $A/E$  (Correia *et al.* 2014).

As análises de carbono total (%C) ocorreram após a coleta das folhas. Congelamos as amostras em nitrogênio líquido (-196°C) para interromper os processos biológicos. Secamos as amostras em estufa com circulação de ar forçada à 65°C por 72 horas. Moemos as amostras com o moinho criogênico à base de nitrogênio líquido (Spex - Modelo 6700). Posteriormente

separamos alíquotas de 60 $\mu$ g para %C e acondicionamos em cápsulas de estanho (6 mm de altura e 4 mm de diâmetro). Em seguida introduzimos as amostras no analisador elemental (EA 1108 – CHN – Fisons Instruments, Rodano, Itália) acoplado ao espectrômetro de massa (Delta S – Finnigan MAT, Bremen, Alemanha). As análises ocorreram no laboratório do Centro de Isótopos Estáveis Ambientais (IBB – Botucatu).

## 2.6. Análise estatísticas

O experimento é composto por duas variáveis independentes que são representadas pelos tipos de sistema de restauração (sistemas) e áreas experimentais (áreas). Estimamos a densidade de indivíduos, riqueza e índice de diversidade usando o PAST (Hammer *et al.* 2001). Calculamos o índice de diversidade Alfa de Fisher (Fisher *et al.* 1943), pois este índice é menos sensível às diferenças de tamanho das amostras e não superestima espécies raras, como o índice de Shannon (Magurran 1988). Realizamos a análise de componentes principais (PCA) e análise hierárquica de cluster (AHC) em todas variáveis avaliadas (exceto as variáveis de estrutura dos sistemas de plantio) nos três sistemas em cada época do ano. Utilizamos o programa XLSTAT (Addinsoft 1995 - 2018) para realização dos gráficos e testes de PCA e AHC.

Além disso, aplicamos a análise de variância (ANOVA) Two - way nas variáveis de densidade de indivíduos, riqueza, índice de diversidade,  $g_s$ ,  $A$ ,  $ci$ ,  $A/ci$ , EUA, YII, ETR,  $F_V/F_M$ ,  $qP$ ,  $D$  e  $Ex$  entre sistemas e áreas em cada época do ano. A complementaridade das técnicas AHC e PCA proporcionou a análise exploratória da relação entre as observações e variáveis avaliadas no estudo. O coeficiente cofenético foi calculado a partir dos índices de similaridade da matriz original e os índices reconstituídos com base no dendograma. No entanto, as análises de variância entre sistemas e áreas nas diferentes épocas (ANOVA) possibilitaram a avaliação mais apurada da influência dos sistemas e áreas nas respostas fisiológicas das espécies (trocas gasosas e atividade fotoquímica). A partir da ANOVA pudemos observar pontualmente quais sistemas apresentam respostas fisiológicas distintas em determinadas áreas e/ou épocas específicas do ano.

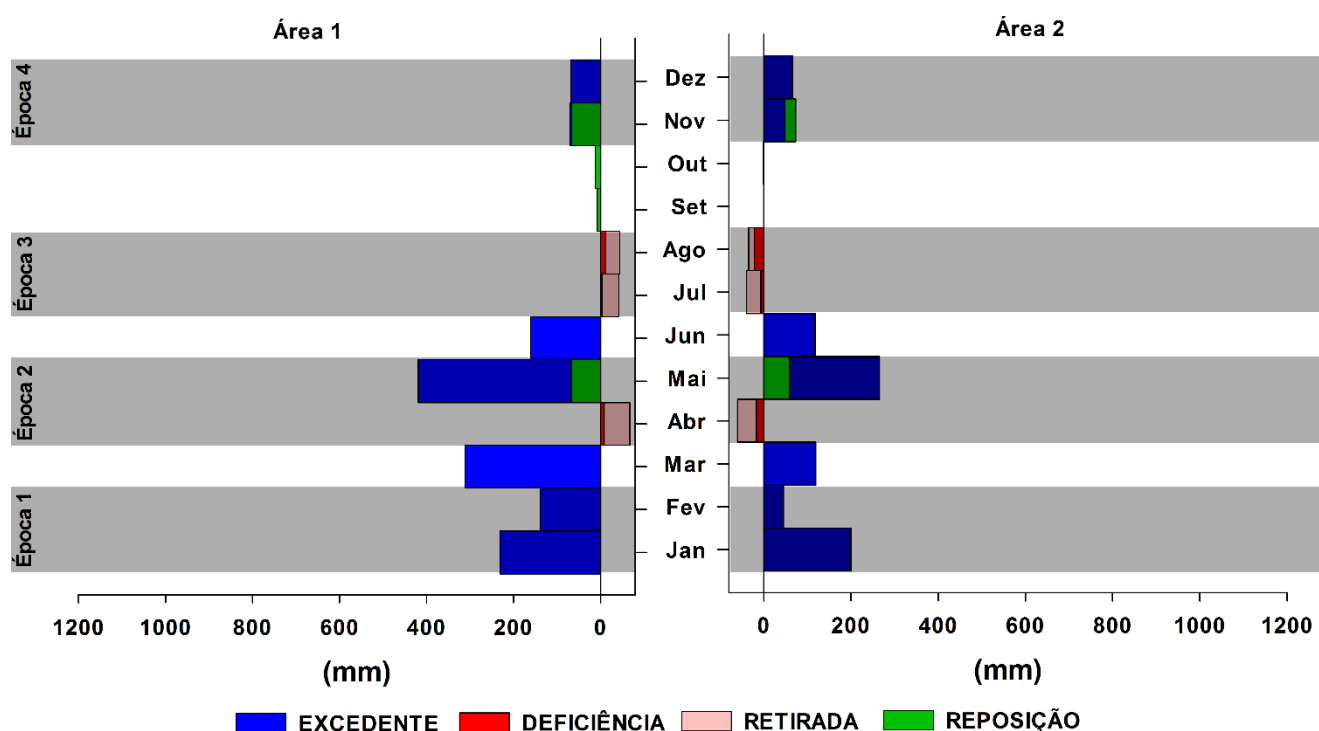
Aplicamos nas variáveis de DPV e  $\Psi_{solo}$  a análise de variância (ANOVA) Two - way para a interação entre áreas e épocas. Assim, quando houver interação entre as variáveis será possível avaliar a influência das áreas e épocas na disponibilidade hídrica no ambiente e solo em cada sistema. As variáveis %C, IAF e DFFFA aplicamos a análise de variância (ANOVA) One - way, pois, avaliamos os efeitos dos sistemas ou áreas em cada uma das variáveis. Após as análises de variância (ANOVA) One - way e Two - way comparamos as médias com o

teste Fisher LSD a 5% de significância. Utilizamos o teste de correlação de Spearman entre as variáveis %C e ABE e também na correlação entre as variáveis fisiológicas e a densidade e diversidade de espécies em cada sistema. Utilizamos o programa SigmaPlot 12 (Inc. Chicago, EUA, 2011) para realização dos testes estatísticos e gráficos.

### 3. Resultados

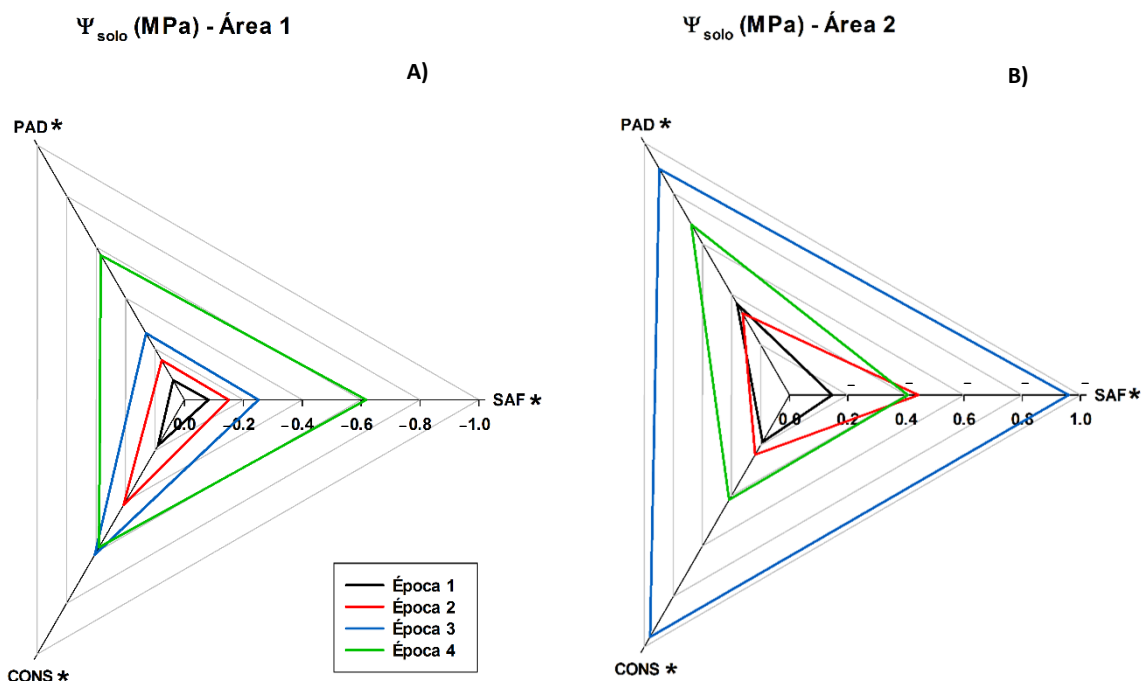
#### 3.1 Disponibilidade hídrica no solo e ambiente

A precipitação anual acumulada na área 1 (Nitossolo Vermelho) foi 2042 mm e na área 2 (Argissolo Vermelho Amarelo) 1689 mm. O excedente foi 1398 mm na área 1 e 863 mm na área 2, a retirada e reposição hídrica anual foram semelhantes nas duas áreas. Porém, a deficiência de água do solo foi de 24.2 mm na área 1 e 44.3 mm na área 2 (Fig. 1). O pico de deficiência hídrica nas duas áreas ocorreu no mês de julho (estação seca apresentou 85 dias sem chuva). A precipitação, temperatura e umidade relativa no interior dos sistemas apresentaram a mesma variação na área 1 durante as quatro épocas. A precipitação acumulada foi 1286 mm (SAF), 1248 mm (PAD) e 1411 mm (CONS). A variação da precipitação, temperatura e umidade relativa dos sistemas na área 2 também foram semelhantes durante as quatro épocas do ano. A precipitação acumulada nos três sistemas foram 1199 mm (SAF), 1018 mm (PAD) e 1206 mm (CONS) (Apêndice 2). A interação dos valores de DPV entre áreas e épocas não ocorreu nas espécies dos três sistemas.



**Figura 1.** Balanço hídrico pelo método de Thorntwaite-Matter, nas duas áreas experimentais, durante o ano de 2018. Deficiência, excedente, retirada e reposição hídrica (Área 1- Nitossolo Vermelho, CAD= 300 mm e Área 2 - Argissolo Vermelho Amarelo, CAD= 150 mm).

As diferenças na deficiência de água do solo nas áreas 1 e 2 repercutiu nos valores de  $\Psi_{\text{solo}}$  nos três sistemas durante as quatro épocas do ano avaliadas. O SAF da área 1 apresentou o menor valor na época 4 (-0.62 MPa) em relação as épocas 1, 2 e 3 (-0.25, -0.15, -0.09 MPa, respectivamente). O PAD indicou  $\Psi_{\text{solo}}$  inferior na época 4 (-0.57 MPa) em relação as épocas 1, 2 e 3 (-0.26, -0.15 e -0.08 MPa, respectivamente). O CONS apresentou o menor valor de  $\Psi_{\text{solo}}$  na época 4 (-0.58 MPa) em relação as épocas 1, 2 e 3 (-0.61, -0.41 e -0.18 MPa, respectivamente) (Fig 2A). No entanto na área 2, o SAF apresentou o menor  $\Psi_{\text{solo}}$  na época 3 (-0.96 MPa) em relação as outras épocas -0.15 MPa (época 1), -0.44 MPa (época 2) e -0.41 MPa (época 4). O PAD indicou menores valores nas épocas 3 e 4 (-0.90 e -0.68 MPa, respectivamente) em relação as épocas 1 e 2 (-0.36 e -0.32 MPa, respectivamente). O CONS durante a seca (época 3) (-0.96 MPa) apresentou o menor valor em relação as outras épocas -0.19 MPa (época 1), 0.24 MPa (época 2) e -0.42 MPa (época 4) (Fig.2B). Os resultados de  $\Psi_{\text{solo}}$  indicaram baixa disponibilidade hídrica no solo nas épocas 3 (seca) e 4 (início da época úmida), destacando a época 4 nos três sistemas da área 1 e época 3 nos três sistemas da área 2.



**Figura 2.** Média ( $n=3$ ) dos valores do potencial água do solo ( $\Psi_{\text{solo}}$ ) na interação entre épocas (época 1 - pico da época úmida, época 2 - fim da época úmida, época 3 - época seca e época 4 - início da época úmida) na área 1 (Nitossolo Vermelho) e área 2 (Argissolo Vermelho Amarelo) no SAF (sistema agroflorestal), PAD (plantio de alta diversidade) e CONS (consórcio madeira e lenha). Os dados foram submetidos a análise de variância ANOVA two-way e posteriormente submetidos ao teste Fisher LSD com 5% de significância. Asterisco representam diferença estatística entre as épocas.

### 3.2. Estrutura dos sistemas de plantio

Os dados de riqueza, densidade e diversidade de espécies indicaram interação entre sistemas e áreas apenas na densidade e diversidade de espécies. A densidade de espécies na área 1 foi maior no PAD em relação aos outros sistemas. A área 2 apresentou os maiores valores de densidade no PAD e os menores no CONS. Quanto a diversidade de espécies na área 1 observamos maiores valores de PAD em relação ao SAF e CONS. A área 2 apresentou os maiores valores de diversidade no PAD e os menores no CONS (Tabela 2).

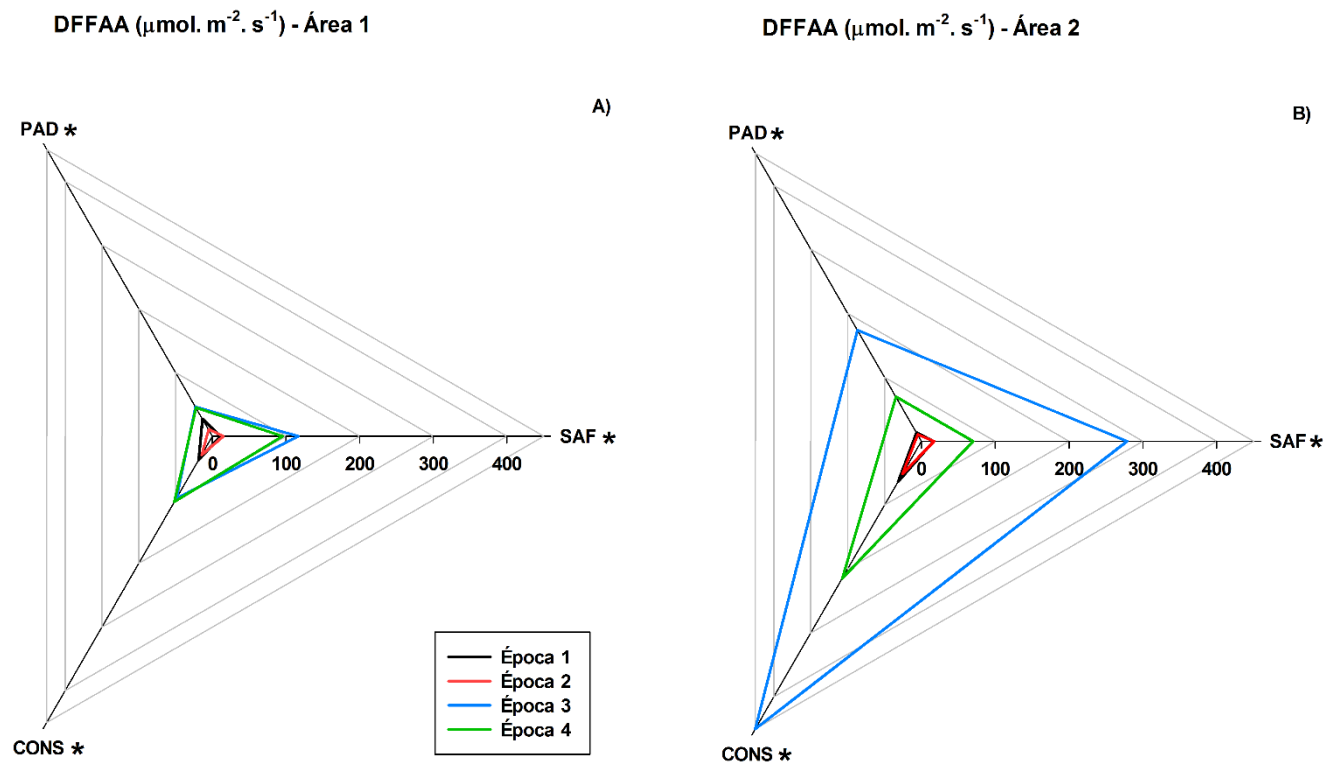
**Tabela 2.** Média (n=3) e desvio padrão dos valores de riqueza, densidade e diversidade dos plantios de alta diversidade, agroflorestal e consórcio madeira e lenha na área 1 (Nitossolo Vermelho) e área 2 (Argissolo Vermelho Amarelo).

			Riqueza	Densidade	Diversidade (Fisher $\alpha$ )
<b>Sistemas</b>		SAF	12.7 $\pm$ 2.6 a	33.0 $\pm$ 5.7	7.4 $\pm$ 1.5
		PAD	17.0 $\pm$ 3.8 a	51.5 $\pm$ 14.9	12.9 $\pm$ 3.1
		CONS	11.5 $\pm$ 3.0 b	23.7 $\pm$ 4.8	6.8 $\pm$ 2.4
<b>Área</b>		Área 1	14.6 $\pm$ 2.8	32.2 $\pm$ 4.3	10.7 $\pm$ 3.8
		Área 2	12.9 $\pm$ 4.7	39.9 $\pm$ 21.4	7.4 $\pm$ 2.7
<b>Sistemas</b>	<b>Área 1</b>	SAF	17.7 $\pm$ 1.5	31.3 $\pm$ 1.5 Bab	7.7 $\pm$ 2.2 Ab
		PAD	12.0 $\pm$ 1.7	37.3 $\pm$ 1.2 Aa	15.4 $\pm$ 1.7 Aa
		CONS	14.0 $\pm$ 1.0	28.0 $\pm$ 1.7 Ab	9.0 $\pm$ 0.3 Ab
<b>Áreas</b>	<b>Área 2</b>	SAF	13.3 $\pm$ 3.5	34.7 $\pm$ 9.3 Ab	7.1 $\pm$ 0.7 Ab
		PAD	16.3 $\pm$ 5.7	65.7 $\pm$ 7.6 Aa	10.5 $\pm$ 1.9 Ba
		CONS	9.0 $\pm$ 1.7	19.3 $\pm$ 3.1 Ac	4.6 $\pm$ 0.5 Bc
<b>Significância</b>		Sistemas	P <0.001	P <0.001	P <0.001
		Áreas	N.S	P <0.01	P <0.001
		Sist. x Área	N.S	P <0.001	P <0.05

Os dados foram submetidos á análise de variância (ANOVA) two-way e posterior teste Fisher LSD (significância de 5%). Letras iguais na coluna, maiúsculas entre áreas e minúsculas entre os sistemas, não diferem estatisticamente.

Os valores de índice da área foliar (IAF) não apresentaram diferença significativa entre os sistemas nas áreas 1 e 2. As médias anuais de DFFFA no interior dos sistemas da área 1 foram 90  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  (SAF), 58  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  (PAD) e 68  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  (CONS). Na área 2, as médias anuais foram 127  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  (SAF), 75  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  (PAD) e 112  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  (CONS). Os sistemas da área 1 apresentaram diferenças nos valores de DFFFA ao longo das quatro épocas (Fig. 3A). Nas épocas 1 e 2 o CONS (37 e 19  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  respectivamente) apresentou os maiores valores em relação ao SAF (10 e 15  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  respectivamente) e PAD (27 e 10  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  respectivamente). Durante a seca (época 3) os três sistemas apre-

sentaram as maiores médias de DFFFA, porém, o SAF ( $116\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) e o CONS ( $97\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) foram os maiores em relação ao PAD ( $46\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ). Na época 4 o CONS voltou a apresentar os maiores valores de DFFFA dentre os sistemas. A área 2 apresentou variação de DFFFA semelhante a área 1 com exceção da época 3. Nesta época também houve as maiores médias de DFFFA, porém o CONS ( $471\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) foi maior em relação ao SAF ( $278\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) e PAD ( $173\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) (Fig 3B).



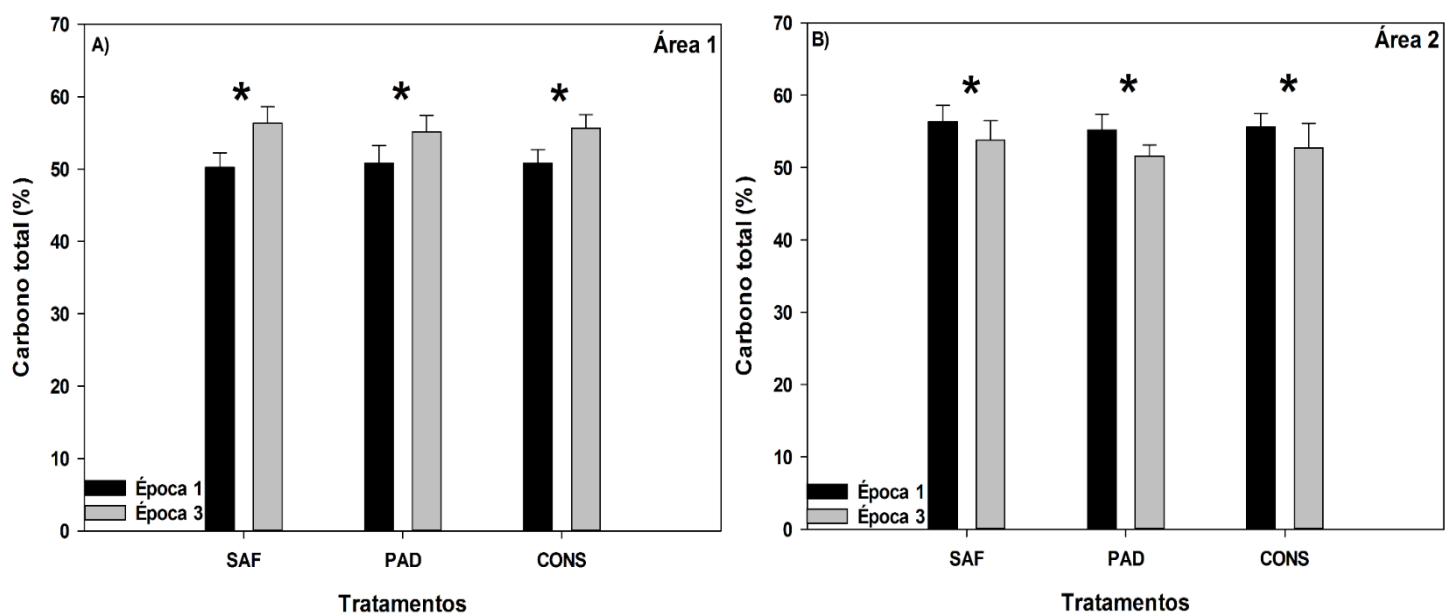
**Figura 3.** Média ( $n=3$ ) dos valores da densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFFA) na interação entre os sistemas SAF (sistema agroflorestal), PAD (plântio de alta diversidade) e CONS (consórcio madeira e lenha) na época 1 (pico da época úmida), época 2 (fim da época úmida), época 3 (época seca) e época 4 (início da época úmida) da área 1 (Nitossolo Vermelho) e área 2 (Argissolo Vermelho Amarelo). Os valores foram submetidos a análise de variância (ANOVA) one –way. Asterisco representam diferença significativa entre os sistemas.

A partir dos resultados das análises de estrutura dos sistemas de plantio e disponibilidade de água no solo e ambiente observamos que a menor densidade e diversidade de espécies no CONS repercutiu na maior DFFFA no interior do sistema durante as épocas 3 e 4. Consequentemente, os baixos valores de  $\Psi_{\text{solo}}$  na época 3 (área 2) e época 4 (área 1) resultaram em baixa disponibilidade hídrica no solo.

### 3.3. Aquisição de carbono e atividade fotoquímica

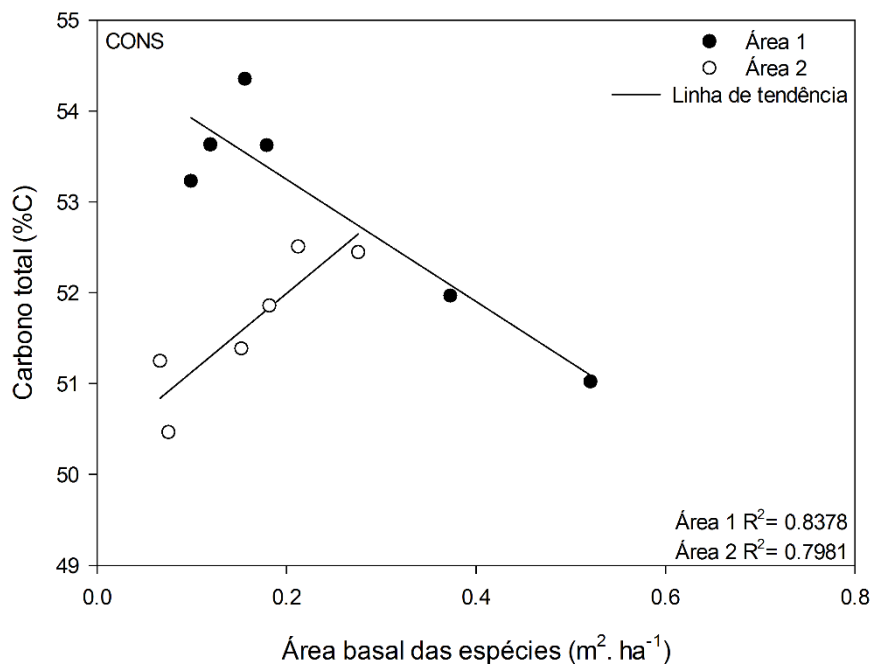
A análise de variância entre áreas e sistemas, nas quatro épocas, nos proporcionou identificar em quais épocas do ano as variáveis de aquisição de carbono e atividade fotoquí-

mica foram influenciadas pela relação entre as características do solo e estrutura dos sistemas de plantio. O carbono total das folhas (%C) apresentou diferença entre épocas nas duas áreas. Na área 1, os sistemas SAF, PAD e CONS indicaram maiores valores na época 3 (56, 55, 56%, respectivamente) em relação à época 1 (50, 51, 51%, respectivamente) (Fig. 4A). Porém na área 2, o SAF, PAD e CONS apresentaram maiores valores na chuva (época 1) (56, 55, 55%, respectivamente) em relação a seca (época 3) (53, 51, 52%, respectivamente) (Fig. 4B).



**Figura 4.** Média (n=3) e desvio padrão do carbono total nas folhas (% C) no sistema agroflorestral (SAF), plantio de alta diversidade (PAD) e consórcio madeira e lenha (CONS) da área 1 (Nitossolo Vermelho) e área 2 (Argissolo Vermelho e Amarelo) durante a época 1 (úmida) e época 3 (seca). Os dados foram submetidos à análise de variância (ANOVA) one –way. O asterisco representa diferença estatística entre épocas.

As variáveis %C e ABE indicaram correlação (Teste de Spearman) somente entre as espécies do CONS. A correlação do CONS ocorreu nas áreas 1 e 2 (Fig. 5). A área 1 indicou correlação negativa (coeficiente de correlação = -0.951), ou seja, altos valores de %C repercutem em baixos valores de ABE. A área 2 apresentou correlação positiva (coeficiente de correlação = 0.893), ou seja, altos valores de %C resultam em altos valores de ABE.



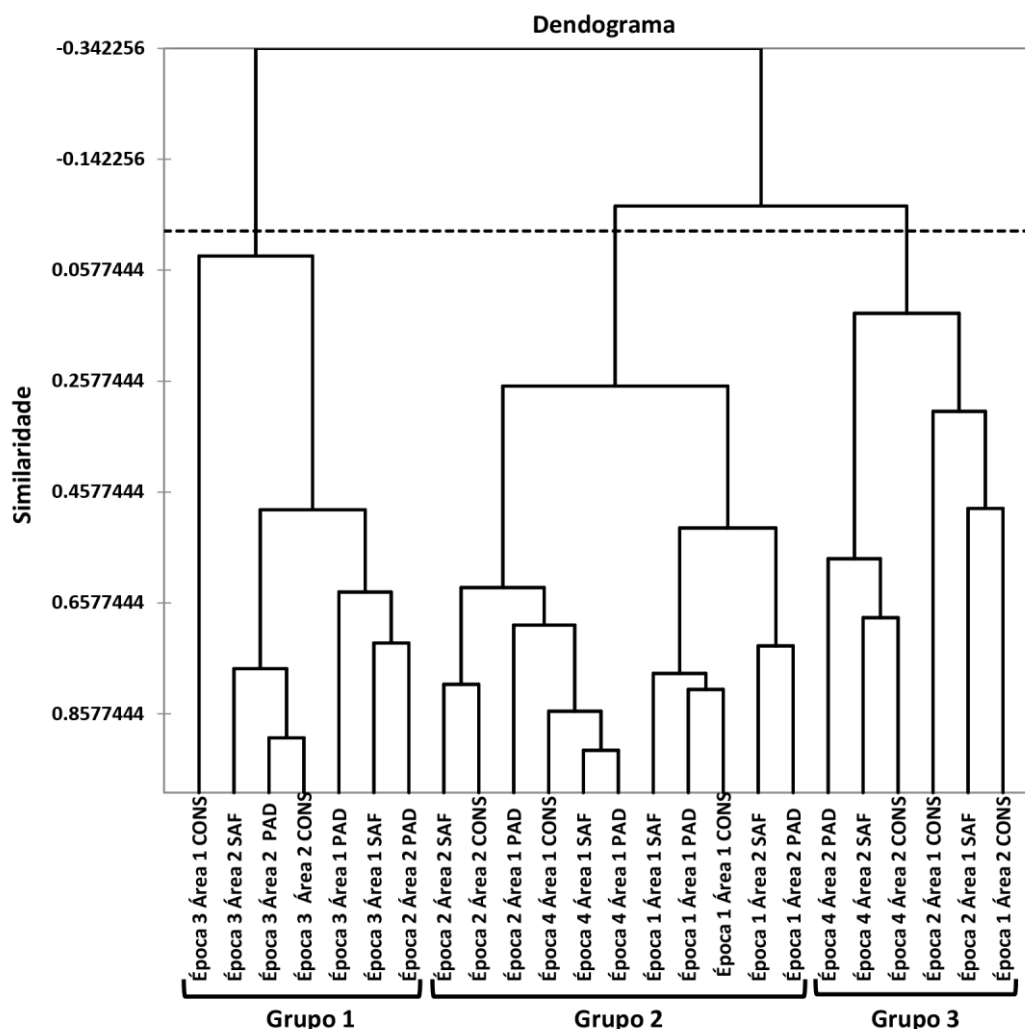
**Figura 5.** Correlação ( $n=6$ ) entre o carbono total das folhas (%C) e área basal das espécies (ABE) da área 1 (Nitossolo Vermelho) e área 2 (Argissolo Vermelho Amarelo) no sistema CONS (consórcio madeira e lenha). As linhas indicam a relação entre as variáveis. O teste de Spearman indicou em CONS (Área 1) coeficiente de correlação de  $-0.915$  e  $p= 0.0104$  e CONS (Área 2) coeficiente de correlação de  $0.893$  e  $p= 0.0165$ .  $p < 0,05$  indica correlação significativa entre as variáveis.

O dendograma obtido pela análise de agrupamento hierárquico das variáveis de aquisição de carbono e atividade fotoquímica referentes as épocas, sistemas e áreas permitiu a formação de quatro grupos. O grupo 1 apresentou predomínio da época 3 (independente dos sistemas e áreas), o grupo 2 agruparam-se as épocas 1, 2 e 4 (referente a área 1) e no grupo 3 houve o predomínio da época 4 referente a área 2 (Fig. 6). Obtivemos ajuste significativo entre a representação gráfica do dendograma e a matriz original do coeficiente de correlação de Pearson, com coeficiente de correlação cofenética de  $-0.801$ .

A maior distância de conexão (eixo horizontal) verificada entre as observações foi determinada pela época 3 no CONS da área 1 e época 1 no CONS da área 2. Isso significa que as variáveis fisiológicas dos indivíduos pertencentes ao CONS durante as épocas 3 e 1 nas áreas 1 e 2, respectivamente, são divergentes e apresentam as maiores diferenças entre os agrupamentos. Além disso, observamos o nível de similaridade entre os agrupamentos formados a partir da distância cofenética. Dessa forma, podemos dizer que a época 3 no PAD da área 2 e época 3 no SAF da área 2 (ambas pertencentes ao grupo 1) apresentam alto grau de similaridade entre suas variáveis devido ao alto valor de correlação ( $0.777$ ) entre elas. O grupo I quando comparado ao grupo III apresenta menor grau de similaridade entre as observações devido ao baixo valor no coeficiente de correlação ( $-0.058$ ).



Além disso, o predomínio da época 3 no grupo 1 (independente do sistemas e área) indica a seca (época 3) como fator determinante nos ajustes fisiológicos das espécies pertencentes ao SAF, PAD e CONS nas áreas 1 e 2. Ainda no grupo 1 é possível observar a formação de um sub-grupo no qual há o predomínio da época 3 e área 2 (independente dos sistemas). O grupo 2 indicou o agrupamento de épocas do ano com maior disponibilidade hídrica (épocas 1, 2 e 4), além disso, há o predomínio de sistemas pertencentes a área 1 (solo argiloso). No grupo 2 também foi possível observar a formação de outros subgrupos na qual houve predomínio da época 4 e área 1 (independente dos sistemas) e época 1 e área 1 (independente dos sistemas). O grupo 3 também apresenta épocas com maior disponibilidade hídrica (época 2 e 4), porém, há o predomínio de sistemas pertencentes a área 2 (solo arenoso).



**Figura 6.** Dendrograma resultante do agrupamento hierárquico cluster (AHC) dos sistemas (SAF - sistema agroflorestal, PAD- plantio de alta diversidade e CONS - consórcio madeira e lenha) e áreas (Área 1- Nitossolo Vermelho e Área 2 - Argissolo Vermelho Amarelo) na época 1 (pico da época úmida), época 2 (fim da época úmida), época 3 (seca) e época 4 (início da época úmida). Utilizamos a medida do coeficiente de correlação de Pearson com coeficiente cofenético (-0.801) para a obtenção da similaridade múltipla.

As variáveis de aquisição de carbono e atividade fotoquímica, avaliadas nas quatro épocas do ano, foram transformadas em novas variáveis F1, F2, F3, F4 e F5 (componentes principais) no qual incluíam todas as informações das amostras originais. Observamos que os dois primeiros componentes principais (F1 e F2) explicam 68% da variação total. Tal porcentagem é satisfatória pois segundo Hair *et al.* (2009) a PCA é válida quando a soma das variâncias dos componentes principais atinge valores no intervalo de 60 a 95% da variância total. Dessa forma, as informações mais relevantes das variáveis estão presentes nas duas primeiras componentes principais.

A componente principal 1 (F1) está relacionada principalmente com as variáveis de dissipação de energia não fotoquímica na forma de luz ( $F_v/F_M$ ), na forma calor pelas antenas ( $D$ ) e na forma de calor pelos centros de reação ( $Ex$ ), além disso, a componente F1 também é representada pela eficiência da enzima de carboxilação ( $A/c_i$ ) e índice de área foliar (IAF) (Tabela 4). Na componente principal F1 as variáveis com elevados coeficientes de correlação apresentam as maiores contribuições percentuais (valores em negrito). Observamos essa relação nas variáveis  $F_v/F_M$ ,  $Ex$ ,  $A/c_i$  e IAF. A relação inversa foi observada no  $D$ , ou seja, quanto maior a contribuição percentual menor o valor do coeficiente de correlação (valor negativo).

A componente principal 2 (F2) foi representada pelas variáveis de aquisição de carbono como: taxa de transpiração ( $E$ ), taxa de assimilação de  $CO_2$  ( $A$ ), condutância estomática ( $g_s$ ) e concentração interna de  $CO_2$  ( $c_i$ ) (Tabela 4). As quatro variáveis indicaram relação positiva entre coeficiente de correlação e percentual de contribuição, ou seja, quanto maior os coeficientes de correlação maiores foram as contribuições percentuais.

**Tabela 4:** Matriz de correlação e a contribuição percentual das variáveis de rendimento quântico efetivo do PSII (YII), taxa de transporte de elétrons (ETR) e dissipação fotoquímica (qP), a eficiência quântica máxima do fotossistema II ( $F_v/F_M$ ), taxa de transpiração ( $E$ ), dissipação de calor nas antenas ( $D$ ) e dissipação de calor nos centros de reação ( $Ex$ ), eficiência do uso da água (EUA), taxa de assimilação de  $CO_2$  ( $A$ ), concentração interna de  $CO_2$  ( $ci$ ), condutância estomática ( $g_s$ ), potencial água so solo ( $\Psi_{solo}$ ), eficiência de carboxilação aparente ( $A/ci$ ) e índice de área foliar (IAF) nas componentes principais.

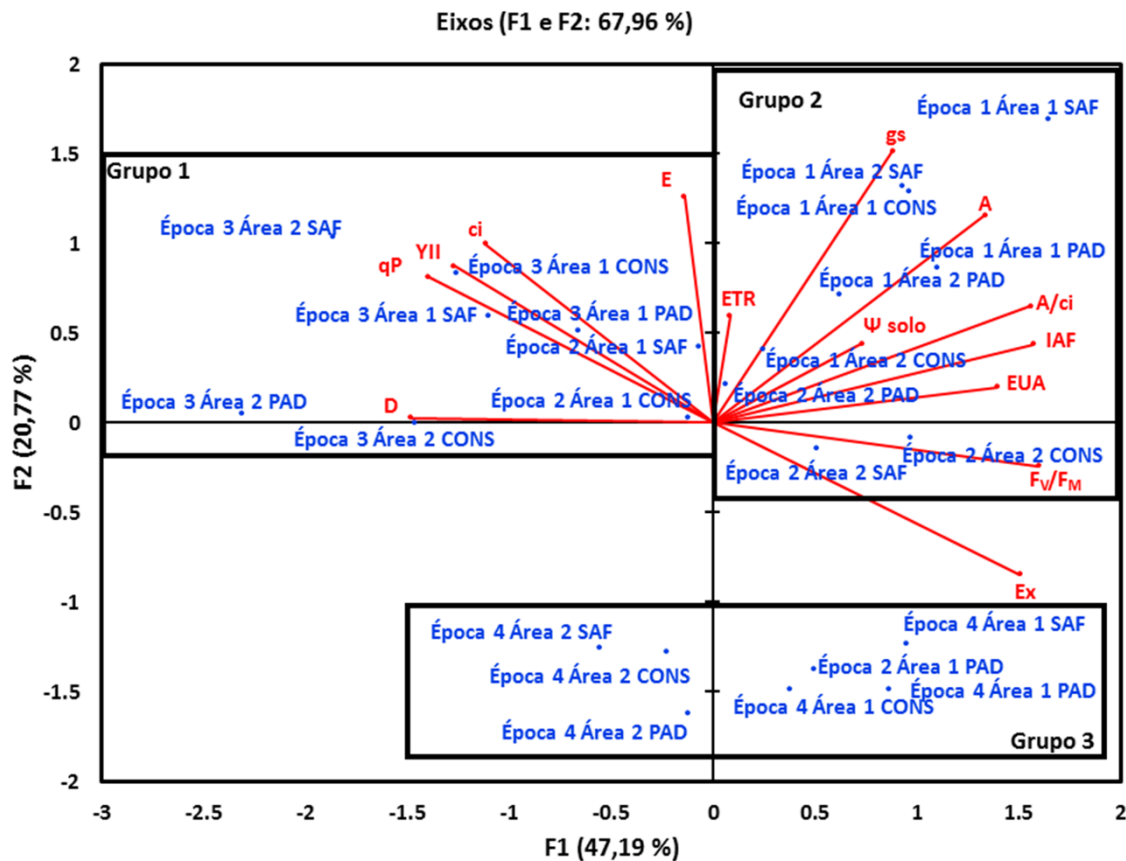
Variáveis	F1		F2	
	R	Cont. (%)	R	Cont. (%)
YII	-0.698	7.384	0.481	7.964
ETR	0.046	0.032	0.329	3.728
qP	-0.770	8.975	0.447	6.865
$F_v/F_M$	0.880	<b>11.732</b>	-0.134	0.614
$E$	-0.077	0.090	0.692	<b>16.474</b>
$D$	-0.815	<b>10.059</b>	0.015	0.008
$Ex$	0.830	<b>10.416</b>	-0.464	7.419
EUA	0.768	8.931	0.109	0.408
$g_s$	0.487	3.586	0.834	<b>23.894</b>
$A$	0.735	8.175	0.637	<b>13.942</b>
$ci$	-0.613	5.690	0.548	<b>10.310</b>
$A/ci$	0.858	<b>11.138</b>	0.357	4.377
$\Psi_{solo}$	0.403	2.463	0.242	2.005
IAF	0.865	<b>11.328</b>	0.241	1.993

Cont. (%) são as contribuições percentuais das variáveis e R as correlações entre as variáveis nas componentes principais (F1 e F2). Negrito representa as maiores contribuições percentuais dentre as variáveis.

A figura 7 representa o gráfico de pontos do diagrama *biplot* e os quadrados representam os agrupamentos a partir das análises de agrupamento hierárquico cluster (AHC). As componentes principais F1 e F2 descrevem 68% da variância nas variáveis, a primeira componente principal (F1) descreve 47,19% da variação total e a segunda (F2) 20,77% da variância. A maioria das observações pertencentes ao grupo 1 apresentaram os menores valores para a componente principal F1 (esquerda do eixo horizontal). Tais observações foram influenciadas pelas variáveis de taxa de transpiração ( $E$ ), concentração interna de  $CO_2$  ( $ci$ ), rendimento quântico efetivo do fotossistema II (YII) e dissipação fotoquímica (qP). Porém, algumas observações do grupo 1 (Época 2 Área 1 e CONS, Época 3 Área 2 CONS e Época 3 Área 2 PAD) apresentaram baixa representatividade pois apresentam valores próximos a zero. Além disso, a Época 3 Área 2 CONS apresentou a dissipação de calor nas antenas ( $D$ ) como variável relevante, pois, esta variável indicou alta contribuição percentual para a componente principal 2 (F2) (Tabela 4).

As observações do grupo 2 tiveram os maiores valores na componente principal F1 (direita do eixo horizontal) por influência das variáveis de taxa de transporte de elétrons (ETR),  $g_s$ ,  $A$ , potencial água do solo ( $\Psi_{\text{solo}}$ ),  $A/ci$ , IAF, eficiência do uso da água (EUA) e  $F_V/F_M$ . O grupo 4 também apresentou observações com altos valores na F1 a Época 4 Área 1 SAF, Época 4 Área 1 PAD, Época 4 Área 1 CONS e Época 2 Área 1 PAD tiveram influência da variável  $Ex$ . Além disso, observamos visualmente a dissimilaridade entre Época 1 Área 1 SAF, Época 3 Área 2 SAF e Época 4 Área 2 PAD, localizados nos extremos do eixo horizontal, indicando que essas épocas, áreas e sistemas são heterogêneos e suas variáveis são dissimilares em relação às demais.

Os subgrupos formados no AHC corroboraram com os grupos observados na PCA. O grupo 1 apresentou a formação de um subgrupo com predomínio da época 3 e área 2 (independente dos sistemas). O grupo 2 formou subgrupos o predomínio da época 4 e área 1 (independente dos sistemas) e época 1 e área 1 (independente dos sistemas). As observações do grupo 3 representaram os menores valores da segunda componente principal (F2) (parte inferior do eixo vertical) destacando as Época 4 Área 1 SAF, Época 4 Área 1 PAD, Época 4 Área 1 CONS e Época 2 Área 1 PAD influenciadas pela variável  $Ex$ . O grupo 2 também apresentou observações com baixos valores da componente F2 nas Época 2 Área 2 CONS e Época 2 Área 2 SAF por influência da variável  $F_V/F_M$ . Os maiores valores da componente F2 (parte superior do eixo vertical) são representados pelas observações do grupo 1 em decorrência das variáveis  $E$ ,  $ci$ ,  $YII$ ,  $qP$  e  $D$  e pelas observações do grupo 2 influenciadas pelas variáveis ETR,  $g_s$ ,  $A$ ,  $\Psi_{\text{solo}}$ ,  $A/ci$ , IAF e EUA. Dentre as observações do grupo 2 consideramos a Época 2 Área 2 PAD como observação de baixa representatividade pois apresenta valores próximos a zero (Fig. 7).



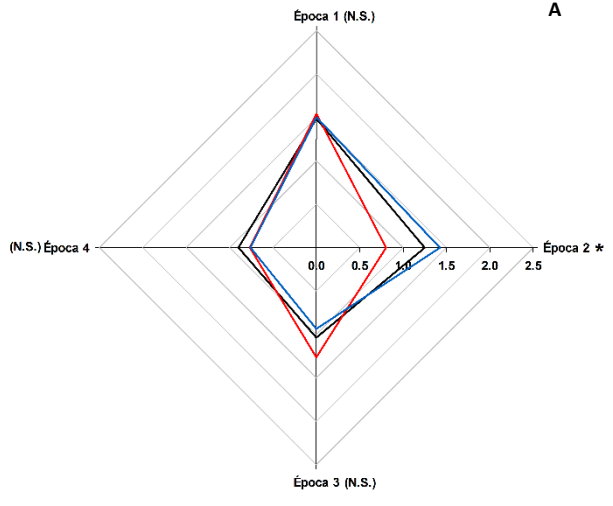
**Figura 7.** Diagrama *biplot* de ordenação das variáveis e suas observações nas duas primeiras componentes principais F1 e F2. Análise dos componentes principais (PCA) dos sistemas (SAF - sistema agroflorestal, PAD - plantio de alta diversidade e CONS - consórcio madeira e lenha) e áreas (Área 1 - Nitossolo Vermelho e Área 2 - Argissolo Vermelho Amarelo) na época 1 (pico da época úmida), época 2 (fim da época úmida), época 3 (seca) e época 4 (início da época úmida). Os quadrados representam os agrupamentos anteriores obtidos no agrupamento hierárquico cluster (AHC).

A análise de variância de condutância estomática ( $g_s$ ) não indicou interação entre sistemas e áreas. A taxa de transpiração (E) indicou interação entre sistemas nas áreas 1 e 2. As plantas do CONS ( $1.425 \text{ mmol m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ), na época 2, apresentaram os maiores valores de E na área 1 (Fig. 8A). Na área 2, durante a seca (época 3) os valores das plantas do SAF ( $2.395 \text{ mmol m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) foram as maiores (Fig. 8B). A taxa de assimilação de  $\text{CO}_2$  (A) indicou interação entre sistemas somente na área 1 durante a época 1 e 4. Durante a época 1, as plantas do SAF ( $9.84 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) exibiram os maiores valores de A na área 1. Na época 4, observamos a mesma variação que a época 1, o SAF ( $5.12 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) apresentou maior A (Fig. 8C).

A concentração interna de  $\text{CO}_2$  (ci) indicou interação entre sistemas somente na área 2 durante a época 4. As plantas do SAF ( $272.67 \text{ ppm}$ ) apresentaram os maiores valores de ci na área 2 (Fig. 8F). A eficiência do uso da água (EUA) indicou interação entre sistemas nas áreas 1 e 2. Durante a seca (época 3) os valores das plantas do PAD ( $5.959 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$ ) foram as maiores na área 1 (Fig. 8G). Na área 2, as plantas do SAF ( $6.775 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$ ), na época 1, apresentaram os maiores valores de EUA. Além disso, também observamos na época 2 valores mais altos do CONS ( $6.800 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$ ) (Fig. 8H).

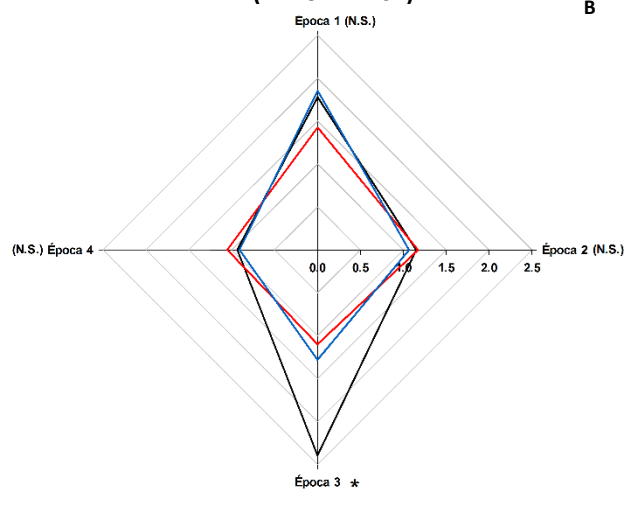
### Área 1

E (mmol. m<sup>-2</sup>.s<sup>-1</sup>)

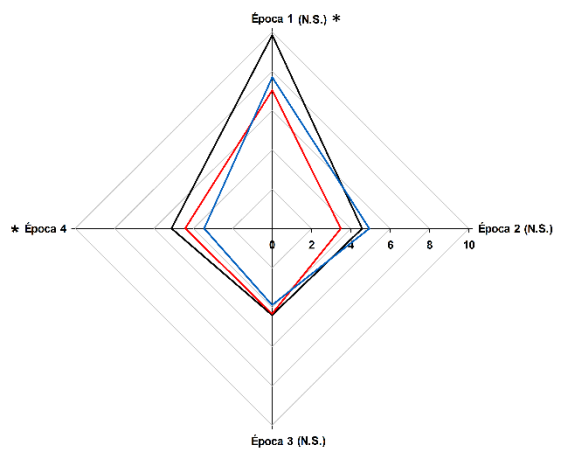


### Área 2

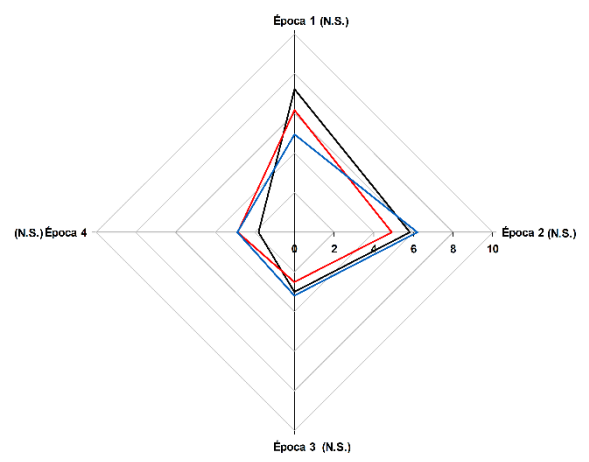
E (mmol. m<sup>-2</sup>.s<sup>-1</sup>)



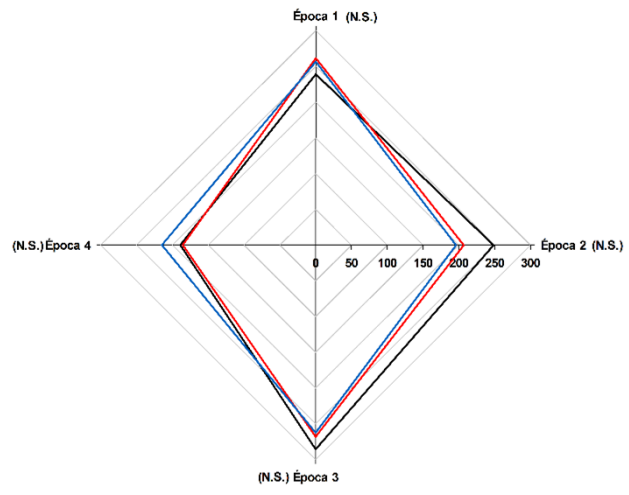
A (μmol. m<sup>-2</sup>.s<sup>-1</sup>)



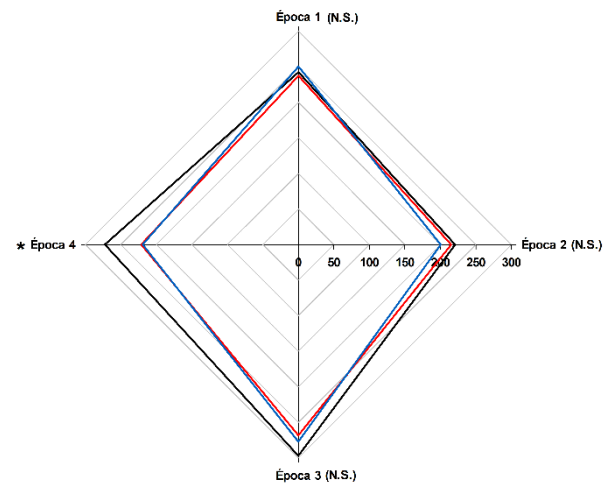
A (μmol. m<sup>-2</sup>.s<sup>-1</sup>)



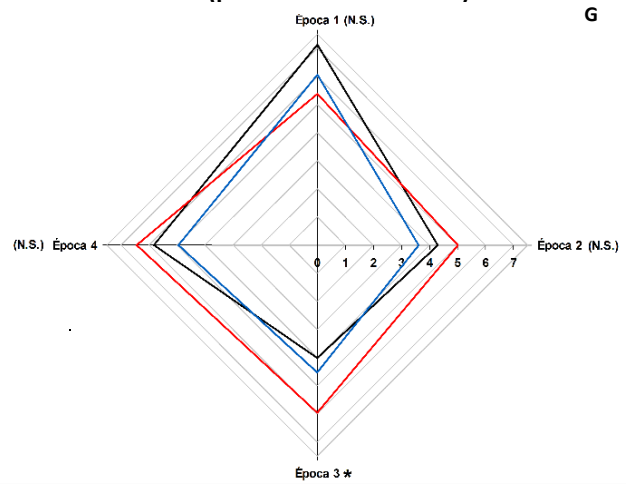
ci (ppm)



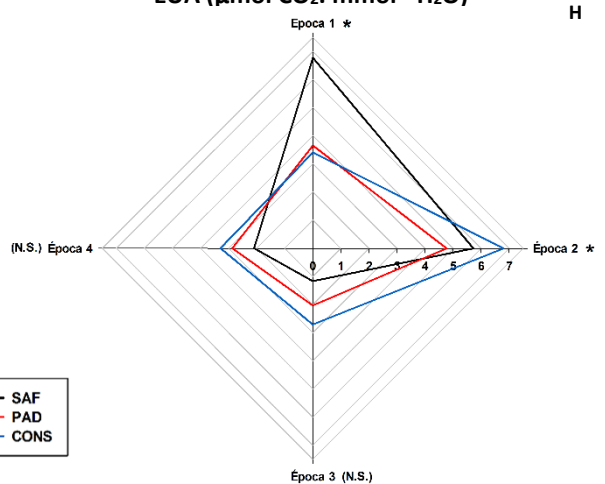
ci (ppm)



EUA (μmol CO<sub>2</sub>. mmol<sup>-1</sup> H<sub>2</sub>O)



EUA (μmol CO<sub>2</sub>. mmol<sup>-1</sup> H<sub>2</sub>O)

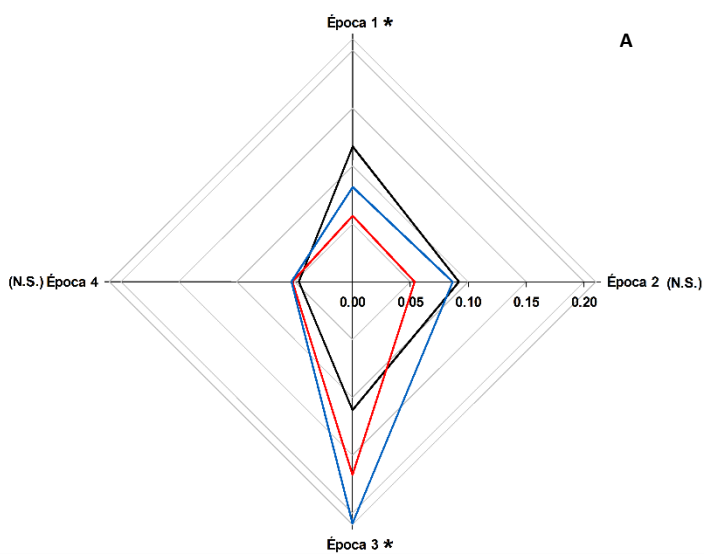


**Figura 8.** Média ( $n=3$ ) dos valores da taxa de assimilação de  $\text{CO}_2$  ( $A$ ), concentração interna de  $\text{CO}_2$  ( $c_i$ ), taxa de transpiração ( $E$ ) e eficiência do uso da água ( $EUA$ ) entre os sistemas SAF (sistema agroflorestal), PAD (plantio de alta diversidade) e CONS (consórcio madeira e lenha) na época 1 (pico da época úmida), época 2 (fim da época úmida), época 3 (época seca) e época 4 (início da época úmida) da área 1 (Nitossolo Vermelho) e área 2 (Argissolo Vermelho Amarelo). Os dados foram submetidos a análise de variância ANOVA two-way e posteriormente submetidos ao teste Fisher LSD com 5% de significância. O asterisco representa diferença estatística entre sistemas.

O rendimento quântico efetivo do PSII (YII) indicou interação entre sistemas nas áreas 1 e 2. As plantas do SAF (0.117), na época 1, apresentaram os maiores valores de YII dentre os sistemas da área 1. Além disso na época 3, as plantas do CONS (0.209) indicaram os maiores valores em relação aos outros sistemas (Fig. 9A). Na área 2, durante o início da seca (época 2) os valores das plantas do PAD (0.206) foram as maiores dentre os sistemas (Fig. 9B). A análise de variância da taxa de transporte de elétrons (ETR) indicou interação entre sistemas somente na área 1 durante a seca (época 3). As espécies do SAF ( $55.67 \mu\text{mol elétrons m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) e CONS ( $49.03 \mu\text{mol elétrons m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) apresentaram os maiores valores entre os sistemas (Fig 9C). Os valores de dissipação fotoquímica (qP) indicou interação entre sistemas nas áreas 1 e 2. Na época 1, as plantas do SAF (0.163) apresentaram os maiores valores de qP dentre os sistemas da área 1. Durante a época 2, as espécies do CONS (0.165) apresentaram os maiores valores de qP dentre os sistemas da área 1. O CONS (0.379), na época 3, foi o maior entre os sistemas da área 1 (Fig. 9E). Na área 2, observamos elevados valores no PAD em relação aos outros sistemas nas épocas 2 (0.293) e 3 (0.377) (Fig. 9F).

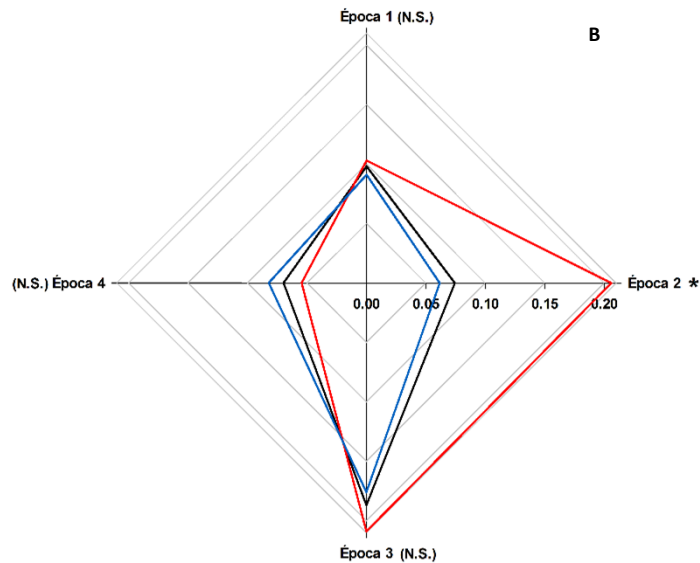
**Área 1**

**YII**



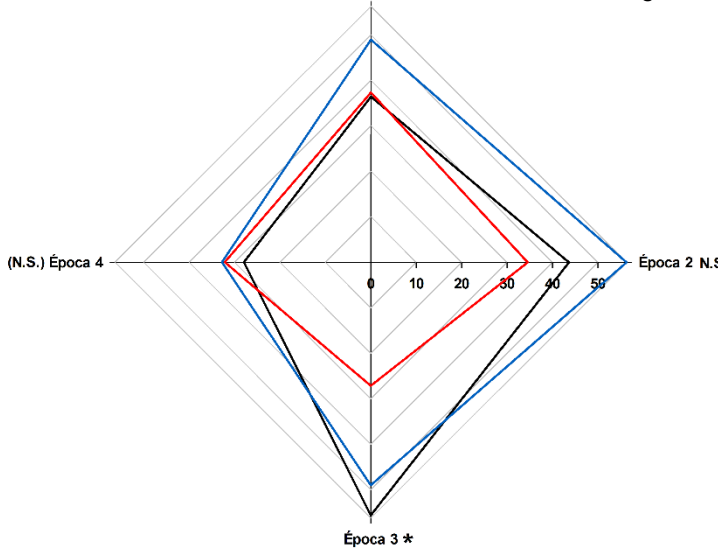
**Área 2**

**YII**



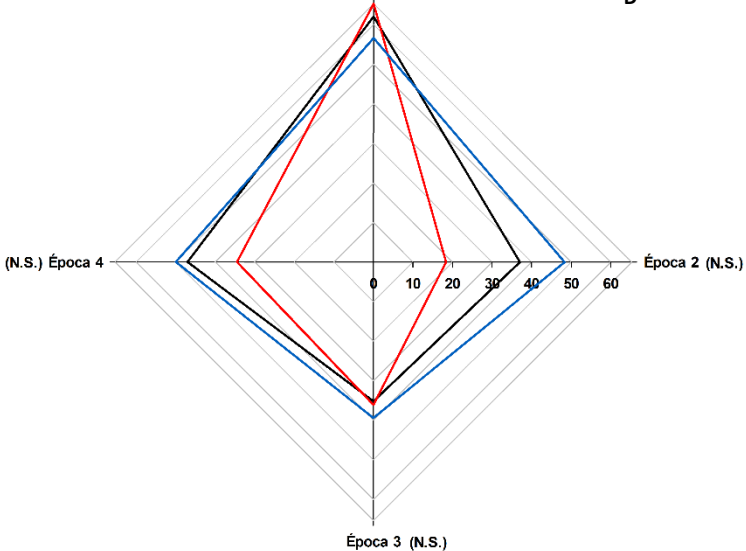
**ETR ( $\mu\text{mol electrons. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )**

Época 1 N.S.



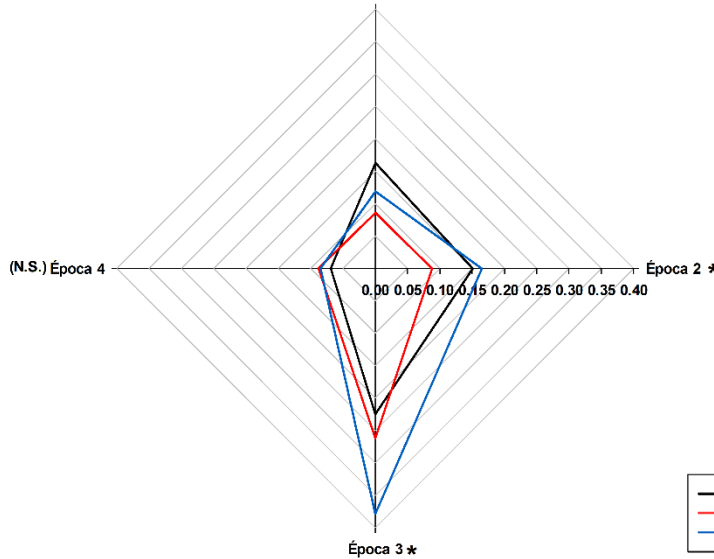
**ETR ( $\mu\text{mol electrons. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )**

Época 1 (N.S.)



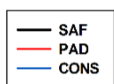
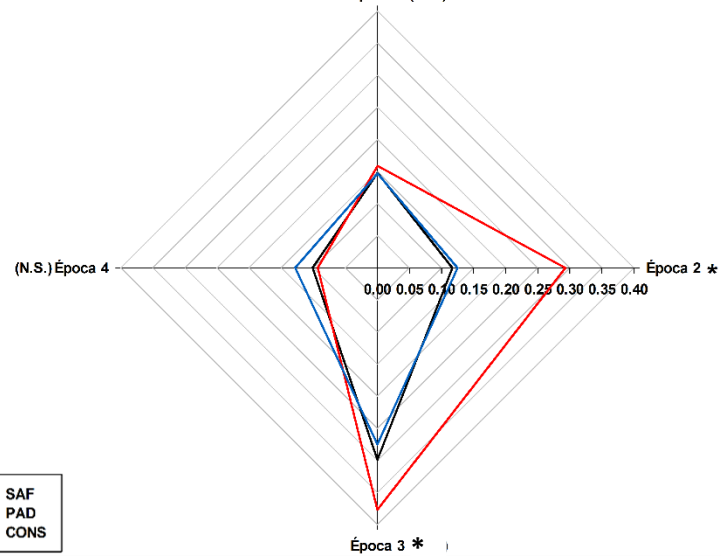
**qP**

Época 1 \*



**qP**

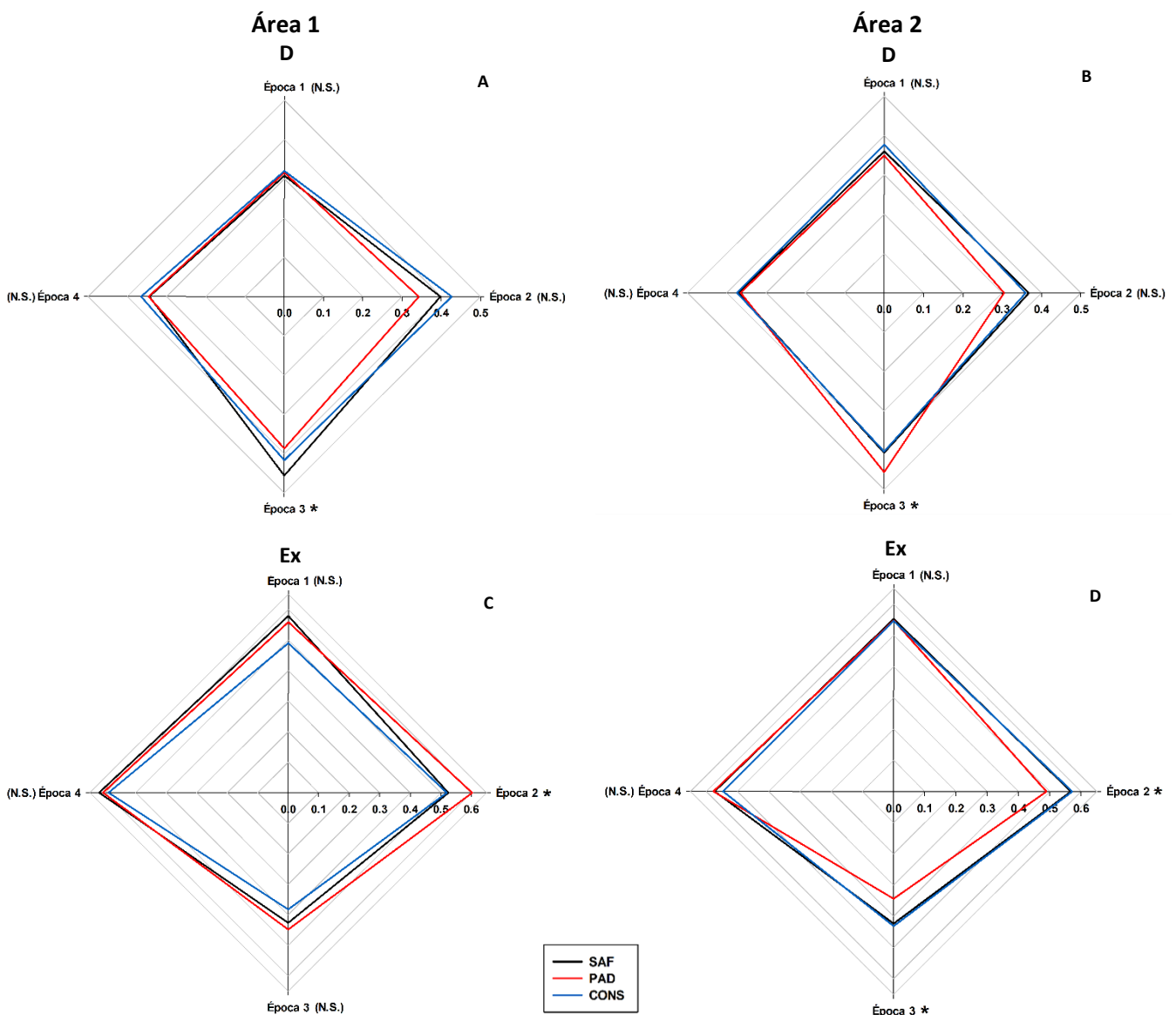
Época 1 (N.S.)





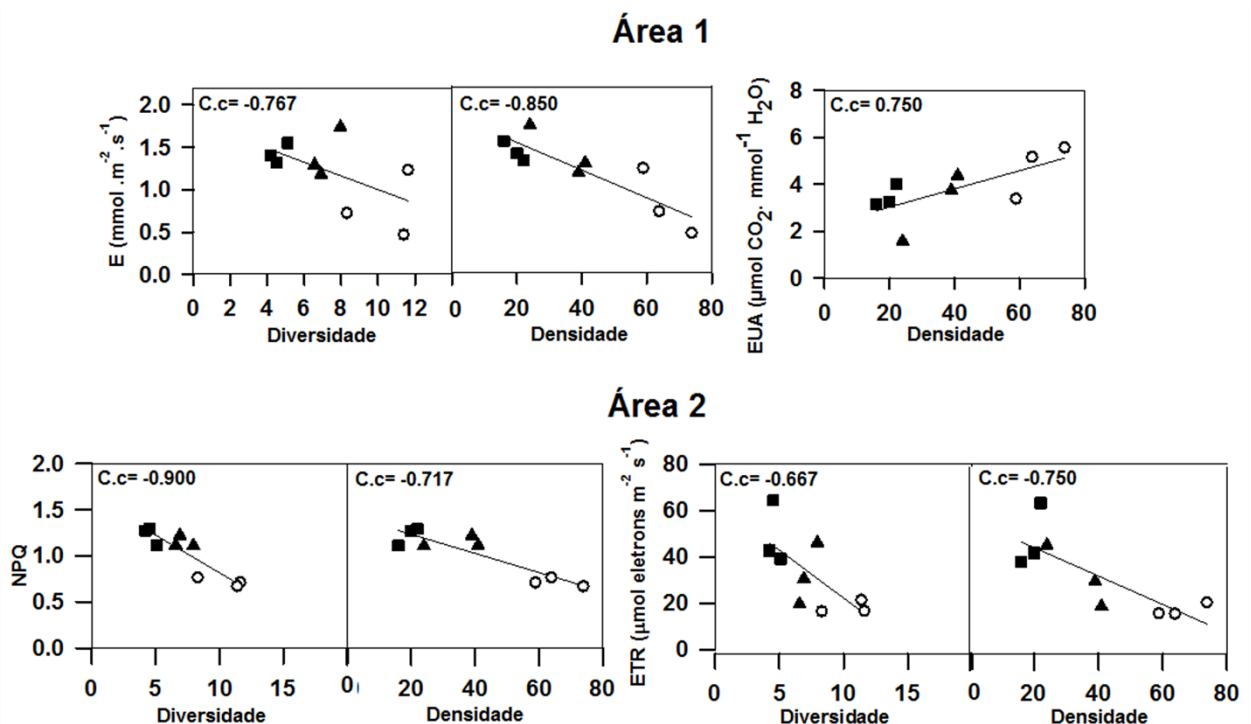
**Figura 9.** Média ( $n=3$ ) dos valores do rendimento quântico efetivo do PSII (YII), taxa de transporte de elétrons (ETR) e dissipação fotoquímica (qP) entre os sistemas SAF (sistema agroflorestal), PAD (plantio de alta diversidade) e CONS (consórcio madeira e lenha) na época 1 (pico da época úmida), época 2 (fim da época úmida), época 3 (época seca) e época 4 (início da época úmida) da área 1 (Nitossolo Vermelho) e área 2 (Argissolo Vermelho Amarelo). Os dados foram submetidos a análise de variância ANOVA two-way e posteriormente submetidos ao teste Fisher LSD com 5% de significância. O asterisco representa diferença estatística entre sistemas.

Os valores de dissipação de calor nas antenas ( $D$ ) indicaram interação entre sistemas nas áreas 1 e 2. As espécies do SAF (0.456), durante a época 3, apresentaram os maiores valores de  $D$  entre os sistemas da área 1 (Fig. 10A). Na área 2, o PAD (0.456) apresentou o maior valor entre os sistemas (Fig. 10B). A dissipação de calor nos centros de reação ( $Ex$ ) indicou interação entre sistemas nas áreas 1 e 2. Na época 2, as plantas do PAD (0.603) apresentaram os maiores valores de  $Ex$  entre os sistemas da área 1 (Fig. 10C). No entanto na área 2, o SAF (0.423) e CONS (0.431) indicaram os maiores valores entre os sistemas durante a época 2. Além disso na seca, (época 3), o  $Ex$  das plantas do SAF (0.423) e CONS (0.431) foram maiores que o PAD (0.344) (Fig. 10D). As análises de variância de eficiência quântica máxima do fotossistema II ( $F_V/F_M$ ) não indicaram interação entre sistemas e áreas.



**Figura 10.** Média ( $n=3$ ) dos valores dissipação de calor nas antenas ( $D$ ) e dissipação de calor nos centros de reação ( $E_x$ ) entre os sistemas SAF (sistema agroflorestal), PAD (plantio de alta diversidade) e CONS (consórcio madeira e lenha) na época 1 (pico da época úmida), época 2 (fim da época úmida), época 3 (época seca) e época 4 (início da época úmida) da área 1 (Nitossolo Vermelho) e área 2 (Argissolo Vermelho Amarelo). Os dados foram submetidos a análise de variância ANOVA two-way e posteriormente submetidos ao teste Fisher LSD com 5% de significância. O asterisco representa diferença estatística entre sistemas.

A correlação da diversidade e densidade de espécies com as variáveis de aquisição de carbono e atividade fotoquímica apresentou correlação entre as variáveis apenas na época 2 nas duas áreas (Fig. 11). A área 1 apresentou correlação negativa, entre a taxa de transpiração ( $E$ ) diversidade ( $C.c= -0.767$ ) e densidade ( $C.c= -0.850$ ) e correlação positiva entre eficiência do uso da água ( $EUA$ ) e densidade ( $C.c= 0.750$ ). Portanto, sistemas com alta diversidade e densidade de espécies (PAD) apresentaram indivíduos com baixos valores de  $E$  e sistemas com baixa diversidade (CONS) indicaram altos valores de  $EUA$ . A área 2 apresentou correlação negativa entre NPQ, densidade ( $C.c= -0.717$ ) e diversidade de espécies ( $C.c= -0.900$ ) e entre ETR, densidade ( $C.c= -0.750$ ) e diversidade ( $C.c= -0.667$ ). O aumento da diversidade e densidade de espécies resultaram em redução de NPQ e ETR nos indivíduos do PAD e aumento no CONS.



**Figura 11.** Correlação ( $n=3$ ) entre as variáveis de taxa de transpiração ( $E$ ), eficiência do uso da água ( $EUA$ ) dissipação não fotoquímica (NPQ), taxa de transporte de elétrons (ETR) e diversidade e densidade de indivíduos da área 1 (Nitossolo Vermelho) e área 2 (Argissolo Vermelho Amarelo) nos sistemas SAF (sistema agroflorestal) (triângulo), PAD (plantio de alta diversidade) (círculo) e CONS (consórcio madeira e lenha) (quadrado) na época 2 (fim da época úmida). As linhas indicam a relação entre as variáveis.  $p < 0,05$  indica correlação significativa entre as variáveis. Apresentamos apenas os gráficos que indicaram correlação significativa.

Os resultados das análises de disponibilidade de água no solo e estrutura dos sistemas de plantio foram representados por épocas com alta incidência luminosa no interior dos sistemas e baixa disponibilidade hídrica no solo como a época 3 na área 2 e época 4 na área 1 (a época 4 exibiu essas características mesmo após os primeiros pulsos de chuva). As interações de aquisição de carbono e atividade fotoquímica foram representadas, nas duas áreas, pelas épocas com maior disponibilidade hídrica no solo (épocas 1, 2 e 4). Além disso, a correlação entre as variáveis fisiológicas (aquisição de carbono e atividade fotoquímica) e variáveis de estrutura dos sistemas de plantio foi evidenciada na época 2.

#### **4. Discussão**

As variáveis relacionadas à aquisição de carbono e atividade fotoquímica atuaram como eficientes indicadores de desenvolvimento dos sistemas de restauração ecológica em diferentes tipos de solo. Essas variáveis proporcionaram testar a seguinte hipótese: a atividade fotoquímica e a eficiência no acúmulo de carbono das plantas determinam o sucesso da restauração florestal. Entretanto, a estrutura e diversidade dos sistemas de restauração podem estar susceptíveis a deficiência hídrica sazonal encontrada em diferentes tipos de solo.

A partir das características de aquisição de carbono e atividade fotoquímica observamos que durante os períodos de deficiência hídrica houve maior eficiência fotossintética e acúmulo de carbono nos sistemas implantados em solos argilosos. Dentre os três sistemas, o consórcio madeira e lenha (CONS) apresentou menor complexidade na estrutura e maior eficiência fotossintética em épocas com alta evapotranspiração (épocas 2 e 3). Além disso, o CONS da área 2 (Argissolo Vermelho Amarelo) apresentou menor eficiência fotossintética e o acúmulo de carbono que a área 1 (Nitossolo Amarelo) principalmente durante épocas com menor disponibilidade hídrica no solo.

##### *4.1 Disponibilidade hídrica no solo e estrutura dos sistemas de plantio*

O estabelecimento de sistemas de restauração florestal é influenciado por diversos fatores. O solo é um exemplo de fator determinante para o desenvolvimento das espécies em sistemas restauração. As análises granulométricas indicaram como predominantemente argiloso o solo da área 1 (Nitossolo Vermelho) e parcialmente arenoso o solo da área 2 (Argissolo Vermelho Amarelo). As diferenças nas composições dos dois tipos de solos estão associadas, principalmente, a retenção de água da chuva ao longo do ano, potencial água do solo ( $\Psi_{\text{solo}}$ ), excedente e deficiência de água no solo, sendo o déficit hídrico mais acentuado na época 4 (Área 1) e época 3 (Área 2).

A dinâmica da água é influenciada pelos diferentes tipos de poros no solo (Ouyang *et al.* 2013). A relação entre o teor de água e o tamanho dos poros permite avaliar a capacidade de retenção de água no solo (Baiaomonte *et al.* 2015). A variação do  $\Psi_{\text{solo}}$ , observada nas duas áreas, ocorreu devido a maior retenção de água no solo argiloso (área 1). As menores partículas do solo argiloso proporcionaram maior área de contato, adsorção e retenção de água no solo. Os pequenos espaços entre as partículas dificultam a condutividade hidráulica do solo ocasionando menor percolação da água (Chandler *et al.* 2018) e maior quantidade de energia livre disponível para trabalho (altos valores de  $\Psi_{\text{solo}}$ ) (Tahir e Marschner 2017). Dessa forma, durante períodos de deficiência hídrica haverá maior disponibilidade de água para as plantas nos estratos superficiais deste solo.

Em contrapartida, solos arenosos apresentam partículas, poros e espaço entre as partículas maiores. Estas características ocasionam menor adsorção de água nas partículas do solo e maior percolação. Portanto, solos arenosos apresentam alta condutividade hidráulica (Jeffery *et al.* 2015) e disponibilidade hídrica restrita a estratos mais profundos. Dessa forma, a energia livre da água disponível para trabalho diminui em estratos superficiais do solo (baixos valores de  $\Psi_{\text{solo}}$ ). Além disso, solos arenosos apresentam lixiviação e ciclagem mais rápida de nutrientes que solos argilosos (Baer *et al.* 2010). A baixa capacidade de proteção da biomassa microbiana e baixos estoques de C e N no solo arenoso resultam em baixa nutrição (Six *et al.* 2004) e afeta a dinâmica de desenvolvimento dos sistemas de restauração. Portanto, implantação de espécies eficientes no crescimento de raiz durante épocas de seca, produção de serapilheira e fixação de N contribuem no estabelecimento e desenvolvimento de sistemas de restauração em solos arenosos.

A alta incidência luminosa é outro fator abiótico limitante no desenvolvimento dos sistemas de restauração. Os altos valores de densidade do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFFA) durante as épocas 3 (área 2) e 4 (área 1) no CONS influenciaram nos valores de  $\Psi_{\text{solo}}$  mais próximos de zero. A incidência direta da radiação no solo aumenta a temperatura e reduz a umidade relativa do ar. O aquecimento do solo eleva a evapotranspiração no ambiente e diminui disponibilidade hídrica no solo (Hardwick *et al.* 2015) durante a seca. Parte da energia luminosa é transferida para o ar ocasionando aumento da temperatura próximo ao solo (Ehleringer e Sandquist 2006). Sistemas menos diversos e complexos como o CONS são mais susceptíveis interceptação de luz, além da redução da disponibilidade hídrica no solo durante a seca, o alto DFFFA limita o potencial de regeneração de outras espécies no sistema de restauração (Galindo *et al.* 2017).

A estratificação vertical do PAD e SAF resultou em menor interceptação da luz do dossel ao solo, aquecimento e alta disponibilidade de água no solo ocasionando microclima com menor variação na amplitude (Marques Filho *et al.* 2005). A maior diversidade de espécies arbóreas no PAD e SAF possibilitou o aumento da resistência desses ecossistemas florestais a eventos de seca em relação ao CONS. A maior complementaridade entre espécies e uso de recursos do ecossistema proporcionou melhoria nas respostas ecofisiológicas das plantas do PAD e SAF.

#### 4.2. Desempenho fotoquímico dos sistemas de restauração ecológica

O acúmulo de biomassa na parte aérea das plantas dos sistemas de restauração é funcionalmente importante para o ecossistema pois possibilita a interceptação da luz nas copas, assimilação de carbono além de atuar na competição pela dinâmica da luz no interior dos sistemas (Castro-Izaguirre *et al.* 2016). O acúmulo de biomassa, representado pela variável %C, indicou distintas variações nas espécies dos sistemas das duas áreas. As plantas dos três sistemas da área 1 apresentaram maior %C na parte aérea durante a seca em relação a época úmida. Isto ocorreu pois durante a seca, os sistemas da área 1 apresentaram maior eficiência na absorção e oxirredução da energia luminosa em energia fotoquímica, o aumento da performance fotoquímica refletiu no acúmulo de biomassa nas folhas (Kováč *et al.* 2018). Além disso, a taxa de CO<sub>2</sub> atmosférico tem o potencial de reduzir os efeitos da seca causada pelos altos valores de DPV (Trugman *et al.* 2018). Dessa forma, a eficiência no acúmulo de carbono na parte aérea pode indicar resiliência das espécies dos sistemas pós efeito da seca.

Em contrapartida na área 2, os valores de %C dos três sistemas foram maiores na chuva em relação a seca. Durante a seca a redução na taxa de assimilação de CO<sub>2</sub> (*A*) reduziu a pressão parcial intercelular de CO<sub>2</sub> no mesófilo, conseqüentemente houve redução do fluxo de CO<sub>2</sub> para a enzima de carboxilação Rubisco e supressão da produção de biomassa (Di Matteo *et al.* 2014; Hentschel *et al.* 2015). Os mecanismos de tolerância a seca foram ativados somente após os primeiros pulsos de chuva, dessa forma, os efeitos da seca foram mais intensos nos sistemas da área 2.

O acúmulo de biomassa na parte aérea também pode ser associado a variáveis alométricas relacionadas ao tamanho do caule. A correlação entre área basal das espécies (ABE) e %C permitiu avaliar a relação entre o crescimento do caule e acúmulo de biomassa na parte aérea dos sistemas das duas áreas. A correlação positiva e negativa de ABE e %C, observada apenas no CONS da área 1 e 2 respectivamente, indicou que a biomassa produzida, a partir da fotossíntese, acumulou-se na parte aérea das plantas do CONS da área 1. Isto ocorreu, pois, a

energia luminosa absorvida pelas folhas foi submetida a um processo fotoquímico no qual a energia obtida na forma de ATP reduziu o CO<sub>2</sub> assimilado em açúcares responsáveis pela produção de biomassa (Buschmann 2007). Dessa forma, houve a formação do dossel mais denso e menor incidência luminosa no interior do sistema (Brunner *et al.* 2015; Kirkham 2016). Além disso, alta retenção de água no solo argiloso (área 1) amenizou os efeitos da deficiência hídrica no CONS.

O dendograma obtido pela análise de agrupamento hierárquico (AHC) permitiu o agrupamento das épocas, sistemas e áreas com maior similaridade. Analisando o grupo I notamos a influência da baixa disponibilidade de água no solo e alta incidência luminosa no interior dos sistemas da época 3. O aquecimento do solo transferiu parte da energia luminosa para o ar resultando em elevadas temperaturas e redução da umidade relativa do ar (Hardwick *et al.* 2015). Mesmo havendo influência da densidade da vegetação na condutividade hídrica do solo (Gadi *et al.* 2017) a deficiência hídrica reduziu a disponibilidade de água para as plantas nos estratos superficiais do solo independentemente do tipo de sistema de restauração.

As épocas de maior disponibilidade hídrica (épocas 1, 2 e 4) se destacaram no grupo II. Estas épocas representam os períodos do ano onde houveram os maiores valores de excedente (época 1), retirada (época 2) e reposição hídrica (época 4). Além disso, a incidência luminosa nas mesmas épocas foi menor independente da estrutura e diversidade dos sistemas. A menor condutividade hidráulica e percolação de água, principalmente nos solos argilosos (área 1), proporcionou maior retenção de água nos estratos superficiais do solo (Chandler *et al.* 2018) conseqüentemente, maior disponibilidade hídrica para as plantas dos três sistemas de restauração.

O grupo III teve influência do solo arenoso (área 2) e da época de maior recarga hídrica no solo (época 4). O aumento do excedente e reposição de água no solo proporcionou o aquecimento do solo mais ameno, conseqüentemente, baixas temperaturas e umidade relativa do ar. A recarga hídrica no solo proporciona aumento da quantidade de energia livre disponível para trabalho. Dessa forma, plantas anteriormente submetidas a déficit hídrico recuperam o controle das taxas de transpiração, atividade fotossintética e conseqüentemente acúmulo de biomassa na parte aérea (Guzmán-Delgado *et al.* 2018). O potencial de reidratação dos tecidos e a tolerância das plantas ao estresse hídrico são fundamentais para a sobrevivência de plantas submetidas a variação temporal de demanda e suprimento de água (Skelton *et al.* 2017). Além disso, a baixa capacidade de retenção de água no solo arenoso indicou alta capacidade de reidratação dos tecidos e tolerância a deficiência hídrica das plantas pertencentes aos sistemas de restauração.

A análises de componentes principais (PCA) resumiu o conjunto de variáveis de trocas gasosas e atividade fotoquímica em outras duas novas variáveis F1 e F2 (componentes principais). As variáveis fisiológicas associadas ao F1 indicaram se os aparatos fotossintéticos das plantas dos sistemas estão danificados devido a perda excessiva de energia luminosa ou se os mecanismos de fotoproteção foram ativados por influência de fatores externos (exemplo épocas do ano). Portanto, quanto menor o valor da F1 menor será a dissipação de energia na forma de calor ou luz e maior será a transformação de energia luminosa em fotoquímica posteriormente destinada a síntese de compostos carbônicos (Bresson *et al.* 2015).

As variáveis fisiológicas associadas ao F2 permitem relacionar o grau de abertura estomática com a perda de água pela transpiração ou com a assimilação de CO<sub>2</sub> pelos estômatos. Além disso, baixas concentrações de CO<sub>2</sub> na câmara subestomática podem indicar elevada atividade fotossintética, ou seja, parte significativa do CO<sub>2</sub> assimilado foi convertido em compostos carbônicos (Keenan *et al.* 2013). Portanto, os maiores valores de F2 representam maior eficiência fotossintética e maior acúmulo de biomassa nas plantas dos sistemas de restauração.

A complementaridade das técnicas AHC e PCA permitiu relacionar os grupos formados pelo AHC e as componentes principais obtidas na PCA. Dentre os grupos somente as observações dos grupos I e II tiveram relação com as variáveis fisiológicas. A época 3 (época predominante no grupo I) influenciou na transformação da energia luminosa em química nos fotossistemas (qP). Dessa forma, a energia química obtida foi utilizada na conversão do CO<sub>2</sub> em compostos carbônicos repercutindo na eficiência fotossintética (Kalaji *et al.* 2017) das plantas dos sistemas de restauração. O grupo I também representa o período de maior deficiência hídrica do ano a eficiência fotossintética das plantas durante essa época garante o desenvolvimento e resiliência dos sistemas de restauração durante períodos desfavoráveis do ano.

A relação entre as variáveis fisiológicas e observações do grupo II indicou que épocas com maior disponibilidade hídrica e menor incidência luminosa no interior dos influenciou na entrada de CO<sub>2</sub> pelos estômatos, a assimilação de CO<sub>2</sub> e capacidade de perda água por CO<sub>2</sub> assimilado (Yang *et al.* 2016) nas plantas do sistema de restauração. O grupo II representa os períodos do ano com maior excedente (época 1), retirada (época 2) e reposição hídrica (época 4). As variações pluviométricas durante as três épocas resultaram em ajustes fisiológicos capazes de amenizar os efeitos da seca nas espécies dos sistemas restauração. Dessa forma, os ecossistemas são capazes de capturar eficientemente a luz, maximizando a estrutura acima do solo (Norby *et al.* 2005) e controle do microclima no interior dos sistemas de restauração.

Dentre os três sistemas o PAD é o sistema com maior complexidade na estrutura e diversidade de espécies. Porém tais características não amenizaram o efeito das épocas e áreas na atividade fotoquímica e trocas gasosas das plantas desse sistema. A época de maior disponibilidade hídrica (época 1) ocasionou variações significativas na atividade fotoquímica e trocas gasosas das plantas do PAD. No entanto, no início da época seca (época 2) o tipo de solo atuou positivamente no desempenho fotoquímico principalmente das plantas da área 2 (solo arenoso). O PAD da área 2 apresentou maior dissipação de energia fotoquímica (qP), rendimento quântico efetivo do PSII (YII) e menor dissipação de calor nos centros de reação (*Ex*). O elevado número centros de reação abertos resultou em maior dissipação de energia fotoquímica (qP) para a síntese de compostos carbônicos no ciclo de Calvin. Dessa forma, a competição pela energia de excitação favoreceu dissipação de energia fotoquímica, reduziu a dissipação de energia em forma de calor nos centros de reação e proporcionou maior eficiência fotossintética (Murchie e Lawson 2013).

Em contrapartida, a redução da disponibilidade hídrica no solo reduziu a atividade fotoquímica das plantas na área 1. A energia luminosa convertida em fotoquímica não foi destinada para a síntese de compostos carbônicos a energia em excesso foi dissipada em forma de calor pelos centros de reação consequentemente a eficiência fotossintética foi reduzida (Kramer *et al.* 2004). A baixa retenção de água do solo e a redução da energia livre da água disponível para trabalho intensificou a atividade fotoquímica das plantas na área 2. A resposta fisiológica observada indicou adaptação das plantas do PAD a condições adversas, neste caso, potencializadas pelo tipo de solo. Na área 1 as variações no balanço hídrico anual do solo foram mais sutis que a área 2. Dessa forma, a redução pronunciada da disponibilidade de água (época 2) no solo argiloso (área 1) ocasionou impacto negativo na atividade fotossintética das espécies do PAD.

Durante a época seca (época 3) a alta incidência luminosa e a redução da disponibilidade de água no solo mantiveram as respostas fisiológicas das plantas do PAD semelhantes à época 2. A alta DFFFA no interior do PAD da área 1 aumentou a quantidade de energia de excitação nos complexos antenas, o excesso de energia de excitação foi rapidamente dissipado em forma de calor nos complexos antena. Tal resposta reduziu a taxa de transporte de elétrons nos centros de reação e o transporte da energia fotoquímica para o ciclo de Calvin foi parcialmente reduzida (Corcuera e Notivol 2015). A redução parcial de qP ocorreu pois houve alta eficiência na assimilação de CO<sub>2</sub> em relação a transpiração e a quantidade reduzida de energia luminosa destinada aos centros de reação não foi dissipada em forma de calor. A perda de



energia em forma de calor não ocasionou fotoinibição pois não houve danos no aparato fotossintético das plantas do PAD.

As plantas do PAD da área 2 mantiveram alto o desempenho fotoquímico durante a época seca. A alta dissipação de calor nos complexos antena ocasionado pela alta incidência luminosa da época não prejudicou o aproveitamento fotoquímico da energia luminosa. O excesso de energia luminosa não oxidou componentes fotossintéticos consequentemente não houve redução da capacidade fotossintética. A alta dissipação de calor nas antenas devido a ativação do ciclo da xantofila não ocasionou prejuízos no aproveitamento da energia fotoquímica (Demmig-Adams 2003). O PAD da área 2 apresentou estratégias eficientes de absorção e transformação da energia luminosa em energia fotoquímica durante a época seca. A complexidade da estrutura e alta diversidade do PAD proporcionaram maior eficiência fotossintética desse sistema perante os efeitos da seca em independentemente do tipo de solo.

O SAF apresenta complexidade e diversidade de espécies intermediária em relação ao PAD e CONS. Durante as épocas avaliadas observamos diferenças nas variações de trocas gasosas e atividade fotoquímica do SAF em relação aos outros sistemas e áreas. O final da época úmida (época 2) resultou em efeitos significativos principalmente no SAF da área 2. A redução da disponibilidade hídrica no solo arenoso (área 2) ocasionou maior dissipação de energia na forma de calor nos centros de reação resultando em baixa eficiência fotossintética (Kramer *et al.* 2004). A redução da dissipação de energia fotoquímica para o ciclo de Calvin afetou a síntese de compostos carbônicos consequentemente menor acúmulo de carbono na parte aérea das plantas do SAF. Em contrapartida, o final da época úmida afetou positivamente a atividade fotossintética das plantas do SAF da área 1. A alta disponibilidade hídrica do solo argiloso possibilitou maior dissipação da energia fotoquímica para síntese de compostos carbônicos (síntese de açúcares) consequentemente resultou em maior acúmulo de carbono na parte aérea ocasionado menor amplitude do microclima no interior no sistema (Greiser *et al.* 2018) e redução dos efeitos do início da seca no SAF.

Os efeitos da seca (época 3) e o tipo de solo continuaram proeminentes nas plantas do SAF da área 2. As altas taxas de transpiração refletiram na baixa assimilação de CO<sub>2</sub>, a energia química convertida nos centros de reação abertos não foi utilizada na síntese de compostos carbônicos no ciclo de Calvin. Consequentemente, a energia de excitação em excesso favoreceu dissipação de energia na forma de calor nos centros de reação (Murchie e Lawson 2013) e ativou o mecanismo de fotoproteção das plantas. Entretanto, a alta DFFFA no interior do SAF aumentou a quantidade de energia de excitação nos complexos antenas estimulando a taxa de transporte de elétrons nos centros de reação (Greer 2015). Devido a baixa disponibilidade

hídrica da época a energia de excitação não foi utilizada na síntese de compostos carbônicos. Dessa forma, houve o aumento da dissipação de energia em forma de calor pelos complexos antena (Ruban 2016) e ativação dos mecanismos de fotoproteção das plantas.

A recarga hídrica do solo (época 4) nas duas áreas atuou diretamente nas trocas gasosas das plantas do SAF. As plantas do SAF da área 1 apresentaram maior eficiência na assimilação de CO<sub>2</sub>, os primeiros pulsos de chuva da época estimularam a atividade fotossintética e conseqüentemente o consumo de CO<sub>2</sub> na câmara subestomática (Keenan *et al.* 2013). Os primeiros pulsos de chuva na área 2 não foram suficientes para ativação da atividade fotossintética das plantas do SAF. Mesmo havendo maior diversidade e complexidade na estrutura a capacidade de retenção de água no solo atuou como o fator limitante na atividade fotossintética das plantas do SAF. A baixa assimilação e alta concentração de CO<sub>2</sub> nas câmaras subestomáticas indicaram baixa atividade fotossintética, ou seja, o CO<sub>2</sub> acumulado na câmara subestomática não está sendo utilizado na síntese de compostos carbônicos complexos (Alcantara *et al.* 2015).

O CONS apresenta menor diversidade e complexidade de estrutura em relação aos outros sistemas. Essas características além de influenciarem na incidência luminosa e potencial do solo (durante a seca) também resultaram em menor atividade fotoquímica e trocas gasosas das espécies do sistema. Durante o início da época seca (época 2) o CONS da área 1 apresentou maior dissipação fotoquímica e menor dissipação de calor nos centros de reação. O elevado número de centros de reação abertos proporcionou maior aproveitamento da energia fotoquímica na síntese de compostos carbônicos (Hazrati *et al.* 2016). A menor dissipação de energia na forma de calor nos centros de reação ocorreu em decorrência do maior número de centros de reação abertos favorecendo a dissipação fotoquímica (Murchie e Lawson, 2013). O início da época seca foi suficiente para que a espécies do CONS ativassem mecanismos de tolerância à seca. O solo argiloso pode ter contribuído para a ativação desses mecanismos proporcionando maior retenção e disponibilidade de água para as plantas, conseqüentemente, maior eficiência na atividade fotossintética das plantas do CONS.

Em contrapartida, o CONS da área 2 apresentou baixo rendimento quântico efetivo do PSII (YII) e dissipação fotoquímica (qP), entretanto, houve elevada *Ex* e EUA. O menor número de centros de reação abertos resultou em maior dissipação de energia na forma de calor. Conseqüentemente, a competição pela energia de excitação favoreceu a dissipação de energia não fotoquímica nos centros de reação (*Ex*). Mesmo havendo alta eficiência na assimilação de CO<sub>2</sub> em relação transpiração a quantidade de energia luminosa destinada aos centros de reação foi altamente dissipada em forma de calor ocasionando redução do qP. A dissipação pro-

longada de energia fotoquímica em forma de calor pode causar danos no aparato fotossintético, pois a energia luminosa absorvida não é transformada em energia fotoquímica (Bresson *et al.* 2015). Dessa forma, a produção de compostos carbônicos (como a glicose) é reduzida comprometendo a manutenção dos mecanismos fotossintéticos da planta.

Durante a seca (época 3), o CONS da área 1 apresentou alta dissipação fotoquímica devido o maior número de centros de reação abertos e fluxo de elétrons, conseqüentemente, houve maior poder redutor na etapa bioquímica e eficiência fotossintética (Cordon *et al.* 2016). Além disso, observamos menor dissipação não fotoquímica na forma de calor pelos complexos antena (*D*) isto pode ter contribuído para o aproveitamento fotoquímico da energia luminosa absorvida na época seca. O maior número de centros de reação abertos resulta em menor dissipação de energia na forma de calor no complexo antena (*D*). A competição pela energia de excitação favoreceu dissipação fotoquímica (qP) quando os valores de *D* reduziram (Corcuera e Notivol 2015).

O solo atuou novamente como fator limitante na atividade fotoquímica das plantas do CONS na área 2. A baixa retenção de água no solo da área 2 resultou em baixa dissipação fotoquímica (qP) e alta dissipação de energia não fotoquímica nos centros de reação (*Ex*) o baixo aproveitamento fotoquímico da energia luminosa, indicam baixa eficiência fotoquímica em decorrência da ativação dos processos de fotoinibição (Pfannschmidt e Yang 2012). A deficiência hídrica acentuada na área 2 causou maior impacto na atividade fotoquímica e trocas gasosas resultando em baixa eficiência fotossintética e o acúmulo de carbono. A baixa retenção de água associado ao déficit de pressão de vapor diminuiu a assimilação de CO<sub>2</sub> nos estômatos reduzindo o suprimento de CO<sub>2</sub> nas enzimas de carboxilação (De Lima *et al.* 2015). Dessa forma, a taxa de fotossíntese líquida é negativamente afetada comprometendo a atividade fotossintética das plantas do CONS.

As características fotoquímicas proporcionaram a observação pontual da influência das áreas e épocas do ano no desempenho fisiológico dos sistemas. No entanto, a correlação entre as variáveis fisiológicas com densidade e diversidade de espécies permitiu avaliar a atuação dos sistemas como comunidades vegetais e como os diferentes tipos de solo e épocas do ano podem influenciar no desempenho fisiológico das populações de espécies dos sistemas. A influência da densidade e diversidade de espécies nas variáveis fisiológicas se destacou na época 2 apontando diferenças na correlação em decorrência do tipo de solo.

As correlações da área 1 indicaram menor impacto do início da seca nas respostas fisiológicas das espécies do PAD. Sistemas mais diversos e densos apresentaram baixas taxas de transpiração em relação aos outros sistemas, isto resultou em maior eficiência na assimilação

de CO<sub>2</sub> em relação transpiração. A alta retenção de água e elevada energia livre da água disponível para trabalho no solo argiloso amenizou os efeitos do início da seca. O transporte de água no “continuum” solo-planta-atmosfera proporcionou aumento na assimilação de CO<sub>2</sub> por unidade de água perdida durante a transpiração (Bonan *et al.* 2014). Conseqüentemente, as plantas do PAD apresentaram maior eficiência na conversão de CO<sub>2</sub> atmosférico em compostos carbônicos resultando em copas mais densas.

A correlação negativa da densidade e diversidade de espécies com o NPQ e ETR indicou efeito pronunciado do início da seca nas plantas do SAF e CONS da área 2. Entretanto, o PAD apresentou baixa dissipação de energia não fotoquímica e redução da taxa de transporte de elétrons. A redução de água disponível no solo arenoso, durante o início da seca, não afetou a transformação da energia luminosa em química nos centros de reação (Losciale *et al.* 2015), conseqüentemente, não ativou os mecanismos de fotoproteção das plantas do PAD. Dessa forma, as respostas fisiológicas da população de espécies do PAD indicaram adaptação das plantas a condições adversas do ambiente e disponibilidade hídrica no solo.

A partir dos resultados das variáveis de disponibilidade hídrica, estrutura dos sistemas de plantio, aquisição do carbono e atividade fotoquímica podemos corroborar nossa hipótese na qual a atividade fotoquímica e a eficiência no acúmulo de carbono das plantas determinam o sucesso da restauração florestal. Entretanto, a estrutura e diversidade dos sistemas de restauração podem estar susceptíveis a deficiência hídrica sazonal encontrada em diferentes tipos de solo. Observamos que os sistemas implantados em solos argilosos apresentaram maior eficiência fotossintética e acúmulo de carbono nos períodos de deficiência hídrica que os sistemas implantados em solo arenoso. O solo argiloso proporcionou maior retenção de água mesmo em períodos de seca. Os sistemas implantados no solo argiloso apresentaram estrutura mais complexa o que resultou maior controle do microclima no interior do sistema e baixa amplitude no balanço hídrico anual do solo.

Observamos que além das épocas do ano os tipos de solos proporcionaram distintos ajustes fisiológicos nas plantas dos sistemas de restauração. Os solos argilosos possibilitaram respostas fisiológicas semelhantes entre os sistemas em épocas de menor disponibilidade hídrica. Tal semelhança foi pronunciada principalmente no SAF e CONS. A baixa retenção de água no solo arenoso possibilitou respostas fisiológicas semelhantes entre os sistemas apenas em épocas com condições favoráveis de disponibilidade hídrica (destaque para época 4). O CONS nas épocas 2 e 3 apresentou menor incidência luminosa no interior do sistema e maior eficiência fotossintética no solo com maior retenção de água (argiloso). A vantagem fisiológica do CONS da área 1 amenizou incidência luminosa no interior do sistema em relação ao

CONS da área 2. A baixa incidência luminosa no CONS da área 1 resultou em maior eficiência fotossintética e o acúmulo de carbono. A partir dos resultados obtidos observamos que a integração das respostas fisiológicas com a restauração ecológica fornece informações fundamentais para a implementação e monitoramento das atividades de restauração.

A análises das variáveis de aquisição de carbono e atividade fotoquímica possibilitaram a integração entre ecofisiologia e as espécies dos sistemas de restauração. Tal integração permitiu o reconhecimento de feedbacks bióticos e a importância na manutenção de recursos hídricos dos sistemas de restauração. A utilização das variáveis fisiológicas como critérios de avaliação das características funcionais permite monitorar o desenvolvimento dos sistemas de restauração, além de elucidar a importância funcional das espécies dentro da comunidade. Além disso, o desempenho fisiológico das espécies dos sistemas de restauração possibilita avaliar a contribuição de cada característica funcional no desenvolvimento dos ecossistemas. No entanto, como a avaliação da contribuição das características funcionais no desenvolvimento dos sistemas de restauração pode solucionar os seguintes questionamentos? A diversidade de espécies eficazes no controle da perda de água e reidratação permite que sistemas de restauração apresentem eficientes ajustes fisiológicos em diferentes épocas do ano? A ocorrência de espécies com características funcionais relacionadas ao tipo de crescimento facilita o estabelecimento e desenvolvimento de sistemas de restauração? A solução dessas questões (que serão respondidas no próximo capítulo) contribuirá na escolha de espécies capazes de auxiliar na conservação de recursos como a água e nutrientes e favorecer a sucessão natural nos sistemas de restauração.

## 5. Referências bibliográficas

- Alcantara, S., Mello-Silva, R., Teodoro, G. S., Drequeceler, K., Ackerly, D. D., Oliveira, R. S. (2015). Carbon assimilation and habitat segregation in resurrection plants: a comparison between desiccation-and non-desiccation-tolerant species of Neotropical Velloziaceae (Pandanales). *Functional Ecology*. 29, 1499-1512.
- Alvares C.A., Stape J.L., Sentelhas P.C., Gonçalves J.L., deMoraes G., Sparovek G. (2013) Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift* 22 711–728.
- Baer S. G., Meyer C. K., Back E. M., Klopff R. P., Six J. (2010). Contrasting ecosystem recovery on two soil textures: implications for carbon mitigation and grassland conservation. *Ecosphere* 1, 1-22.

- Baiamonte G., De Pasquale C., Marsala V., Cimò G., Alonzo G., Crescimanno G., Conte P. (2015). Structure alteration of a sandy-clay soil by biochar amendments. *Journal of Soils and Sediments* 15, 816-824.
- Bannister J. R., Kremer K., Carrasco-Farías N., Galindo N. (2017). Importance of structure for species richness and tree species regeneration niches in old-growth Patagonian swamp forests. *Forest Ecology and Management* 401, 33-44.
- Baker N. R. (2008). Chlorophyll Fluorescence a Probe of Photosynthesis In Vivo Review of Plant Biology. *Annual Review of Plant Biology* 59, 89-113.
- Bellotto A. A., Rodrigues R. R., Nave A. G. (2009). Pacto para a restauração ecológica da Mata Atlântica. Principais iniciativas de restauração florestal na Mata Atlântica e evolução das metodologias e conceitos. 1, 3-60.
- Bonan, G. B., Williams, M., Fisher, R. A., Oleson, K. W. (2014). Modeling stomatal conductance in the earth system: linking leaf water-use efficiency and water transport along the soil–plant–atmosphere continuum. *Geoscientific Model Development*. 7, 2193-2222.
- Bresson J., Vasseur F., Dauzat M., Koch G., Granier C., Vile D. (2015). Quantifying spatial heterogeneity of chlorophyll fluorescence during plant growth and in response to water stress. *Plant methods* 11, 23.
- Bruel B. O., Marques M., Brites R. M. (2010). Survival and growth of tree species under two direct seedling planting systems. *Restoration Ecology* 18, 414-417.
- Brunner I., Herzog C., Dawes M. A., Arend M., Sperisen C. (2015). How tree roots respond to drought. *Frontiers in Plant Science* 6.
- Buschmann C. (2007) Variability and application of the chlorophyll fluorescence emission ratio red/far-red of leaves. *Photosynthesis Research* 92, 261–271.
- Caruso A., Cheddor, F., Depierreux C., Delmotte F.M., Kahlem G., Morabito D. (2008). Physiological characterization and identification of genes 17 differentially expressed in response to drought induced by PEG 6000 in *Populus canadensis* leaves. *Journal of Plant Physiology* 165, 932-941.

- Castro-Izaguirre N., Chi X., Baruffol M., Tang Z., Ma K., Schmid B., Niklaus P. A. (2016). Tree diversity enhances stand carbon storage but not leaf area in a subtropical forest. *PloS one* 11, 0167771.
- Cepagri. Centro de Pesquisas Meteorológicas e Climáticas Aplicadas à Agricultura. (2016). Clima dos Municípios Paulistas.
- Corcuera L., Notivol E., (2015). Differences in photosynthetic activity might explain the large-scale shifts in pine recruitment in favour of oaks in continental Mediterranean climates. *Forestry* 88, 248–256.
- Cordon G., Lagorio M. G., Paruelo J. M. (2016). Chlorophyll fluorescence, photochemical reflective index and normalized difference vegetative index during plant senescence. *Journal of plant physiology* 199, 100-110.
- Correia A. C., Costa e Silva F., Correia A. V., Hussain M. Z., Rodrigues A. D., David J. S., Pereira J. S. (2014). Carbon sink strength of a Mediterranean cork oak understory: how do semi-deciduous and evergreen shrubs face summer drought? *Journal of Vegetation Science*, 25, 411-426.
- Chandler, K. R., Stevens, C. J., Binley, A., Keith, A. M. (2018). Influence of tree species and forest land use on soil hydraulic conductivity and implications for surface runoff generation. *Geoderma*, 310, 120-127.
- Cusack D., Montagnini F. (2004). The role of native species plantations in recovery of understory woody diversity in degraded pasturelands of Costa Rica. *Forest Ecology and Management* 188, 1–15.
- De Lima R. S. N., De Assis F. A. M. M., Martins A. O., De Deus B. C. D. S., Ferraz T. M., De Assis Gomes M. D. M., Campostrini E. (2015). Partial rootzone drying (PRD) and regulated deficit irrigation (RDI) effects on stomatal conductance, growth, photosynthetic capacity, and water-use efficiency of papaya. *Scientia Horticulturae* 183, 13-22.
- De Souza F. M., Batista J. L. F. (2004). Restoration of seasonal semideciduous forests in Brazil: influence of age and restoration design on forest structure. *Forest Ecology and Management* 191, 185-200.
- Demmig-Adams B. (2003). Linking the xanthophyll cycle with thermal energy dissipation. *Photosynthesis Research* 76, 73.

- Di Matteo G., Perini L., Atzori P., De Angelis P., Mei T., Bertini G., Mugnozza G. S. (2014). Changes in foliar carbon isotope composition and seasonal stomatal conductance reveal adaptive traits in Mediterranean coppices affected by drought. *Journal of forestry research* 25, 839-845.
- Ehleringer J.R., Sandquist D.R. (2006). Ecophysiological constraints on plant responses in a restoration setting. In: *Foundations of Restoration Ecology* (eds Falk D. A., Palmer M. J. B.) pp. 42–58. Island Press, New York.
- Engel V. L., Parrotta J. A., (2008). Definindo a restauração ecológica: tendências e perspectivas mundiais. In: *Restauração ecológica de ecossistemas naturais* (eds Kageyama, P. Y. *et al.*) Fundação de Estudos e Pesquisas Agrícolas e Florestais, Botucatu.
- Fisher, R.A., Corbet, A.S., Williams, C.B. (1943). The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *Journal of Animal Ecology* 1, 42-58
- Forzza R.C., Stehmann M., Nadruz F.L.R., Filardi A., Costa A.A., Carvalho Jr. A.L., Peixoto B.M.T., Walter C. *et al.* (2013). Lista de Espécies da Flora do Brasil. Electronic Database accessible at <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2012/>. Acessado 10 Maio 2013.
- Franco A. C., Rossatto D. R. Silva L. C. R., Ferreira C. S. (2014). Cerrado vegetation and global change: the role of functional types, resource availability and disturbance in regulating plant community responses to rising CO<sub>2</sub> levels and climate warming *Theoretical and Experimental Plant Physiology* 26, 19–38.
- Gadi V.K., Tang Y.R., Das A., Monga C., Garg A., Berretta C., Sahoo L. (2017) Spatial and temporal variation of hydraulic conductivity and vegetation growth in green infrastructures using infiltrometer and visual technique. *CATENA* 155, 20–29
- Galindo V., Calle Z., Chará J., Armbrrecht I. (2017). Facilitation by pioneer shrubs for the ecological restoration of riparian forests in the Central Andes of Colombia. *Restoration Ecology* 25, 731-737.
- Genty B., Briantais J. M., Baker N. R. (1989). The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta* 990, 87-92.



- Greer D. H. (2015). Photon flux density and temperature-dependent responses of photosynthesis and photosystem II performance of apple leaves grown in field conditions. *Functional plant biology* 42, 782-791.
- Greiser C., Meineri E., Luoto M., Ehrlén, J., Hylander K. (2018). Monthly microclimate models in a managed boreal forest landscape. *Agricultural and Forest Meteorology* 250, 147-158.
- Guzmán-Delgado P., Earles J. M., Zwieniecki M. A. (2018). Insight into the physiological role of water absorption via the leaf surface from a rehydration kinetics perspective. *Plant, cell & environment*.
- Hair J. F., Black W. C., Babin B. J., Anderson R. E., Tatham R. L. (2009). Análise multivariada de dados. Bookman Editora.
- Hammer O., Harper D.A.T. Ryan P.D. (2001). PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9p. [http://palaeo-electronica.org/2001\\_1/past/issue1\\_01.htm](http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm) (Acessado em março 2008).
- Harb A., Krishnan A., Ambavaram M. M. R., Pereira A. (2010). Molecular and physiological analysis of drought stress in *Arabidopsis* reveals early responses leading to acclimation in plant growth. *Plant Physiology* 154, 1254–1271.
- Hardwick S. R., Toumi R., Pfeifer M., Turner E. C., Nilus R., Ewers R. M. (2015). The relationship between leaf area index and microclimate in tropical forest and oil palm plantation: Forest disturbance drives changes in microclimate. *Agricultural and Forest Meteorology* 201, 187–195.
- Hazrati S., Tahmasebi-Sarvestani Z., Modarres-Sanavy S. A. M., Mokhtassi-Bidgoli A., Nicola S. (2016). Effects of water stress and light intensity on chlorophyll fluorescence parameters and pigments of *Aloe vera* L. *Plant Physiology and Biochemistry* 106, 141-148.
- Henschel R., Hommel R., Poschenrieder W., Grote R., Holst J., Biernath C., Priesack E. (2016). Stomatal conductance and intrinsic water use efficiency in the drought year 2003: a case study of European beech. *Trees* 30, 153-174.
- Hess M. C., Mesléard F., Buisson, E. (2019). Priority effects: Emerging principles for invasive plant species management. *Ecological Engineering* 127, 48-57.

- Hobbs R. J., Norton D. A. (2004). Ecological filters, thresholds, and gradients in resistance to ecosystem reassembly. In: *Assembly Rules and Restoration Ecology* (eds Temperton, V.M. *et al.*) pp. 72–95 Island Press, Washington.
- IBGE. (2012). *Manual técnico da vegetação brasileira*. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro.
- Jeffery S., Meinders M. B., Stoof C. R., Bezemer T. M., Van De Voorde T. F., Mommer L., Van Groenigen J. W. (2015). Biochar application does not improve the soil hydrological function of a sandy soil. *Geoderma*, 251, 47-54.
- Jones, H. G. (1992). *Plants and microclimate: A quantitative approach to environmental plant physiology*. Cambridge University Press.
- Junior L. R. N., Engel V. L., Parrotta J. A., Melo A. C. G. D., Ré D. S. (2014). Allometric equations for estimating tree biomass in restored mixed-species Atlantic Forest stands. *Biota Neotropica* 14, 1-9.
- Kalaji H. M., Schansker G., Brestic, M. Bussotti F., Calatayud A., Ferroni L., Losciale, P. (2017). Frequently asked questions about chlorophyll fluorescence, the sequel. *Photosynthesis Research*, 1, 13-66.
- Kanniah K. D., Beringer J., Hutley L. B. (2011). Environmental controls on the spatial variability of savanna productivity in the Northern Territory, Australia. *Agricultural and Forest Meteorology* 151, 1429–1439.
- Keenan T. F., Hollinger D. Y., Bohrer G., Dragoni D., Munger J. W., Schmid H. P., Richardson A. D. (2013). Increase in forest water-use efficiency as atmospheric carbon dioxide concentrations rise. *Nature* 499, 324-327.
- Kirkham M. B. (2016). *Elevated carbon dioxide: impacts on soil and plant water relations*. CRC Press.
- Kováč D., Veselovská P., Klem K., Večeřová K., Ač A., Peñuelas J., Urban O. (2018). Potential of Photochemical Reflectance Index for Indicating Photochemistry and Light Use Efficiency in Leaves of European Beech and Norway Spruce Trees. *Remote Sensing* 10, 1202.

- Kramer D.M., Johnson G., Kiirats O., Edwards G.E. (2004) New fluorescence parameters for the determination of QA redox state and excitation energy fluxes. *Photosynthesis Research* 79, 209–218
- Lal R. (2005). Forest soils and carbon sequestration. *Forest Ecology and Management* 220, 242-258.
- Lamb D., Erskine P. D., Parrotta J. A. (2005). Restoration of degraded tropical forest landscapes. *Science* 310, 1628-1632.
- Lin, C., Gentine, P., Huang, Y., Guan, K., Kimm, H., Zhou, S. (2018). Diel ecosystem conductance response to vapor pressure deficit is suboptimal and independent of soil moisture. *Agricultural and Forest Meteorology* 250–251, 24-34.
- Losciale P, Manfrini L, Morandi B, Pierpaoli E, Zibordi M, Stellaci AM, Salvati L, Grappadelli LC (2015) A multivariate approach for assessing leaf photo-assimilation performance using the IPL index. *Physiologia Plantarum* 154, 609–620
- Machado D. L., Pereira M. G., Correia M. E. F., Diniz A. R., dos Santos L. L., Menezes C. E. G. (2015). Ciclagem de nutrientes em diferentes estádios sucessionais da Mata Atlântica na bacia do rio Paraíba do Sul, RJ. *Bioscience Journal* 31, 4.
- Magurran A. E. (1988). Why diversity? In *Ecological diversity and its measurement* Springer, Dordrecht 1-5.
- Marques Filho A.O., Dallarosa R.G., Pachêco V.B. (2005). Radiação solar e distribuição vertical de área foliar em floresta – Reserva Biológica do Cuieiras – ZF2, Manaus. *Acta Amazonica* 35, 427–436.
- Maxwell K., Johnson G.N. (2000). Chlorophyll fluorescence – a practical guide. *Journal of Experimental Botany* 51, 659 – 668.
- Melo A. C. G., Durigan G. (2007). Evolução estrutural de reflorestamentos de restauração de matas ciliares no médio do vale do Paranapanema. *Scientia Forestalis* 73, 101-111.
- Meng Y., Ma N., Zhang Q., You Q., Li N., Ali Khan M., Gao J. (2014). Precise spatiotemporal modulation of ACC synthase by MPK6 cascade mediates the response of rose flowers to rehydration. *The Plant Journal* 79, 941-950.

- Murchie E. H., Lawson T. (2013). Chlorophyll fluorescence analysis: a guide to good practice and understanding some new applications. *Journal of experimental botany* 64, 3983-3998.
- Norby R. J., DeLucia E. H., Gielen B., Calfapietra C., Giardina C. P., King J. S., De Angelis P. (2005). Forest response to elevated CO<sub>2</sub> is conserved across a broad range of productivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102, 18052-18056.
- Oliveira R. E., Engel V. L. (2011). A restauração ecológica em destaque: Um retrato dos últimos vinte e oito anos de publicações na área. *Oecologia Australis* 15, 303–315
- Oliveira R. E., Engel VL (2017) Indicadores de monitoramento da restauração na Floresta Atlântica e atributos para ecossistemas restaurados. *Scientia Plena* 13:1-13.
- Ouyang L., Wang F., Tang J., Yu L., Zhang R. (2013). Effects of biochar amendment on soil aggregates and hydraulic properties. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition* 13, 991–1002.
- Pereira J. A. A., De Oliveira-Filho A. T., Eisenlohr P. V., Miranda P. L., De Lemos Filho J. P. (2014). Human Impacts Affect Tree Community Features of 20 Forest Fragments of a Vanishing Neotropical Hotspot. *Environmental management* 1-12.
- Pfannschmidt T., Yang C. (2012). The hidden function of photosynthesis: a sensing system for environmental conditions that regulates plant acclimation responses. *Protoplasma* 249, 125-136.
- Podadera D. S., Engel V. L., Parrotta J. A., Machado D. L., Sato L. M., Durigan G. (2015). Influence of removal of a non-native tree species *Mimosa caesalpiniiifolia* Benth. on the regenerating plant communities in a tropical semideciduous forest under restoration in Brazil. *Environmental management* 56, 1148-1158.
- Pontes D. M. F. (2018). Estoques de madeira, biomassa, carbono e avaliação econômica de diferentes sistemas de restauração ecológica para Reserva Legal. Dissertação (Mestrado em Ciência Florestal) - Faculdade de Ciências Agrônômicas, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Botucatu.
- Quesada C.A., Hodnett M. G., Breyer L.M., Santos A. J. B., Andrade S., Miranda H.S., Miranda A. C., Lloyd J. (2008). Seasonal variations in soil water in two woodland savannas of central Brazil with different fire history. *Tree Physiology* 28, 405–415.

- Rodrigues R. R., Lima R. A., Gandolfi S., Nave A. G. (2009). On the restoration of high diversity forests: 30 years of experience in the Brazilian Atlantic Forest. *Biological conservation* 142, 1242-1251.
- Ruban A. V. (2016). Nonphotochemical chlorophyll fluorescence quenching: mechanism and effectiveness in protecting plants from photodamage. *Plant physiology* 170, 1903-1916.
- Sentelhas P. C., Marin F. R., Pereira R., Angelocci L. R., Vila Nova N. A., Barbieri V. (1998). Análise de dados climáticos e do balanço hídrico climatológico de Piracicaba (1917-1997).
- Six J., Conant R. T., Paul E. A., Paustian K. (2002) Stabilization mechanisms of soil organic matter: Implications for C-saturation of soils. *Plant Soil* 241, 155-176.
- Skelton R.P., Brodribb T.J., McAdam S.A. Mitchell P.J. (2017) Gas exchange recovery following natural drought is rapid unless limited by loss of leaf hydraulic conductance: evidence from an evergreen woodland. *New Phytologist* 215, 1399-1412
- Tabarelli M., Aguiar A. V., Ribeiro M. C., Metzger J. P. (2012). A conversão da floresta atlântica em paisagens antrópicas: lições para a conservação da diversidade biológica das florestas tropicais. *Interciencia* 37, 88-92.
- Tahir S., Marschner P. (2017). Clay Addition to Sandy Soil—Influence of Clay Type and Size on Nutrient Availability in Sandy Soils Amended with Residues Differing in C/N ratio. *Pedosphere* 27, 293-305.
- Thornthwaite C.W., Mather J.R. (1955). The water balance. Publications in Climatology. Drexel Institute of Technology, New Jersey pp.104.
- Trugman A. T., Detto M., Bartlett M. K., Medvigy D., Anderegg W. R. L., Schwalm C., Pacala S. W. (2018). Tree carbon allocation explains forest drought-kill and recovery patterns. *Ecology letters* 21, 1552-1560.
- Xu X., Peng G., Wu C., Korpelainen H., Li C. (2008). Drought inhibits photosynthetic capacity more in females than in males of *Populus cathayana*. *Tree Physiology* 28, 1751–1759.

Yang Y., Donohue R. J., McVicar T. R., Roderick M. L., Beck H. E. (2016). Long-term CO<sub>2</sub> fertilization increases vegetation productivity and has little effect on hydrological partitioning in tropical rainforests. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences* 121, 2125-2140.

## **Regulação do status hídrico em sistemas de restauração ecológica depende da diversidade funcional**

Angelo A. S. Bertholdi<sup>1</sup>, Vera L. Engel<sup>2</sup> e Luiz Fernando R. Almeida<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” (UNESP) Departamento de Botânica / Instituto de Biociências - Rubião Junior - 18618970 - Botucatu, SP – Brasil.

<sup>2</sup>Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” / Departamento de Ciência Florestal / Faculdade de Ciências Agrônomicas de Botucatu. Rua José Barbosa de Barros, 1780 - 18610-307 - Botucatu, SP, Brasil.

### **Resumo**

A restauração ecológica possibilita o restabelecimento da estrutura e funcionamento de ecossistemas degradados. A utilização de sistemas de restauração que priorizam alta diversidade taxonômica e funcional garante a performance e estabilidade de ecossistemas restaurados. Plantios compostos por grupos de espécies de crescimento rápido e lento possibilitam rápida estratificação vertical do dossel, maior sombreamento e menor variação do microclima no interior dos sistemas de restauração. Entretanto, não se conhece a contribuição destes diferentes grupos no consumo de água durante a seca e seu papel no funcionamento do ecossistema. Nosso objetivo foi avaliar se a capacidade de perda e recarga hídrica de espécies de diferentes grupos de crescimento difere entre sistemas com estrutura e diversidade de espécies contrastantes. Avaliamos, durante um ano, variáveis relacionadas à disponibilidade de água no solo e ambiente, relações hídricas e acúmulo de carbono nas folhas em 6 espécies divididas em crescimento rápido e lento, comuns a três sistemas de restauração: plantio de alta diversidade, sistema agroflorestal e consórcio madeira e lenha, implantados em dois tipos de solo: Nitossolo Vermelho (Área 1 – solo argiloso) e Argissolo Vermelho Amarelo (Área 2 – solo arenoso). Os principais resultados indicaram melhor controle do status hídrico nas espécies de crescimento rápido, principalmente no sistema agroflorestal e consórcio madeira e lenha. A área também influenciou nos resultados, sendo que no solo mais fértil e com maior capacidade de retenção hídrica (Área 1) as diferenças entre sistemas e grupos foram menores. A contribuição das espécies de crescimento rápido foi significativa no sucesso de estabelecimento e desenvolvimento do sistema agroflorestal e consórcio madeira e lenha. Além disso, os sistemas menos diversos e complexos apresentaram os maiores valores de diversidade funcional. A diversidade de características funcionais pareceu ser mais importante para determinar a eficiência fisiológica das espécies nos sistemas, e não a diversidade taxonômica.

**Palavras chave:** Diversidade funcional, status hídrico, grupos funcionais, restauração florestal, mata atlântica, floresta estacional semidecidual.

## **The water status regulation in ecological restoration systems depends on functional diversity**

### **Abstract**

The ecological restoration allows the restoration of the degraded ecosystems structure and functioning. The use of restoration systems that prioritize high taxonomic and functional diversity guarantees the restored ecosystems performance and stability. Planting composed by fast and slow growing species groups of allows rapid canopy vertical stratification, greater shading and less microclimate variation within the restoration systems. However, the contribution of these different groups to water consumption during drought and its role in ecosystem functioning is unknown. Our aim was to evaluate if water loss and rehydration capacity of different growth group differs between systems with structure and species diversity contrasting. Variables related to soil and environment water availability, water relations and carbon accumulation in leaves were evaluated for a year in 6 species divided into fast and slow growth, common to three restoration systems: high diversity planting, agroforestry system and mixed plantation using commercial timber and firewood tree species. These systems are implanted in two soil types: fertile loamy Ultisol (Site 1) and sandy Alfisol soil (Site 2). The main results indicated better water status control in fast growing species, especially in the agroforestry system and mixed plantation. The site also influenced the results, in the soil more fertile and with greater capacity of water retention (Site 1) the differences between systems and groups were smaller. The fast-growing species contribution was significant in the successful establishment and development of the agroforestry system and mixed plantation. In addition, less diverse and complex systems presented the highest values of functional diversity. The functional diversity characteristics are more important in determining the species physiological efficiency in the systems, rather than taxonomic diversity.

**Key words:** Functional diversity, water status, functional groups, forest restoration, Atlantic forest, semideciduous seasonal forest.



## 1. Introdução

A restauração ecológica tem como objetivo restabelecer a estrutura e funcionamento de ecossistemas degradados. Por isso, sistemas de restauração tem sido propostos levando em conta não só a alta diversidade taxonômica, mas também funcional (Chazdon e Guariguata 2016; Podadera *et al.* 2015; Corbin *et al.* 2016). A diversidade taxonômica proporciona maior variedade de espécies, mas não garante necessariamente alta diversidade funcional dos sistemas. A diversidade funcional considera características ecológicas, fisiológicas e morfológicas das espécies. Dessa forma, sistemas funcionalmente diversos garantem a performance e estabilidade de ecossistemas. (Petchey e Gaston 2006). Alguns sistemas de restauração têm priorizado a introdução de espécies com diversas características funcionais. Porém, ainda há dúvidas sobre qual tipo de característica funcional proporciona maior contribuição no estabelecimento e desenvolvimento dos sistemas de restauração, sejam elas de performance (que afetam a sobrevivência e o estabelecimento das espécies) ou de efeito (ligadas ao seu papel no funcionamento do ecossistema) (Hooper *et al.* 2015).

Dentre as características funcionais, a síndrome de dispersão permite a chegada de propágulos, abastecimento do banco de sementes do solo e regeneração natural nos sistemas de restauração (Chazdon e Guariguata 2016). No entanto, tal característica não garante o estabelecimento e desenvolvimento dos sistemas durante as fases iniciais de sucessão ecológica. A escolha correta de características funcionais que permitam a superação de filtros ecológicos, como tipo de solo e disponibilidade hídrica, nas fases iniciais de sucessão ecológica é essencial para o sucesso do estabelecimento e desenvolvimento dos sistemas de restauração. O tipo de solo (Eviner e Hawkes 2008) e disponibilidade hídrica (Kanniah *et al.* 2011) são exemplos de filtros ecológicos a serem superados na fase inicial de estabelecimento dos sistemas. Por isso, é essencial priorizar espécies com características funcionais que garantam rápida formação de dossel, favorecendo o desenvolvimento de outras espécies. A utilização de espécies com características funcionais contrastantes quanto ao ritmo de crescimento (rápido e lento) garantem a rápida estratificação vertical, maior sombreamento e menor variação do microclima no interior dos sistemas de restauração (Dalling e Hubbell 2002; Cusack e Montagnini 2004).

O estudo do desempenho fisiológico das plantas possibilita compreender o papel funcional das espécies nos sistemas de restauração. Espécies que apresentam ajustes eficientes no controle de perda de água e eficiente reidratação possibilitam a conservação de recursos, como a água e os nutrientes, favorecendo a sucessão natural nos sistemas de restauração. A escolha de espécies mais eficientes quanto ao status hídrico e acúmulo de carbono resultará em

sistemas com maior desempenho fotossintético, e conseqüentemente maior sucesso no estabelecimento, independentemente da alta diversidade taxonômica. A capacidade de perda de água e reidratação nos tecidos das espécies de crescimento rápido é caracterizado pelo eficiente ajuste da condutância estomática, qualquer variação no potencial hídrico ou teor de água das folhas durante a seca resulta em fechamento estomático e redução perda de água pela transpiração (Kunert *et al.* 2015; Amazonas *et al.* 2018). Dessa forma, plantas de crescimento rápido submetidas a seca apresentam maior eficiência do uso da água proporcionando maior acúmulo de carbono e produção de biomassa na parte aérea (Mendes *et al.* 2017). As espécies de crescimento lento também apresentam ajustes da condutância estomática e potencial água da folha sob déficit hídrico, porém, a percepção do estímulo e conseqüente resposta é mais lenta que as espécies de crescimento rápido (Sampaio Filho *et al.* 2018). Além disso, espécies de crescimento lento submetidas a seca reduzem a eficiência do uso da água e suprime a produção de biomassa na parte aérea (Hommel *et al.* 2014; Bertholdi *et al.* 2018)

Entretanto, a escolha de espécies de crescimento rápido e/ou lento por si só não é suficiente para garantir o sucesso de estabelecimento dos sistemas de restauração. Avaliar a contribuição destas espécies no funcionamento do ecossistema possibilita identificar qual delas apresenta maior acúmulo de carbono na parte aérea (Kunstler *et al.* 2016) ou maior consumo de água durante a seca (Inoue *et al.* 2017). Dessa forma, o nosso objetivo foi avaliar se a capacidade de perda de água e reidratação das espécies de crescimento rápido e lento favorece o estabelecimento e desenvolvimento de sistemas de restauração com estrutura e diversidade de espécies contratantes. A partir da nossa hipótese a maior diversidade de características funcionais facilita o estabelecimento e desenvolvimento de sistemas de restauração, mesmo com menor riqueza de espécies e complexidade. A predição é de que a maior abundância de espécies eficientes quanto às respostas na perda de água e reidratação permite que sistemas de restauração menos diversos e complexos apresentem ajustes fisiológicos mais eficientes durante as variações hídricas anuais.

## **2. Material e Métodos**

### *2.1. Área de estudo*

A área de estudo está localizada na região centro-sul do estado de São Paulo, no município de Botucatu (22°52'32"S e 48°26'46"W). O clima é classificado como Cfa (Alvares *et al.* 2013), subtropical úmido e quente, de acordo com a classificação de Köppen. A precipitação média anual é de 1.500 mm, distribuída principalmente entre os meses de outubro a março e temperatura média anual de 19,4°C, variando de 21,9°C (janeiro) a 16,3°C (julho)

(Cepagri 2016). A vegetação natural da área experimental é classificada como floresta estacional semidecidual, pertencente ao bioma Mata Atlântica (IBGE 2012).

## 2.2. *Desenho experimental*

Realizamos o experimento em duas áreas com fertilidade do solo e contexto de paisagem contrastantes. A área 1 localiza-se a aproximadamente 700m de altitude, em uma mancha de solo tipo Nitossolo Vermelho, de alta fertilidade e textura argilosa. A área situa-se próxima a fragmentos de mata ciliar em estágio sucessional secundário intermediário. A área 2 localiza-se a 547m de altitude em uma mancha de Argissolo Vermelho-Amarelo álico, textura areia franca e fertilidade baixa. A área é próxima (100m) a um remanescente de mata de estágio sucessional avançado. As características químicas do solo das áreas 1 e 2 indicaram maior pH, matéria orgânica (M.O.), fósforo resina ( $P_{resina}$ ), H+Al, potássio (K), cálcio (Ca), magnésio (Mg) e saturação de base (V) na área 1 em relação a área 2 (Nogueira *et al.* 2011).

Em cada área, foi implantado, entre janeiro e fevereiro de 1998, um experimento em blocos casualizados, com cinco tratamentos (sistemas de plantio, dos quais analisamos três, descritos a seguir) e três repetições, com parcelas de 50 x 50m. Em cada parcela, desconsideramos uma borda de 10m para evitar a influência de um sistema no outro, ficando uma área útil de 900 m<sup>2</sup>/parcela x 3 blocos x 2 áreas.

### 2.2.1. *Sistema agroflorestal (SAF)*

O SAF inclui o plantio de árvores em linhas triplas intercaladas (espaçamento 1,5 x 2m) em faixas de 5m, onde espécies de culturas anuais foram cultivadas até o fechamento do dossel. Dentro das linhas triplas, as duas linhas externas são formadas por 10 espécies de leguminosas de uso múltiplo e/ou espécies de rápido crescimento. Na linha central foram plantadas 11 espécies de valor comercial para madeira, espécies com crescimento mais lento. Após o fechamento do dossel, em 2005-2006, foram introduzidas algumas espécies arbóreas frutíferas e medicinais nativas nas áreas 1 e 2 respectivamente, nos espaços antes destinados às culturas anuais.

### 2.2.2. *Consórcio madeira e lenha (CONS)*

O CONS é semelhante ao SAF, porém, sem as faixas de cultura agrícola. Nesse sistema foram plantadas 10 espécies de crescimento rápido, para lenha, em linhas alternadas com 15 espécies de crescimento lento para produção de madeira.

### 2.2.3. *Plantio de alta diversidade (PAD)*

O PAD consiste no método convencional de restauração florestal por meio do plantio de mudas em alta diversidade, utilizando 41 espécies características de remanescentes da floresta estacional semidecidual da região por cada parcela de ¼ de ha. Estas árvores estão incluídas em diferentes grupos ecológico-silviculturais e foram plantadas objetivando alta diversidade taxonômica e funcional.

### 2.3. *Coleta de dados*

Durante um ano, avaliamos variáveis relacionadas a relações hídricas, disponibilidade hídrica anual no solo e ambiente, densidade do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos e carbono total das folhas em duas épocas do ano: época úmida, representada pelos meses Janeiro e Fevereiro (excedente de água de 184.6 mm na área 1 e 122.6 mm na área 2) e época seca, representada pelos meses Julho e Agosto (deficiência hídrica foi de 7.7 mm na área 1 e 36.8 na área 1 e retirada de água foi de 42.9 na área 1 e 13.8 na área 2). Realizamos as análises em 6 espécies comuns aos três sistemas e às duas áreas, após 20 anos da implantação, sendo três classificadas como de crescimento rápido: *Pterogyne nitens* Tul. (Altura  $13.9 \pm 4.02$  e DAP  $21.4 \pm 6.46$ ), *Inga striata* Benth (Altura  $16.4 \pm 0.61$  e DAP  $50.0 \pm 14.50$ ) e *Anadenanthera peregrina* (Vell.) var. *cebil*. (Altura  $21.0 \pm 7.41$  e DAP  $25.5 \pm 6.42$ ); e três como crescimento lento: *Zeyheria tuberculosa* (Vell.) Bur. (Altura  $9.9 \pm 2.54$  e DAP  $14.5 \pm 2.98$ ), *Copaifera langsdorfii* Desf. (Altura  $9.7 \pm 1.64$  e DAP  $11.1 \pm 2.71$ ), *Hymenaea courbaril* L. (Altura  $12.3 \pm 1.88$  e DAP  $12.3 \pm 1.48$ ). As análises ocorreram em três indivíduos por espécie por parcela e a média dos valores dos indivíduos representa o valor total dos tipos de crescimento (rápido e lento) em cada parcela. Desta forma, o  $n$  amostral de cada grupo de crescimento será representado pelo número de parcelas de cada sistema ( $n=3$ ).

### 2.4. *Disponibilidade hídrica no solo e ambiente*

Durante as épocas úmida e seca avaliamos em cada sistema de restauração florestal as variáveis de disponibilidade hídrica no solo e ambiente como: potencial água do solo ( $\Psi_{\text{solo}}$ , MPa), temperatura e umidade do ambiente, pluviosidade e déficit de pressão de vapor do ambiente. Avaliamos o potencial água do solo ( $\Psi_{\text{solo}}$ ) a partir da coleta de cinco amostras por parcela (0-15cm de profundidade), as quais foram homogeneizadas. Posteriormente, utilizamos o analisador de potencial de água com controlador de temperatura (WP4-T Decagon devices, EUA) para a obtenção dos dados de  $\Psi_{\text{solo}}$ .

Os dados meteorológicos foram obtidos pela Estação Meteorológica (Campbell Scientific Inc. modelo CR23X) da Fazenda Lageado – FCA/UNESP e possibilitaram o mapeamento da sazonalidade da precipitação e temperatura do ar na região, durante o período de estudo. Calculamos o extrato do balanço hídrico anual do solo pelo método de Thornthwaite e Mather (1955), assumindo-se a capacidade de água disponível igual a 300 mm no Nitossolo Vermelho e 150 mm no Argissolo Vermelho Amarelo (Sentelhas *et al.* 1998). Utilizamos pluviômetros com precisão de 1 mm para verificar as diferenças de precipitação interna em cada sistema de plantio. Instalamos um pluviômetro por parcela e um no ambiente externo para avaliação da precipitação efetiva. Todos os pluviômetros foram avaliados sempre ao término de um período chuvoso (dias). Obtivemos os dados de déficit de pressão de vapor do ambiente (DPV, kPa) em cada parcela, a partir da umidade relativa (U.R., %) e temperatura média (T, °C) utilizando o porômetro (Decagon Devices Inc., Pullman, WA, USA). Calculamos os dados de DPV segundo Jones (1992).

#### *2.5. Densidade do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos e índice de área foliar*

A densidade do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFFA,  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) e o índice de área foliar (IAF) foi estimada com interceptômetro (ACCUPAR model LP-80) em cinco pontos no interior das parcelas e dois pontos no exterior das parcelas (pontos de referência). As medidas de DFFFA ocorreram entre 11h 30 min e 12h 30min, nas duas épocas, em dias sem nuvens.

#### *2.6. Diversidade, abundância, riqueza de espécies e índice de diversidade funcional*

Avaliamos a densidade de indivíduos ( $\text{indivíduos.parcela}^{-1}$ ), riqueza ( $n^{\circ}\text{espécie.parcela}^{-1}$ ) e índice de diversidade de espécies subdividindo as parcelas de 900m<sup>2</sup> em 4 subparcelas de 225 m<sup>2</sup>, sendo inventariadas duas subparcelas por cada um dos três sistemas em cada bloco (total de 6 subparcelas avaliadas por sistema). Avaliamos todos os indivíduos com diâmetro a 1.30 m do solo e DAP maior ou igual 5 cm (dados obtidos em Pontes 2018). Realizamos a identificação dos indivíduos em campo com coletas de material botânico e auxílio de literatura especializada (Forzza *et al.* 2013). Estimamos a densidade de indivíduos, riqueza e índice de diversidade usando o PAST (Hammer *et al.* 2001). Calculamos o índice de diversidade Alfa de Fisher (Fisher *et al.* 1943), pois este índice é menos sensível às diferenças de tamanho das amostras e não superestima espécies raras, como o índice de Shannon (Magurran 1988).

A partir da lista de indivíduos inventariados classificamos as espécies considerando as seguintes características funcionais: deciduidade, formato da copa, fixação de nitrogênio, tipo

de crescimento e densidade da madeira e exigência de luminosidade (Apêndices 3, 4 e 5). Calculamos o índice de diversidade funcional a partir da abundância relativa dos indivíduos e suas respectivas características funcionais em seguida aplicamos o índice de Shannon.

### 2.7. Relações hídricas e carbono total

Avaliamos as relações hídricas a partir das seguintes variáveis: condutância estomática, potencial água da folha, conteúdo relativo de água, taxa de transpiração e eficiência do uso da água. A avaliação das variáveis de relações hídricas e carbono total ocorreu entre 9:00h e 11:00h da manhã em dias ensolarados em uma folha (totalmente expandida e exposta) por indivíduo de cada espécie (três indivíduos por espécie), na porção média das copas. A média dos valores de todos os indivíduos representaram o valor total das espécies de crescimento rápido e lento em cada parcela. Dessa forma o  $n$  amostral para cada tipo de crescimento é representado pelo número de parcelas de cada sistema ( $n=3$ ) em cada área. As avaliações de relações hídricas e carbono total ocorreram nas épocas úmida e seca.

Avaliamos as variáveis de condutância estomática ( $g_s$ ,  $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) (Apêndice 6), taxa de transpiração ( $E$ ,  $\text{mmol. m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) e eficiência do uso da água (EUA,  $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$ ) com analisador de  $\text{CO}_2$  e vapor d'água por radiação infra-vermelha (“*Infra Red Gas Analyser – IRGA*” modelo LI-6400, LI-COR). Determinamos a eficiência do uso da água pela relação entre taxa de assimilação de  $\text{CO}_2$  e taxa de transpiração (Correia *et al.* 2014).

Avaliamos o potencial água da folha ( $\Psi_{\text{folha}}$ , MPa), as 05:00h (*predawn*), utilizando o analisador de potencial de água com controlador de temperatura (WP4-T Decagon devices, EUA). Coletamos folhas completamente expandidas para determinar o conteúdo relativo de água da folha (CRA, %). Cortamos o limbo das folhas em forma de retângulo (2 x 3 cm) e pesamos imediatamente para obtenção do peso fresco (PF). Colocamos as folhas imersas em água deionizada e acondicionados por 24 horas a 5°C para a obtenção do peso turgido (PT). Posteriormente, secamos as amostras em estufa com circulação de ar forçada à 60°C (até peso constante) para obtenção de peso seco (PS). Determinamos o CRA de acordo com Habermann *et al.* (2011).

$$\text{RWC (\%)} = (\text{PF} - \text{PS}) / (\text{PT} - \text{PS}) \times 100$$

As análises de carbono total (%C) ocorreram após a coleta das folhas. Congelamos as amostras em nitrogênio líquido (-196°C) para interromper os processos biológicos. Secamos as amostras em estufa com circulação de ar forçada à 65°C por 72 horas. Moemos as amostras com o moinho criogênico à base de nitrogênio líquido (Spex - Modelo 6700). Posteriormente,

separamos alíquotas de 60µg e as acondicionamos em cápsulas de estanho (6 mm de altura e 4 mm de diâmetro). Em seguida introduzimos as amostras no analisador elemental (EA 1108 – CHN – Fisons Instruments, Rodano, Itália) acoplado ao espectrômetro de massa de razões isotópicas (Delta S – Finnigan MAT, Bremen, Alemanha). As análises ocorreram no laboratório do Centro de Isótopos Estáveis Ambientais (IBB – Botucatu).

A partir dos resultados das interações das variáveis de relações hídricas e carbono total das folhas entre épocas e crescimento (Apêndices 7, 8 e 9) calculamos o índice de variação normalizado (IVN). O IVN é um índice padronizado de plasticidade fenotípica no qual permite observar (a partir de valores positivos ou negativos) o efeito real do tratamento nos parâmetros analisados em relação ao tratamento controle. O cálculo foi obtido a partir da seguinte equação proposta por Tattini *et al.* (2006).

$$\text{IVN} = (\text{X tratamento} - \text{X controle}) / (\text{X tratamento} + \text{X controle})$$

Os valores de X tratamento foram representados pelos dados obtidos durante a época seca e o X controle foram representados pelos dados obtidos durante a época úmida. Consideramos a época úmida como controle, pois as variáveis de relações hídricas e carbono total da folha não diferiram entre as espécies de crescimento rápido e lento durante a esta época (resultados observamos a partir da análise ANOVA two-way).

## 2.8. Análise estatísticas

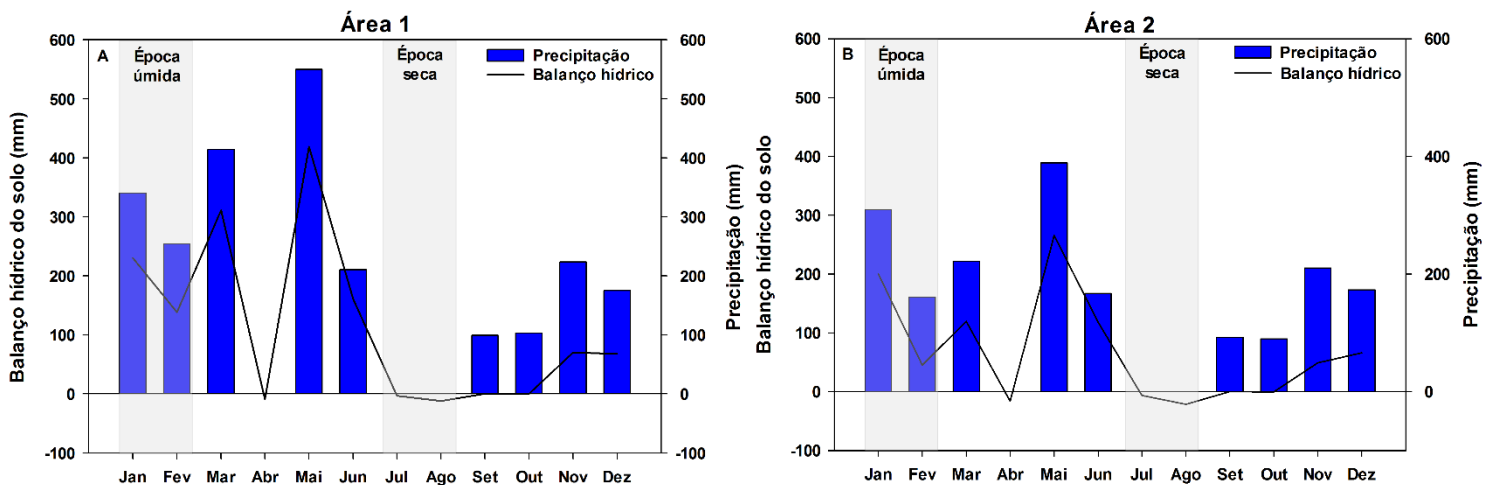
O experimento é composto por duas variáveis independentes que são representadas pelas épocas do ano (úmida e seca) e os grupos de crescimento das espécies (rápido e lento). Aplicamos a análise de variância (ANOVA) Two - way nos dois tipos de crescimento em cada época do ano nas seguintes variáveis:  $g_s$ ,  $\Psi_{\text{folha}}$ , CRA, E, EUA %C. Desta forma, foi possível observar a interação entre os tipos de crescimento e épocas do ano em cada sistema de restauração e área experimental. Porém, na análise de variância (ANOVA) Two - way das variáveis DFFFA, U.R., T°C, DPV e  $\Psi_{\text{solo}}$  consideramos a interação entre sistemas e épocas. Assim, quando houve interação significativa, foi possível caracterizar a incidência luminosa e disponibilidade hídrica no ambiente e solo nos três sistemas durante as épocas úmida e seca. Para os valores de riqueza, densidade, diversidade de espécies e IDF utilizamos a análises de variância (ANOVA) Two – way entre os sistemas e áreas. As análises de variância entre sistemas e áreas possibilitaram a avaliação mais apurada da influência dos sistemas e áreas na riqueza, densidade, diversidade de espécies e IDF. Após as análises de variância (ANOVA)

Two - way comparamos as médias com o teste Fisher LSD a 5% de significância. Utilizamos o teste de correlação de Spearman na correlação entre a diversidade de espécies e IDF. O IVN permitiu observar o efeito da época úmida nas variáveis analisadas em relação à época seca em cada sistema de restauração florestal e área experimental. Utilizamos o programa Sigma-Plot 12 (Inc. Chicago, EUA, 2011) para realização dos testes estatísticos e gráficos.

### 3. Resultados

#### 3.1. Disponibilidade hídrica no solo e ambiente e microclima

A precipitação anual acumulada foi diferente entre a área 1 (Nitossolo Vermelho) (Fig. 1A) 2042 mm e a área 2 (Argissolo Vermelho Amarelo) 1689 mm (Fig. 1B). O excedente anual acumulado foi de 1398 mm (Área 1) e 863 mm (Área 2), a retirada e reposição hídrica anual foram semelhantes nas duas áreas. Porém, a deficiência de água do solo foi menor na Área 1 em relação a Área 2 (24.2 mm, Área 1 e 44.3 mm, Área 2). O pico de deficiência hídrica foi representado pela época seca nas duas áreas, com duração de 85 dias sem chuva. A época úmida apresentou excedente de água de 184.6 mm (Área 1) e 122.6 mm (Área 2). Porém, na época seca houve deficiência hídrica de 7.7 mm (Área 1) e 36.8 mm (Área 2) e retirada de água foi de 42.9 mm (Área 1) e 13.8 mm (Área 2).



**Figura 1.** Balanço hídrico pelo método de Thornthwaite-Matter e precipitação nas duas áreas experimentais, durante o ano de 2018 (Área 1- Nitossolo Vermelho, CAD= 300 mm e Área 2 - Argissolo Vermelho Amarelo, CAD= 150 mm).

A deficiência de água do solo na época seca influenciou no  $\Psi_{\text{solo}}$  dos três sistemas nas duas áreas. O SAF, PAD e CONS da área 1 apresentaram os menores valores de  $\Psi_{\text{solo}}$  na época seca em relação a época úmida. Os sistemas da área 2 também apresentaram menores valores de  $\Psi_{\text{solo}}$  na época seca em relação a época úmida (Tabela 1). Os resultados de  $\Psi_{\text{solo}}$  desta-



caram a época seca como período de menor disponibilidade de energia livre da água para as plantas dos três sistemas.

A densidade do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFFA) no interior dos três sistemas das duas áreas foi maior durante a época seca em relação a época úmida. Durante a seca o CONS apresentou o maior DFFFA em relação ao SAF e PAD. Na área 2, o CONS e SAF se destacaram na época seca pois apresentaram maiores valores em relação ao PAD (Tabela 1). O índice de área foliar (IAF) dos três sistemas nas duas áreas apresentou maiores valores durante a época úmida em relação a seca. Somente na época seca observamos variações de IAF entre os sistemas. O PAD na área 1 apresentou o maior IAF em relação ao SAF e CONS. Na área 2 o PAD também apresentou maior IAF em relação ao SAF e CONS durante a seca (Tabela 1).

A época seca também repercutiu nos valores de temperatura (T) e umidade relativa (U.R.) dos três sistemas das duas áreas. O SAF, PAD e CONS da área 1 apresentaram baixas temperaturas e umidade relativa na época seca em relação a época úmida. Além disso, independente das épocas o CONS apresentou maiores temperaturas em relação ao SAF e PAD. Na área 2 a T e U.R. do SAF, PAD e CONS também foram menores na época seca em relação a época úmida. Os valores de U.R. do CONS e PAD forma maiores que o SAF independente das épocas do ano. Além disso, o DPV foi menor na época seca em relação a época úmida (Tabela 1).

**Tabela 1** Análise de variância das médias ( $n=3$ ) das épocas (úmida e seca) e sistemas SAF (sistema agroflorestal), PAD (plantio de alta diversidade) e CONS (consórcio madeira e lenha) do potencial água do solo ( $\Psi_{\text{solo}}$ ), densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFFA), temperatura (T), umidade relativa (U.R.) e déficit de pressão e vapor (DPV) na área 1 (Nitossolo Vermelho) e área 2 (Argissolo Vermelho Amarelo).

		$\Psi_{\text{solo}}$ (MPa)		DFFFA ( $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )		IAF		T ( $^{\circ}\text{C}$ )		U.R. (%)		DPV (kPa)		
		Área 1	Área 2	Área 1	Área 2	Área 1	Área 2	Área 1	Área 2	Área 1	Área 2	Área 1	Área 2	
<b>Épocas</b>	Úmida	-0.11 $\pm$ 0.09 A	-0.23 $\pm$ 0.08 A	34.37 $\pm$ 4.41	23.68 $\pm$ 3.76	8.27 $\pm$ 0.12	6.51 $\pm$ 0.09	25.13 $\pm$ 0.18 A	26.76 $\pm$ 0.31 A	79.61 $\pm$ 0.40 A	71.82 $\pm$ 0.62 A	0.66 $\pm$ 0.02	1.03 $\pm$ 0.05 B	
	Seca	-0.37 $\pm$ 0.08 B	-0.94 $\pm$ 0.09 B	141.52 $\pm$ 4.42	261.84 $\pm$ 3.77	4.47 $\pm$ 0.13	2.67 $\pm$ 0.08	18.92 $\pm$ 0.21 B	24.53 $\pm$ 0.33 B	71.82 $\pm$ 0.45 B	61.02 $\pm$ 0.67 B	0.65 $\pm$ 0.01	1.34 $\pm$ 0.04 A	
<b>Sistemas</b>	SAF	-0.16 $\pm$ 0.11	-0.55 $\pm$ 0.10	84.56 $\pm$ 5.40	150.66 $\pm$ 4.61	6.42 $\pm$ 0.15	4.94 $\pm$ 0.11	21.71 $\pm$ 0.22 b	25.19 $\pm$ 0.39	75.83 $\pm$ 0.52	64.37 $\pm$ 0.73 b	0.64 $\pm$ 0.02	1.27 $\pm$ 0.06	
	PAD	-0.17 $\pm$ 0.10	-0.63 $\pm$ 0.11	78.98 $\pm$ 5.42	127.41 $\pm$ 4.62	8.04 $\pm$ 0.16	5.36 $\pm$ 0.12	21.81 $\pm$ 0.26 b	25.77 $\pm$ 0.40	75.18 $\pm$ 0.53	67.85 $\pm$ 0.87 a	0.65 $\pm$ 0.01	1.11 $\pm$ 0.05	
	CONS	-0.21 $\pm$ 0.10	-0.57 $\pm$ 0.10	100.3 $\pm$ 5.44	150.20 $\pm$ 4.61	4.66 $\pm$ 0.15	3.45 $\pm$ 0.11	22.55 $\pm$ 0.23 a	25.99 $\pm$ 0.38	76.13 $\pm$ 0.50	67.03 $\pm$ 0.77 a	0.67 $\pm$ 0.02	1.18 $\pm$ 0.06	
<b>Épocas x Sist.</b>	<b>Úmida</b>	SAF	-0.08 $\pm$ 0.15	-0.14 $\pm$ 0.10	44.99 $\pm$ 7.64 Ba	18.77 $\pm$ 6.52 Bab	8.47 $\pm$ 0.22 Ab	7.31 $\pm$ 0.16 Aa	24.38 $\pm$ 0.31	26.28 $\pm$ 0.58	79.39 $\pm$ 0.74	70.33 $\pm$ 0.99	0.65 $\pm$ 0.03	1.14 $\pm$ 0.08
		PAD	-0.07 $\pm$ 0.16	-0.16 $\pm$ 0.11	28.70 $\pm$ 7.65 Ba	14.47 $\pm$ 6.53 Bb	9.57 $\pm$ 0.23 Aa	6.92 $\pm$ 0.16 Aa	25.15 $\pm$ 0.34	26.64 $\pm$ 0.49	79.06 $\pm$ 0.66	74.22 $\pm$ 1.17	0.67 $\pm$ 0.02	0.89 $\pm$ 0.07
		CONS	-0.18 $\pm$ 0.15	-0.18 $\pm$ 0.10	29.43 $\pm$ 7.66 Ba	37.80 $\pm$ 6.53 Ba	6.77 $\pm$ 0.23 Ac	5.29 $\pm$ 0.17 Ab	25.87 $\pm$ 0.32	27.35 $\pm$ 0.52	80.38 $\pm$ 0.68	70.90 $\pm$ 1.05	0.67 $\pm$ 0.03	1.06 $\pm$ 0.08
	<b>Seca</b>	SAF	-0.25 $\pm$ 0.17	-0.96 $\pm$ 0.14	124.13 $\pm$ 7.65 Ab	282.56 $\pm$ 6.53 Aa	4.37 $\pm$ 0.22 Bb	2.57 $\pm$ 0.16 Bb	19.04 $\pm$ 0.34	24.10 $\pm$ 0.52	72.28 $\pm$ 0.72	58.41 $\pm$ 1.06	0.64 $\pm$ 0.03	1.40 $\pm$ 0.08
		PAD	-0.26 $\pm$ 0.15	-0.90 $\pm$ 0.15	129.26 $\pm$ 7.66 Ab	240.36 $\pm$ 6.54 Ab	6.51 $\pm$ 0.23 Ba	3.81 $\pm$ 0.17 Ba	18.47 $\pm$ 0.39	24.90 $\pm$ 0.63	71.29 $\pm$ 0.83	61.49 $\pm$ 1.27	0.63 $\pm$ 0.04	1.34 $\pm$ 0.07
		CONS	-0.61 $\pm$ 0.16	-0.96 $\pm$ 0.15	171.17 $\pm$ 7.67 Aa	262.6 $\pm$ 6.53 Aa	2.55 $\pm$ 0.23 Bc	1.62 $\pm$ 0.16 Bc	19.24 $\pm$ 0.35	24.62 $\pm$ 0.56	71.88 $\pm$ 0.75	63.15 $\pm$ 1.13	0.66 $\pm$ 0.03	1.30 $\pm$ 0.08
<b>Significância</b>	Épocas	P < 0.05	P < 0.001	P < 0.05	P < 0.001	P < 0.001	P < 0.001	P < 0.05	P < 0.001	P < 0.001	P < 0.01	N.S.	P < 0.001	
	Sistemas	N.S.	N.S.	P < 0.001	P < 0.01	P < 0.001	P < 0.001	P < 0.001	N.S.	N.S.	P < 0.001	N.S.	N.S.	
	Épocas x Sist.	N.S.	N.S.	P < 0.01	P < 0.05	P < 0.05	P < 0.001	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	

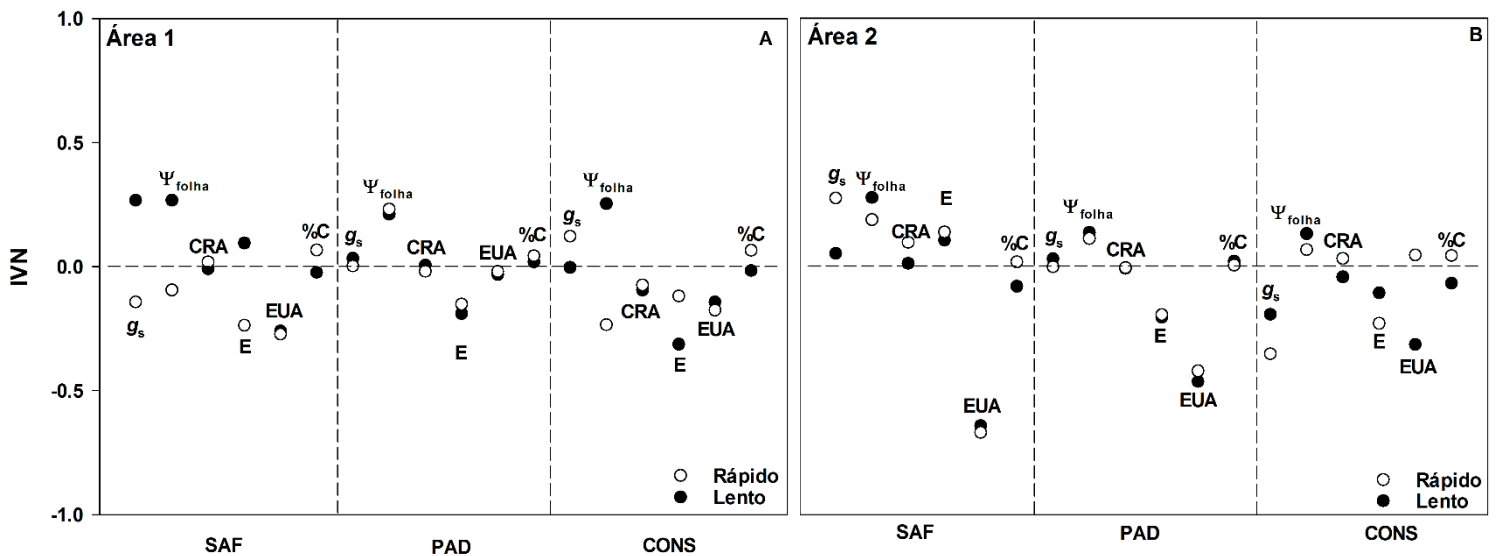
Os dados foram submetidos a análise de variância ANOVA two-way e posteriormente submetidos ao teste Fisher LSD com 5% de significância. Os valores de P < 0.001, < 0.01 e < 0.05 indicam diferença significativa e N.S. não significativo. Letras iguais na coluna, maiúsculas entre épocas e minúsculas entre sistemas, não diferem estatisticamente.

### 3.2. Relações hídricas e carbono total da folha

A interação das variáveis de relações hídricas e carbono total da folha entre épocas e crescimento possibilitaram identificar qual condição hídrica as espécies de crescimento rápido e lento apresentaram melhor desempenho na perda de água e reidratação nas folhas. Dessa forma, observamos em cada sistema de restauração as variações no status hídrico e acúmulo de carbono das plantas de crescimento rápido e lento.

O IVN das variáveis de relações hídricas e carbono total da folha apresentaram diferenças entre as espécies de crescimento rápido e lento, principalmente no SAF e CONS das áreas 1 e 2. Observamos no SAF e CONS da área 1 as maiores variações entre crescimento rápido e lento nas variáveis de  $g_s$ ,  $\Psi_{\text{folha}}$ , E e %C (Fig. 2A). As espécies de crescimento lento no SAF apresentaram os maiores valores de  $g_s$ ,  $\Psi_{\text{folha}}$  e E (0.267, 0.266 e 0.095, respectivamente) em relação as espécies de crescimento rápido (-0.143, -0.094 e -0.237, respectivamente). Por outro lado, as espécies de crescimento rápido apresentaram os maiores valores de %C (0.066) que as espécies de crescimento lento (-0.023). Porém, no CONS, a  $g_s$ , E e %C foram maiores nas espécies de crescimento rápido (0.122, -0.119 e 0.065, respectivamente) em relação as espécies de crescimento lento (-0.003, -0.313 e -0.015, respectivamente). Entretanto, os valores do  $\Psi_{\text{folha}}$  foram maiores nas espécies de crescimento lento (0.254) que as espécies de crescimento rápido (-0.235).

As maiores variações do IVN entre crescimento rápido e lento na área 2 também foram observadas no SAF e CONS (Fig. 2B). O SAF apresentou os maiores valores de  $g_s$ , CRA e %C nas espécies de crescimento rápido (0.274, 0.096 e 0.018, respectivamente) em relação as espécies de crescimento lento (0.052, 0.012 e -0.079, respectivamente). O  $\Psi_{\text{folha}}$  foi menor nas espécies de crescimento rápido (0.188) que as espécies de crescimento lento (0.276). As espécies de crescimento lento do CONS apresentaram os maiores valores de  $g_s$ , E e  $\Psi_{\text{folha}}$  (-0.194, -0.107 e 0.131, respectivamente) em relação as espécies de crescimento rápido (-0.352, -0.230 e 0.067, respectivamente). Em contrapartida, o CRA, EUA e %C foram maiores nas espécies de crescimento rápido (0.031, 0.045 e 0.043, respectivamente) que as espécies de crescimento lento (-0.042, -0.315 e -0.067, respectivamente).



**Figura 2.** Índice de variação normalizada (IVN) das variáveis de condutância estomática ( $g_s$ ), potencial água da folha ( $\Psi_{folha}$ ), conteúdo relativo de água (CRA), taxa de transpiração (E), eficiência do uso da água (EUA) e carbono total da folha (%C), avaliadas em espécies de crescimento rápido (círculo branco) e lento (círculo preto) nos sistemas SAF (sistema agroflorestal), PAD (plantio de alta diversidade) e CONS (consórcio madeira e lenha) pertencentes a área 1 (Nitossolo Vermelho) e área 2 (Argissolo Vermelho Amarelo). A linha horizontal pontilhada mostra os valores normalizados referentes a época úmida.

Os IVN das variáveis de relações hídricas e carbono total da folha entre épocas e grupos de crescimento indicaram melhor desempenho das espécies de crescimento rápido, principalmente no SAF e CONS. O status hídrico e acúmulo de carbono das espécies de crescimento rápido permitiu observar contribuição dessas espécies no sucesso de estabelecimento e desenvolvimento do SAF e CONS.

### 3.3. Diversidade, abundância, riqueza de espécies e índice de diversidade funcional

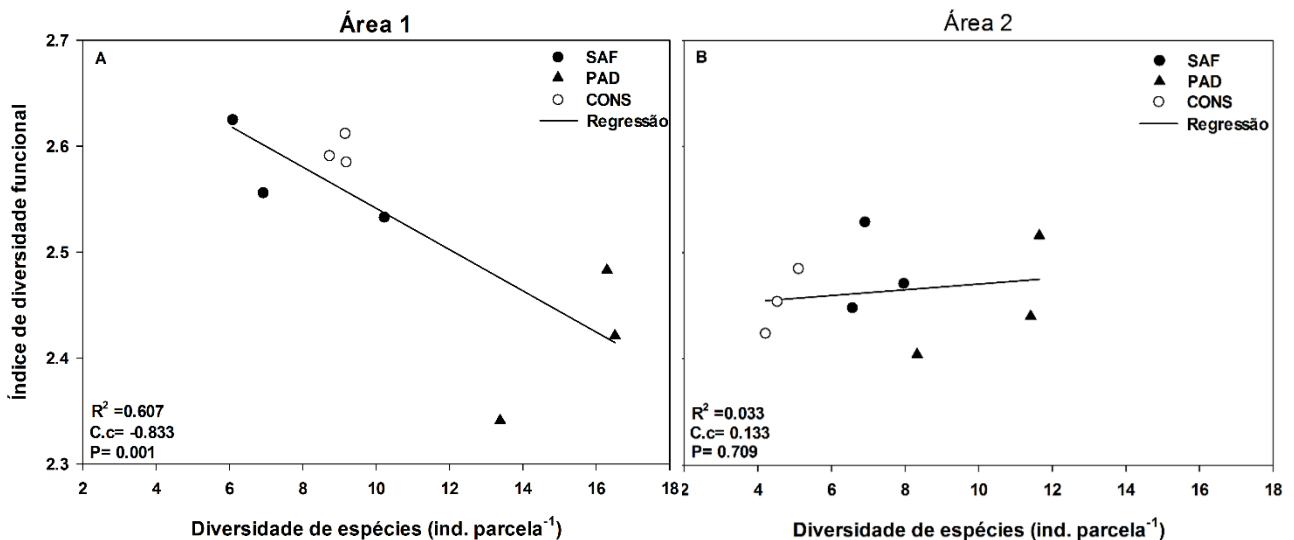
Os dados de riqueza, densidade e diversidade de espécies indicaram interação entre sistemas e áreas apenas na densidade e diversidade de espécies. A densidade de espécies na área 1 foi maior no PAD em relação aos outros sistemas. A área 2 apresentou os maiores valores de densidade no PAD e os menores no CONS. Quanto a diversidade de espécies na área 1 observamos maiores valores de PAD em relação ao SAF e CONS. A área 2 apresentou os maiores valores de diversidade no PAD e os menores no CONS (Tabela 2). Os valores do índice de diversidade funcional (IDF) apresentaram interação entre sistemas e áreas. Observamos diferença entre os sistemas na área 1, o SAF e CONS indicaram maiores valores de IDF em relação ao PAD. A área 2 também apresentou diferença entre os sistemas, o SAF e CONS indicaram maiores valores de IDF em relação ao PAD. Entretanto nos três sistemas, os valores de IDF na área 1 foram maiores que a área 2 (Tabela 2).

**Tabela 2.** Média (n=3) e desvio padrão dos valores de riqueza, densidade, diversidade de espécies e índice de diversidade funcional (IDF) dos plantios de alta diversidade, agroflorestal e consórcio madeira e lenha na área 1 (Nitossolo Vermelho) e área 2 (Argissolo Vermelho Amarelo).

		Riqueza	Densidade	Diversidade	IDF	
<b>Sistemas</b>	SAF	12.7 ± 2.6 a	33.0 ± 5.7	7.4 ± 1.5	2.53 ± 0.01	
	PAD	17.0 ± 3.8 a	51.5 ± 14.9	12.9 ± 3.1	2.43 ± 0.02	
	CONS	11.5 ± 3.0 b	23.7 ± 4.8	6.8 ± 2.4	2.53 ± 0.01	
<b>Área</b>	Área 1	14.6 ± 2.8	32.2 ± 4.3	10.7 ± 3.8	2.53 ± 0.01	
	Área 2	12.9 ± 4.7	39.9 ± 21.4	7.4 ± 2.7	2.47 ± 0.02	
<b>Sistemas</b>	<b>Área 1</b>	SAF	17.7 ± 1.5	31.3 ± 1.5 Bab	7.7 ± 2.2 Ab	2.57 ± 0.01 Aa
		PAD	12.0 ± 1.7	37.3 ± 1.2 Aa	15.4 ± 1.7 Aa	2.42 ± 0.02 Ab
		CONS	14.0 ± 1.0	28.0 ± 1.7 Ab	9.0 ± 0.3 Ab	2.60 ± 0.02 Aa
<b>Áreas</b>	<b>Área 2</b>	SAF	13.3 ± 3.5	34.7 ± 9.3 Ab	7.1 ± 0.7 Ab	2.48 ± 0.02 Ba
		PAD	16.3 ± 5.7	65.7 ± 7.6 Aa	10.5 ± 1.9 Ba	2.45 ± 0.01 Aa
		CONS	9.0 ± 1.7	19.3 ± 3.1 Ac	4.6 ± 0.5 Bc	2.45 ± 0.02 Ba
<b>Significância</b>	Sistemas	P < 0.001	P < 0.001	P < 0.001	P < 0.01	
	Áreas	N.S	P < 0.01	P < 0.001	P < 0.01	
	Sist. x Área	N.S	P < 0.001	P < 0.05	P < 0.01	

Os dados foram submetidos à análise de variância (ANOVA) two-way e posterior teste Fisher LSD (significância de 5%). Utilizamos o índice de Fisher  $\alpha$  para o cálculo da diversidade de espécies e o índice de Shannon para o cálculo do índice de diversidade funcional. Letras iguais na coluna, maiúsculas entre áreas e minúsculas entre os sistemas, não diferem estatisticamente.

A correlação da diversidade de espécies e IDF apresentou correlação entre as variáveis apenas na Área 1. A área 1 (Fig. 3A) apresentou correlação negativa entre as variáveis e na área 2 não houve correlação (Fig 3B). Portanto, a correlação entre as variáveis indicou que alta diversidade taxonômica de sistemas, como o PAD, não proporcionou alta diversidade funcional principalmente nos sistemas pertencentes a Área 1. Além disso, ausência de correlação entre as variáveis na área 2 indicou independência da diversidade de espécies em relação ao índice de diversidade funcional.



**Figura 3.** Correlação ( $n=3$ ) entre as variáveis de diversidade de espécies e índice de diversidade funcional da área 1 (Nitossolo Vermelho) e área 2 (Argissolo Vermelho Amarelo) nos sistemas SAF (sistema agroflorestal) (círculo preto), PAD (plantio de alta diversidade) (triângulo) e CONS (consórcio madeira e lenha) (círculo branco). As linhas indicam a relação entre as variáveis.  $P < 0.05$  indica correlação significativa entre as variáveis.

#### 4. Discussão

Os resultados das variáveis de relações hídricas das espécies de crescimento rápido e lento permitiu testar a hipótese do trabalho, onde a maior diversidade de características funcionais facilita o estabelecimento e desenvolvimento de sistemas de restauração, ainda que menos diversos e complexos. Portanto, existência de espécies eficientes na perda de água e reidratação permite que sistemas de restauração menos diversos e complexos apresentem melhores ajustes fisiológicos durante as variações hídricas anuais. Observamos em nossos resultados que a contribuição das espécies de crescimento lento na composição do dossel do SAF e CONS das áreas 1 e 2 foi menor que as espécies de crescimento rápido. Além disso, a correlação entre diversidade de espécies e diversidade funcional indicou que a maior diversidade taxonômica dos sistemas de restauração não depende da maior diversidade de características funcionais.

##### 4.1 Disponibilidade hídrica no solo e ambiente

O aumento da deficiência hídrica e retirada de água durante a época seca ocasionou baixos valores de  $\Psi_{\text{solo}}$  nos três sistemas das duas áreas. Entretanto, durante a seca, no sistema CONS os valores de  $\Psi_{\text{solo}}$  foram menores que no PAD e SAF. Conseqüentemente houve redução de energia livre da água no solo e menor disponibilidade de água para as plantas nos estratos superficiais do solo (Klein *et al.* 2014) principalmente no CONS. O dossel menos denso proporcionou maior perda de água no solo durante a seca, devido à alta incidência luminosa

no interior do CONS. A incidência direta da radiação no solo ocasiona o aquecimento do solo e elevada evapotranspiração no ambiente (Tahir e Marschner 2017).

A alta DFFFA, na seca além de ocasionar baixos valores de  $\Psi_{\text{solo}}$  também aumentou a temperatura e reduziu a umidade relativa do ar no interior dos sistemas. Parte da energia luminosa é transferida para o ar ocasionando aumento da temperatura próximo ao solo e maior variação na amplitude do microclima. A radiação solar penetra no dossel das plantas aquecendo as folhas e o ar no interior da floresta. A luz refletida aquece a superfície do solo, parte do calor produzido é conduzido para camadas mais profundas do solo e o restante é mantido na região superficial do solo (Renaud *et al.* 2011). O aumento da temperatura acima do solo é afetada pela quantidade de luz solar incidida no interior da floresta. O grau de absorção da luz é determinado pela estrutura da floresta e composição de espécies (Staudt *et al.* 2011). Copas mais esparsas com IAF mais baixos (como o CONS) permitem maior incidência de luz (alto DFFFA) na superfície do solo e aumento da temperatura no interior do sistema (Von Arx *et al.* 2012). As altas temperatura aumentam a perda de água no solo consequentemente redução nos valores de  $\Psi_{\text{solo}}$ .

A queda de folhas durante a seca reduz o IAF principalmente em sistemas com dossel menos denso como o CONS. Estes sistemas dificilmente alcançam o equilíbrio da temperatura do ar durante a noite devido baixa condutividade térmica (Bonan, 2008). O fluxo de calor entre dossel e superfície do solo, além de alterar a temperatura no interior dos sistemas também afeta o déficit de pressão e vapor (DPV) (Law *et al.* 2001). Durante os dias de seca o aumento gradual da temperatura eleva a pressão de vapor de água gerando redução na umidade relativa do ar e aumento no DPV. O alto DPV resulta em alta evapotranspiração pois ocorre aumento do gradiente do potencial água entre folha - ar e solo - ar. O aumento da evapotranspiração em florestas com IAF baixos (CONS) apresentam umidade relativa do ar mais baixas que florestas com IAF altos (PAD e SAF) (Meijide *et al.* 2018)

Portanto, sistemas com estratificação vertical complexa (ex: PAD) apresentariam menor interceptação de luz solar do dossel até a superfície do solo, menor aquecimento e perda de água no solo, consequentemente, microclima com menor variação na amplitude (Greiser *et al.* 2018). Copas mais densas do PAD e SAF tornaram esses ecossistemas florestais mais resistentes aos eventos de seca (Grossiord *et al.* 2014) em relação ao CONS. A maior complementaridade entre espécies e uso de recursos do ecossistema pode proporcionar sistemas como SAF e PAD menor variação do microclima ao longo do ano.

#### 4.2. *Relações hídricas, carbono total da folha e índice de diversidade funcional*

A diversidade funcional considera diferenças ecológicas, fisiológicas e morfológicas das espécies dentro de um ecossistema (Petchey e Gaston, 2006). Portanto, sistemas com alta diversidade funcional permite que o ecossistema restaurado atinja a estabilidade e resiliência. A escolha de espécies com nichos complementares garante o funcionamento e a persistência do ecossistema a longo prazo (Trindade-Filho e Loyola, 2010). Dessa forma, foi possível avaliar a contribuição de espécies de crescimento rápido e lento no desempenho fisiológico dos indivíduos nos sistemas de restauração.

As espécies de crescimento rápido apresentaram melhores ajustes no controle de perda de água e reidratação principalmente no CONS e SAF. O melhor desempenho fisiológico das espécies de crescimento rápido indicou que determinadas características funcionais influenciam mecanismos fisiológicos específicos nos sistemas de restauração (Feinard-Duranceau *et al.* 2018). Os resultados indicaram que determinadas características funcionais possibilitam o sucesso do estabelecimento e desenvolvimento de sistemas de restauração, ainda que menos complexos e diversos.

A partir dos IVN's das espécies de crescimento rápido e lento, observamos respostas fisiológicas distintas entre os grupos de crescimento no CONS e SAF das duas áreas. As espécies de crescimento rápido do SAF da área 1 apresentaram maior ajuste na perda de água principalmente durante a seca. A redução do fluxo de vapor de água pelos estômatos e a perda em excesso de água indicaram aclimação das espécies na época seca (Delzon e Cochard, 2014). Os ajustes do status hídricos das espécies de crescimento rápido refletiram no maior acúmulo de biomassa na parte aérea (Lin *et al.* 2015). Tal resposta possibilitou a formação do dossel mais denso na qual resultou em menor incidência luminosa no interior do sistemas e baixa variação da amplitude do microclima.

A contribuição das espécies de crescimento lento na composição do dossel do SAF foi menor que das espécies de crescimento rápido. Isto ocorreu, pois, os altos valores de  $g_s$  e  $E$  indicaram controle de perda de água menos eficiente principalmente durante a seca. A perda de água em excesso foi compensada pelos altos valores de  $\Psi_{\text{folha}}$  e a maior quantidade de energia livre para trabalho na folha permitiu que processos metabólicos como a fotossíntese não fossem prejudicados (Maréchaux *et al.* 2015). Porém, o ajuste estomático menos eficiente repercutiu em menor acúmulo de biomassa na parte aérea (baixo %C). As plantas de crescimento lento incorporaram menos carbono na parte aérea, desta forma, houve menos investimento no adensamento do dossel do SAF (Lin *et al.* 2018). Por isso, houve maior contribui-



ção das espécies de crescimento rápido na composição do dossel do SAF que as espécies de crescimento lento.

As espécies de crescimento rápido do CONS da área 1 mantiveram o  $g_s$  e  $E$  elevados durante as épocas úmida e seca. O ajuste do status hídrico foi determinado pelos baixos valores de  $\Psi_{\text{folha}}$  o que proporcionou adaptação e aclimatação das espécies em condições de seca mais pronunciada (Miner *et al.* 2017). Entretanto, o alto %C indicou que mesmo havendo maior susceptibilidade das espécies do CONS à seca, o maior acúmulo de carbono no dossel das espécies de crescimento rápido amenizou os efeitos da seca no CONS. Ecossistemas compostos por espécies de crescimento rápido apresentam maior produtividade de biomassa e área foliar específica resultando em maior captura de luz, taxas fotossintéticas e ganho líquido de carbono (Prado-Junior *et al.* 2016). Além disso, menor densidade de madeira dessas espécies resulta em alta condutividade hidráulica e ganho de carbono fotossintético (Santiago *et al.* 2004)

As espécies de crescimento rápido e lento do SAF da área 2 apresentaram controle status hídrico semelhante nas espécies do CONS da área 1. Entretanto, observamos variação do CRA entre as espécies de crescimento rápido e lento. Os altos valores de CRA das espécies de crescimento rápido indicaram rápida capacidade de reidratação com as chuvas, conseqüentemente maior tolerância aos períodos de seca. Os baixos valores de CRA das espécies de crescimento lento indicaram estresse hídrico em plantas, pois a demanda evaporativa do ar atmosférico (baixo DPV) atingiu valores acima da capacidade da raiz em absorver e repor água na planta (Wolfe e Kursar. 2015). Conseqüentemente a redução da síntese de compostos carbônicos reduziu no acúmulo de biomassa na parte aérea (baixo %C) das plantas de crescimento lento (Schönbeck *et al.* 2015). Portanto, assim como no SAF e CONS da área 1 as espécies de crescimento rápido também apresentaram maior contribuição na composição do dossel do SAF da área 2 que as espécies de crescimento lento.

As espécies de crescimento rápido e lento do CONS da área 2 apresentaram a mesma variação nos valores de  $g_s$ ,  $E$  e  $\Psi_{\text{folha}}$  que as espécies do SAF da área 1. A alta demanda evaporativa do CONS ocasionou a redução do  $\Psi_{\text{folha}}$  nas espécies de crescimento rápido pois a absorção de água pelas raízes não suportou a elevada demanda por transpiração durante o dia. Entretanto, durante a noite, a absorção de água pelas raízes foi maior que a demanda por transpiração, isto possibilitou o equilíbrio entre  $\Psi_{\text{folha}}$  e o  $\Psi_{\text{solo}}$ . (Devi e Reddy. 2018). Além disso, os valores de CRA e EUA foram maiores nas espécies de crescimento rápido indicando rápida capacidade de reidratação na época úmida (alto CRA) (Schönbeck *et al.* 2015) e maior eficiência na assimilação de  $\text{CO}_2$  em relação transpiração. O controle da transpiração ( $E$ ) em

relação a diminuição da  $g_s$  possibilitou a reidratação dos tecidos através do gradiente entre os potenciais da água na planta e no solo (Kudoyarova *et al.* 2013). Dessa forma, o estímulo no fluxo de água e maior absorção favoreceu a EUA das plantas de crescimento rápido.

Os altos valores de %C evidenciam a elevada EUA nas plantas de crescimento rápido pois houve maior acúmulo de carbono na parte aérea das plantas. A baixa retenção de água e redução da energia livre da água disponível para trabalho (baixo  $\Psi_{\text{solo}}$ ) no solo arenoso (área 2) prejudicou o transporte de água no “continuum” solo-planta-ar (Bonan *et al.* 2014). Por isso, observamos alterações nos valores de CRA e EUA nas espécies de crescimento rápido e lento no CONS da área 2. Novamente as espécies de crescimento rápido apresentaram maior acúmulo de carbono nas copas que as espécies de crescimento lento. O maior investimento no adensamento do dossel aconteceu independente do impacto do tipo de solo no status hídrico das plantas de crescimento rápido.

A regulação do status hídrico das espécies de crescimento rápido e lento indicou a importância dessa característica funcional no desempenho fisiológico dos sistemas de restauração. No entanto, ficou evidente que a priorização de determinadas características funcionais garante o sucesso, do ponto de vista de desempenho fisiológico das espécies, em sistemas de restauração, independentemente do tipo de solo. A diversidade de espécies da comunidade não parece estar associada à diversidade funcional, e nem garante melhor desempenho fisiológico nos sistemas de restauração. Observamos que sistemas menos diversos e complexos (SAF e CONS) apresentaram os maiores valores de diversidade funcional. Além disso, o melhor controle do status hídrico das espécies de crescimento rápido nos mesmos sistemas.

A eficiência fisiológica de determinados sistemas de restauração ocorreu em função da diversidade de características funcionais e não pela diversidade taxonômica. Portanto, a alta diversidade de espécies não indica maior diversidade funcional. As características funcionais de determinadas espécies possuem relações com o funcionamento dos sistemas de restauração, facilitando ou não o processo de sucessão ecológica. Priorizar determinadas características funcionais pode reduzir os custos de implantação além de auxiliar na avaliação do sucesso de estabelecimento e desenvolvimento dos sistemas de restauração.

## 5. Referências Bibliográficas

- Alvares C.A., Stape J.L., Sentelhas P.C., Gonçalves J.L., deMoraes G., Sparovek G. (2013) Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift* 22 711–728.
- Amazonas N. T., Forrester D. I., Oliveira R. S., Brancalion, P. H. (2018). Combining Eucalyptus wood production with the recovery of native tree diversity in mixed plantings: Implications for water use and availability. *Forest Ecology and Management*. 418, 34–40.
- Bertholdi A. A. D. S., Costa V. E., Rodrigues, A. L., Almeida L. F. R. D. (2018). Water deficit modifies the carbon isotopic composition of lipids, soluble sugars and leaves of *Copaifera langsdorffii* Desf.(Fabaceae). *Acta Botanica Brasilica*, 32, 80-87.
- Bonan G., 2008. *Ecological Climatology*, second ed. Cambridge University Press, Cambridge, UK
- Bonan, G. B., Williams, M., Fisher, R. A., Oleson, K. W. (2014). Modeling stomatal conductance in the earth system: linking leaf water-use efficiency and water transport along the soil–plant–atmosphere continuum. *Geoscientific Model Development*. 7, 2193–2222.
- Cepagri. Centro de Pesquisas Meteorológicas e Climáticas Aplicadas à Agricultura. (2016). *Clima dos Municípios Paulistas*.
- Chazdon R. L., Guariguata M. R. (2016). Natural regeneration as a tool for large-scale forest restoration in the tropics: prospects and challenges. *Biotropica*. 48, 716-730.
- Corbin J. D., Robinson, G. R., Hafkemeyer L. M., Handel S. N. (2016). A long-term evaluation of applied nucleation as a strategy to facilitate forest restoration. *Ecological applications*. 26, 104-114.
- Correia A. C., Costa e Silva F., Correia A. V., Hussain M. Z., Rodrigues A. D., David J. S., Pereira J. S. (2014). Carbon sink strength of a Mediterranean cork oak understorey: how do semi-deciduous and evergreen shrubs face summer drought? *Journal of Vegetation Science*, 25, 411-426.

- Cusack D., Montagnini F. (2004). The role of native species plantations in recovery of understorey woody diversity in degraded pasturelands of Costa Rica. *Forest Ecology and Management* 188, 1–15.
- Dalling J. W., Hubbell S. P. (2002). Seed size, growth rate and gap microsite conditions as determinants of recruitment success for pioneer species. *Journal of Ecology*. 90, 557–568.
- Delzon, S., Cochard, H. (2014). Recent advances in tree hydraulics highlight the ecological significance of the hydraulic safety margin. *New Phytologist*. 203, 355–358.
- Devi, M. J., Reddy V. R. R. (2018) Transpiration response of cotton to vapor pressure deficit and its relationship with stomatal traits. *Frontiers in plant science*. 9, 1572.
- Eviner V. T., Hawkes, C. V. (2008). Embracing variability in the application of plant–soil interactions to the restoration of communities and ecosystems. *Restoration Ecology*, 16, 713–729.
- Feinard-Duranceau M., Berthier A., Vincent-Barbaroux C., Marin S., Lario, F. J., Rozenberg P. (2018). Plastic response of four maritime pine (*Pinus pinaster* Aiton) families to controlled soil water deficit. *Annals of Forest Science* 75, 47.
- Fisher R.A., Corbet A.S., Williams C.B. (1943). The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *Journal of Animal Ecology* 1, 42–58
- Forzza R.C., Stehmann M., Nadruz F.L.R., Filardi A., Costa A.A., Carvalho Jr. A.L., Peixoto B.M.T., Walter C. *et al.* (2013). Lista de Espécies da Flora do Brasil. Electronic Database accessible at <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2012/>. Acessado 10 Maio 2013.
- Greiser C., Meineri E., Luoto M., Ehrlén, J., Hylander K. (2018). Monthly microclimate models in a managed boreal forest landscape. *Agricultural and Forest Meteorology*. 250, 147–158.
- Grossiord C., Granier A., Gessler A., Jucker T., Bonal D. (2014). Does drought influence the relationship between biodiversity and ecosystem functioning in boreal forests? *Ecosystems* 17, 394–404.

- Habermann G., Ellsworth P.F., Cazoto J.L., Simão E., Bieras A.C. (2011). Comparative gas exchange performance during the wet season of three Brazilian *Styrax* species under habitat conditions of cerrado vegetation types differing in soil water availability and crown density. *Flora* 206, 351-359.
- Hammer O., Harper D.A.T. Ryan P.D. (2001). PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9p. [http://palaeo-electronica.org/2001\\_1/past/issue1\\_01.htm](http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm) (Acessado em março 2008).
- Hommel R., Siegwolf R., Saurer M., Farquhar G. D., Kayler Z., Ferrio, J. P., Gessler A. (2014). Drought response of mesophyll conductance in forest understory species-impacts on water use efficiency and interactions with leaf water movement. *Physiologia Plantarum* 152, 98-114.
- Hooper D. U., Chapin F. S., Ewel J. J., Hector A., Inchausti P., Lavorel S., Schmid B. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological monographs* 75, 3-35.
- IBGE. (2012). Manual técnico da vegetação brasileira. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro.
- Inoue Y., Ichie T., Kenzo T., Yoneyama A., Kumagai T. O., Nakashizuka T. (2017). Effects of rainfall exclusion on leaf gas exchange traits and osmotic adjustment in mature canopy trees of *Dryobalanops aromatica* (Dipterocarpaceae) in a Malaysian tropical rain forest. *Tree physiology*. 37, 1301-1311.
- Jones, H. G. (1992). Plants and microclimate: A quantitative approach to environmental plant physiology. Cambridge University Press.
- Kanniah K. D., Beringer J., Hutley L. B. (2011). Environmental controls on the spatial variability of savanna productivity in the Northern Territory, Australia. *Agricultural and Forest Meteorology* 151, 1429–1439.
- Klein T., Rotenberg E., Cohen-Hilaleh E., Raz-Yaseef N., Tatarinov F., Preisler Y., Yakir D. (2014). Quantifying transpirable soil water and its relations to tree water use dynamics in a water-limited pine forest. *Ecohydrology* 7, 409-419.

- Kudoyarova G. R., Kholodova V. P., Veselov D. S. (2013). Current state of the problem of water relations in plants under water deficit. *Russian Journal of Plant Physiology*. 60,165-175.
- Kunert N., Aparecido L. M. T., Higuchi N., dos Santos J., Trumbore S. (2015). Higher tree transpiration due to road-associated edge effects in a tropical moist lowland forest. *Agricultural and Forest Meteorology*. 213, 183-192.
- Kunstler G., Falster D., Coomes D. A., Hui F., Kooyman R. M., Laughlin D. C., Aiba M. (2016). Plant functional traits have globally consistent effects on competition. *Nature*. 529, 204.
- Law B. E., Cescatti A., Baldocchi D. D. (2001). Leaf area distribution and radiative transfer in open-canopy forests: implications for mass and energy exchange. *Tree Physiology*. 21, 777-787.
- Lin C., Gentine P., Huang Y., Guan K. Kimm H. Zhou S. (2018). Diel ecosystem conductance response to vapor pressure deficit is suboptimal and independent of soil moisture. *Agricultural and Forest Meteorology*. 250–251, 24-34.
- Lin Y.S., Medlyn B.E., Duursma R.A., Prentice I.C., Wang H., Baig S., Eamus D., de Dios V.R., Mitchell P., Ellsworth D.S. and De Beeck M.O. (2015). Optimal stomatal behaviour around the world. *Nature Climate Change*. 5, 459.
- Magurran A. E. (1988). Why diversity? In *Ecological diversity and its measurement* Springer, Dordrecht 1-5.
- Maréchaux I., Bartlett M. K., Sack L., Baraloto C., Engel J., Joetzier E., Chave J. (2015). Drought tolerance as predicted by leaf water potential at turgor loss point varies strongly across species within an Amazonian forest. *Functional Ecology*. 29, 268-1277.
- Meijide A., Badu C. S., Moyano F., Tiralla N., Gunawan D., Knohl A. (2018). Impact of forest conversion to oil palm and rubber plantations on microclimate and the role of the 2015 ENSO event. *Agricultural and Forest Meteorology*. 252, 208-219.

- Mendes K. R., Granja J. A., Ometto J. P., Antonino A. C., Menezes R. S., Pereira E. C., Pompelli M. F. (2017). *Croton blanchetianus* modulates its morphophysiological responses to tolerate drought in a tropical dry forest. *Functional Plant Biology*. 44, 1039-1051.
- Miner G. L. Bauerle W. L.; Baldocchi D. D. (2017). Estimating the sensitivity of stomatal conductance to photosynthesis: a review. *Plant, cell & environment*. 40, 1214-1238.
- Nogueira Jr L. R., de Moraes Gonçalves J. L., Engel V. L., Parrotta J. (2011). Soil dynamics and carbon stocks 10 years after restoration of degraded land using Atlantic Forest tree species. *Forest systems* 3, 536-545.
- Petchey O. L. Gaston, K. J. (2006). Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*. 9, 741–758.
- Podadera, D., Engel, V. L., Parrota, J. A., Machado D. L., Sato, L. M., Durigan G. (2015). Influence of Removal of a Non-native Tree Species *Mimosa caesalpiniiifolia* Benth. on the Regenerating Plant Communities in a Tropical Semideciduous Forest Under Restoration in Brazil. *Environmental Management*. 1148-1158.
- Pontes D. M. F. (2018). Estoques de madeira, biomassa, carbono e avaliação econômica de diferentes sistemas de restauração ecológica para Reserva Legal. Dissertação (Mestrado em Ciência Florestal) - Faculdade de Ciências Agronômicas, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Botucatu.
- Prado-Junior J. A., Schiavini I., Vale V. S., Arantes C. S., van der Sande M. T., Lohbeck M., Poorter L. (2016). Conservative species drive biomass productivity in tropical dry forests. *Journal of Ecology* 104, 817-827.
- Renaud V., Innes J. L., Dobbertin M., Rebetez M. (2011). Comparison between open-site and below-canopy climatic conditions in Switzerland for different types of forests over 10 years (1998– 2007). *Theoretical and Applied Climatology*. 105, 119-127.
- Sampaio Filho I., Jardine K., de Oliveira R., Gimenez B., Cobello L., Piva L., Chambers J. (2018). Below versus above Ground Plant Sources of Abscisic Acid (ABA) at the Heart of Tropical Forest Response to Warming. *International journal of molecular sciences*. 19, 2023.

- Santiago L.S., Goldstein G., Meinzer F.C., Fisher J.B., Machado K., Woodruff D., Jones T. (2004) Leaf photosynthetic traits scale with hydraulic conductivity and wood density in Panamanian forest canopy trees. *Oecologia* 140, 543–550.
- Schönbeck L., Lohbeck M., Bongers F., Ramos M. M., Sterck F. (2015). How do light and water acquisition strategies affect species selection during secondary succession in moist tropical forests? *Forests*. 6, 2047-2065.
- Staudt K., Serafimovich A., Siebicke L., Pyles R. D., Falge E. (2011). Vertical structure of evapotranspiration at a forest site (a case study). *Agricultural and forest meteorology* 151. 709-729.
- Tahir S., Marschner P. (2017). Clay Addition to Sandy Soil—Influence of Clay Type and Size on Nutrient Availability in Sandy Soils Amended with Residues Differing in C/N ratio. *Pedosphere*. 27, 293-305.
- Tattini M., Remorini D., Pinelli P., Agati G., Saracini E., Traversi M.L., Massai R. (2006). Morpho-anatomical, physiological and biochemical adjustments in response to root zone salinity stress and high solar radiation in two Mediterranean evergreen shrubs, *Myrtus communis* and *Pistacia lentiscus*. *New Phytologist*. 170, 779-794.
- Thorntwaite C.W., Mather J.R. (1955). The water balance. Publications in Climatology. Drexel Institute of Technology, New Jersey pp.104.
- Trindade-Filho J., Loyola R. D. (2010). O uso de grupos indicadores como atalho para a conservação da biodiversidade. *Revista de Biologia Neotropical*. 7, 27-38.
- Von Arx G., Dobbertin M., Rebetez M. (2012). Spatio-temporal effects of forest canopy on understory microclimate in a long-term experiment in Switzerland. *Agricultural and Forest Meteorology*. 166, 144-155.
- Wolfe B. T., Kursar T. A. (2015). Diverse patterns of stored water use among saplings in seasonally dry tropical forests. *Oecologia*. 179, 925-936.



## CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os resultados obtidos nos capítulos da tese evidenciaram a integração entre ecofisiologia e a população de espécies de sistemas de restauração. A relação entre fisiologia e restauração florestal possibilitou o reconhecimento de feedbacks bióticos e a importância da manutenção de recursos ambientais nos sistemas de restauração. As variáveis fisiológicas atuaram como critérios de avaliação das características funcionais e monitoramento do desenvolvimento de sistemas de restauração. O desempenho fisiológico das espécies também permitiu analisar a importância e contribuição de cada característica funcional em ecossistemas degradados. A priorização de determinadas características funcionais facilita o processo de sucessão ecológica e garante sucesso no estabelecimento e desenvolvimento dos sistemas de restauração.

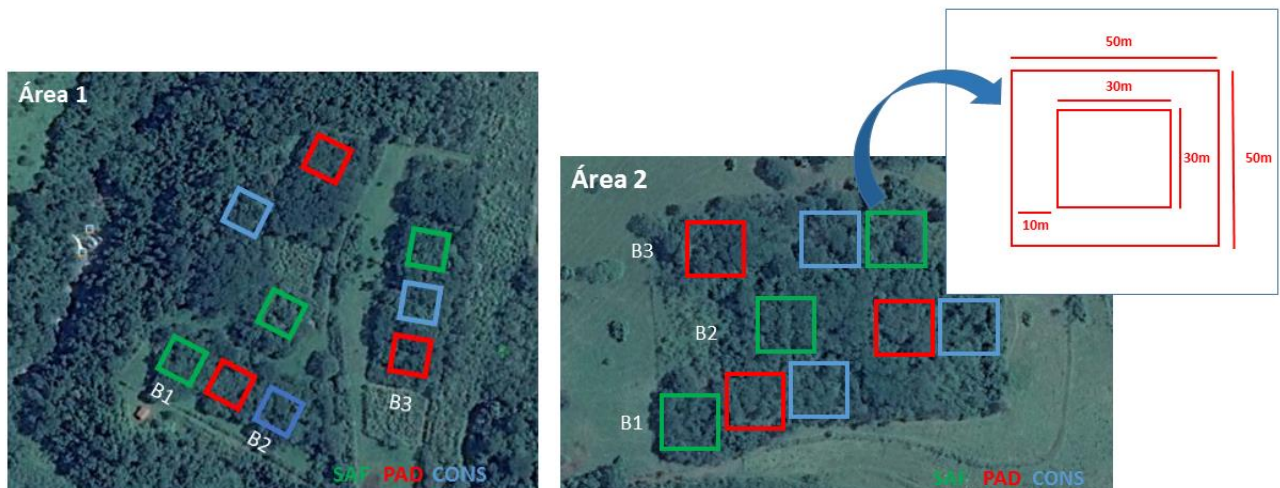
A estrutura e diversidade de espécies dos sistemas de restauração foram susceptíveis a deficiência hídrica sazonal nos diferentes tipos de solo. Durante a seca, sistemas implantados em solos argilosos apresentaram maior eficiência na atividade fotossintética e acúmulo de carbono principalmente nas espécies do sistema agroflorestal e consócio madeira e lenha. No solo arenoso as espécies dos sistemas de restauração apresentaram respostas fisiológicas eficientes apenas em épocas com condições favoráveis de disponibilidade hídrica.

O controle do status hídrico de espécies de diferentes grupos de crescimento proporcionou maior eficiência do desempenho fisiológico dos sistemas de restauração. O sistema agroflorestal e consócio madeira e lenha apresentaram os maiores valores de diversidade funcional e melhor controle do status hídrico principalmente nas espécies de crescimento rápido. A eficiência fisiológica das espécies desses sistemas ocorreu em função da diversidade de características funcionais. A diversidade taxonômica dos sistemas de restauração não garantiu melhor desempenho fisiológico das espécies dos sistemas de restauração.

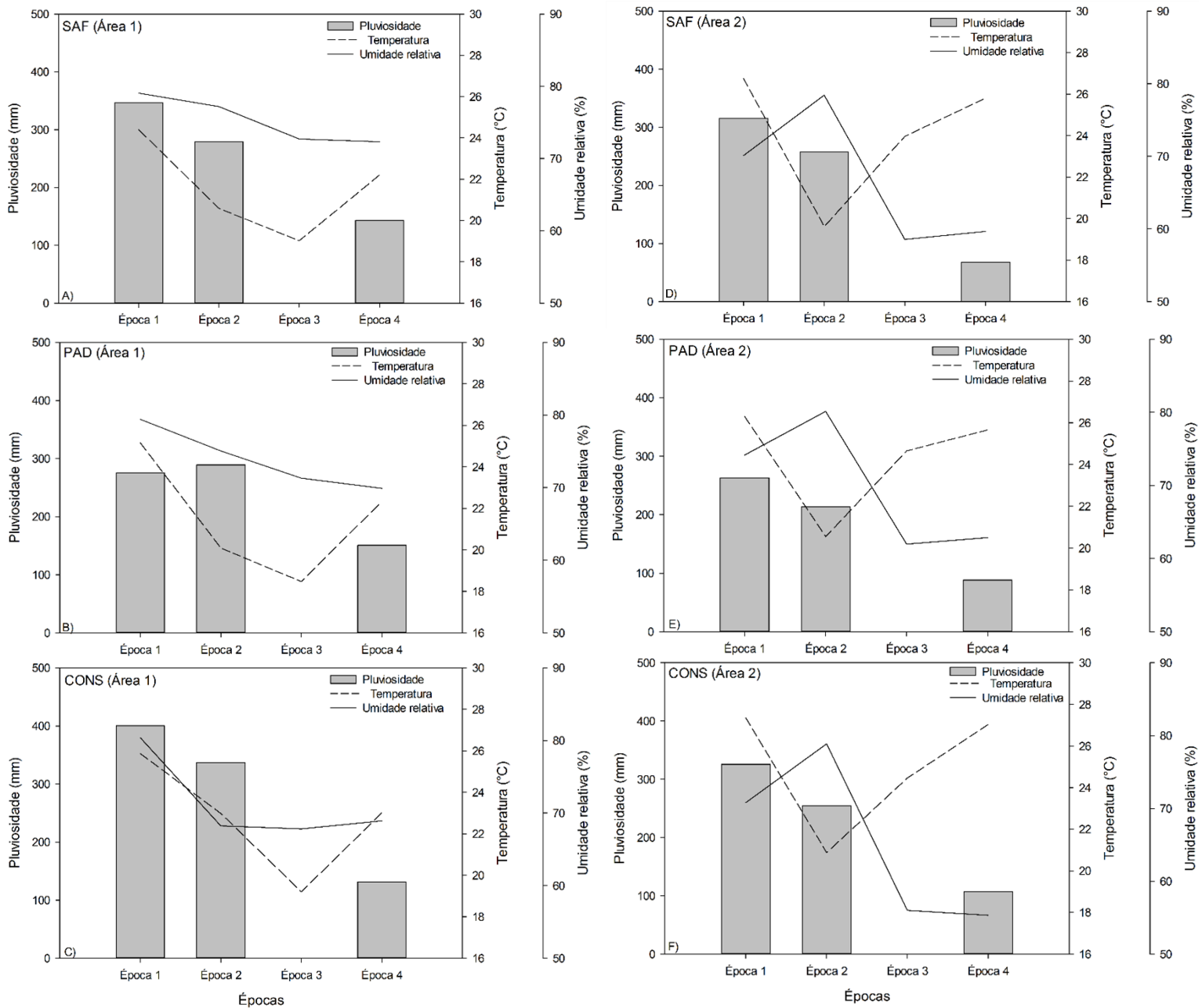
Os nossos resultados poderão conduzir futuros trabalhos com enfoque na correlação entre a qualidade do habitat (disponibilidade hídrica no solo) e o desempenho ecofisiológico (acúmulo de carbono) de espécies em distintos sistemas de restauração. A relação entre a concentração interna de  $\text{CO}_2$  e quantidade de carbono assimilado durante as épocas úmidas e secas possibilitará avaliar as respostas fisiológicas de espécies pertencentes à sistemas de restauração desde o início de sua implantação. Dessa forma, será possível obter informações sobre o potencial adaptativo de ecossistemas florestais ao longo dos anos.

## APÊNDICES

**Apêndice 1.** Esquema das parcelas principais. Vista aérea das áreas experimentais e demarcação das parcelas do sistema agroflorestal (SAF – verde), plantio de alta diversidade (PAD – vermelho) e consórcio madeira e lenho (CONS- azul).



**Apêndice 2.** Precipitação, temperatura e umidade relativa do sistema agroflorestal (SAF), plantio de alta diversidade (PAD) e consórcio madeira e lenha (CONS) da área 1 (Nitossolo Vermelho) e área 2 (Argissolo Vermelho Amarelo) durante o pico da época úmida (época 1), fim da época úmida (época 2), pico da seca (época 3) e início da época úmida (época 4).



**Apêndice 3** Porcentagem e número de indivíduos por sistema (sistema agroflorestal - SAF, plantio de alta diversidade -PAD e consórcio madeira e lenha - CONS) e número de indivíduos por área (Área 1 - Nitossolo Vermelho e Área 2 - Argissolo Vermelho Amarelo) das espécies avaliadas no experimento.

		% indivíduos nos sistemas			n° indivíduos por sistema			n° indivíduos por área	
		PAD	SAF	CONS	PAD	SAF	CONS	Área 1	Área 2
<b>Rápido</b>	<b>Área 1</b>	16.8	26.5	28.7	16	25	29	55	51
	<b>Área 2</b>	11.1	37.1	14.8	16	30	20		
<b>Lento</b>	<b>Área 1</b>	18.9	26.5	26.7	18	25	27	31	45
	<b>Área 2</b>	14.6	30.8	19.2	21	25	26		

**Apêndice 4** Lista de espécies identificadas durante a coleta de dados de densidade, riqueza e diversidade de espécies e suas respectivas características funcionais. As espécies pertencem ao plantio de alta diversidade, sistemas agroflorestal, consórcio madeira e lenha da Área 1 (Nitossolo Vermelho).

Espécies	Crescimento	Deciduidade	Fixa nitrogênio	Formato da copa	Densidade	Exigência luminosidade
<i>Aegiphila integrifolia</i> (Jacq.) Moldenke	Rapido	Decídua	Não	Irregular	Leve	Heliófito
<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll.Arg.	Rapido	Perenifolia	Não	Irregular	Leve	Heliófito
<i>Alchornea glandulosa</i> Poepp. & Endl.	Rapido	Perenifolia	Não	Umbeliforme	Leve	Heliófito
<i>Allophylus edulis</i> (A.St.-Hil. et al.) Hieron. ex Niederl.	Rapido	Semidecídua	Não	Globosa	Leve	Esciófito
<i>Aloystia virgata</i> (Ruiz & Pav.) Juss.	Rapido	Decídua	Não	Globosa	Mod. Pesada	Heliófito
<i>Anadenanthera peregrina</i> (Vell.) Brenan var. <i>cebil</i> *	Rapido	Semidecídua	Sim	Umbeliforme	Pesada	Heliófito
<i>Annona sylvatica</i> A.St.-Hil	Lenta	Perenifolia	Não	Globosa	Extr. Leve	Heliófito
<i>Aspidosperma cylindrocarpon</i> Müll.Arg.	Rapido	Decídua	Não	Piramidal	Mod. Pesada	Heliófito
<i>Aspidosperma polyneuron</i> Müll.Arg.	Lenta	Perenifolia	Não	Corimbiforme	Mod. Pesada	Esciófito
<i>Bastardiopsis densiflora</i> (Hook. & Arn.) Hassl.	Rapido	Perenifolia	Não	Irregular	Mod. Pesada	Heliófito
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	Lenta	Perenifolia	Não	Globosa	Mod. Pesada	Esciófito
<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul	Rapido	Perenifolia	Não	Irregular	Leve	Heliófito
<i>Cedrela fissilis</i> Vell.	Lenta	Decídua	Sim	Corimbiforme	Mod. Pesada	Esciófito
<i>Centrolobium tomentosum</i> Guillem. ex Benth.	Rapido	Decídua	Não	Irregular	Mod. Pesada	Heliófito
<i>Chorisia speciosa</i> A.St.-Hil.	Lenta	Decídua	Não	Globosa	Leve	Heliófito
<i>Citharexylum myrianthum</i> Cham.	Rapido	Decídua	Não	Irregular	Mod. Pesada	Heliófito
<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf. *	Lenta	Semidecídua	Não	Globosa	Mod. Pesada	Heliófito
<i>Croton floribundus</i> Spreng.	Rapido	Semidecídua	Sim	Globosa	Mod. Pesada	Heliófito
<i>Dipteryx alata</i> Vogel	Rapido	Perenifolia	Sim	Irregular	Muito pesada	Heliófito
<i>Enterolobium contortisiliquum</i> (Vell.) Morong	Rapido	Decídua	Não	Irregular	Leve	Heliófito
<i>Eugenia uniflora</i> L.	Rapido	Semidecídua	Não	Corimbiforme	Mod. Pesada	Heliófito
<i>Ficus guaranitica</i> Chodat	Lenta	Perenifolia	Não	Irregular	Mod. Pesada	Heliófito
<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	Rapido	Semidecídua	Sim	Irregular	Leve	Heliófito
<i>Handroanthus albus</i> (Cham.) Mattos	Lenta	Decídua	Não	Globosa	Pesada	Heliófito
<i>Handroanthus avellanadae</i> (Lorentz ex Griseb.) Mattos	Lenta	Decídua	Não	Globosa	Pesada	Heliófito
<i>Hymenaea courbaril</i> L. *	Lenta	Semidecídua	Não	Irregular	Pesada	Heliófito
<i>Inga striata</i> Benth. *	Rapido	Semidecídua	Não	Irregular	Mod. Pesada	Heliófito
<i>Luehea divaricata</i> Mart. & Zucc	Rapido	Decídua	Não	Irregular	Mod. Pesada	Heliófito
<i>Machaerium acutifolium</i> Vogel	Rapido	Semidecídua	Não	Irregular	Pesada	Heliófito
<i>Mimosa caesalpiniiifolia</i> Benth	Rapido	Decídua	Não	Densa	Pesada	Heliófito
<i>Myroxylon peruiferum</i> Lf.	Lenta	Decídua	Não	Irregular	Pesada	Heliófito
<i>Nectandra megapotamica</i> (Spreng.) Mez	Lenta	Semidecídua	Não	Globosa	Mod. Pesada	Heliófito
<i>Ormosia arborea</i> (Vell.) Harms	Lenta	Perenifolia	Não	Globosa	Mod. Pesada	Heliófito
<i>Peltophorum dubium</i> (Spreng.) Taub.	Rapido	Decídua	Não	Globosa	Mod. Pesada	Heliófito
<i>Piptadenia gonoacantha</i> (Mart.) J.F.Macbr.	Rapido	Semidecídua	Sim	Irregular	Mod. Pesada	Heliófito
<i>Poecilanthus parviflora</i>	Rapido	Perenifolia	Não	Globosa	Muito pesada	Esciófito
<i>Psidium guajava</i> L.	Rapido	Semidecídua	Não	Globosa	Mod. Pesada	Heliófito
<i>Pterogyne nitens</i> Tul. *	Rapido	Semidecídua	Não	Irregular	Mod. Pesada	Heliófito
<i>Schinus terebinthifolius</i> Raddi	Rapido	Perenifolia	Não	Irregular	Mod. Pesada	Heliófito
<i>Schizolobium parahyba</i> (Vell.) Blake	Rapido	Decídua	Não	Umbeliforme	Muito leve	Heliófito
<i>Senegalia polyphylla</i> (DC.) Britton & Rose	Rapido	Semidecídua	Não	Umbeliforme	Mod. Pesada	Heliófito
<i>Solanum mauritianum</i> Scop.	Rapido	Perenifolia	Não	Irregular	Leve	Heliófito
<i>Solanum pseudoquina</i> A.St.-Hil.	Rapido	Semidecídua	Não	Globosa	Mod. Pesada	Heliófito
<i>Tabernaemontana hystrix</i> Steud.	Rapido	Perenifolia	Não	Irregular	Leve	Heliófito
<i>Trichilia clauseni</i> C.DC.	Rapido	Semidecídua	Não	Irregular	Leve	Esciófito
<i>Trichilia pallida</i> Sw.	Lento	Semidecídua	Não	Globosa	Mod. Pesada	Heliófito
<i>Urera baccifera</i> (L.) Gaudich. ex Wedd.	Rapido	Perenifolia	Não	Irregular	Leve	Heliófito
<i>Zeyheria tuberculosa</i> (Vell.) Bureau ex Verl. *	Lento	Semidecídua	Não	Colunar	Leve	Heliófito

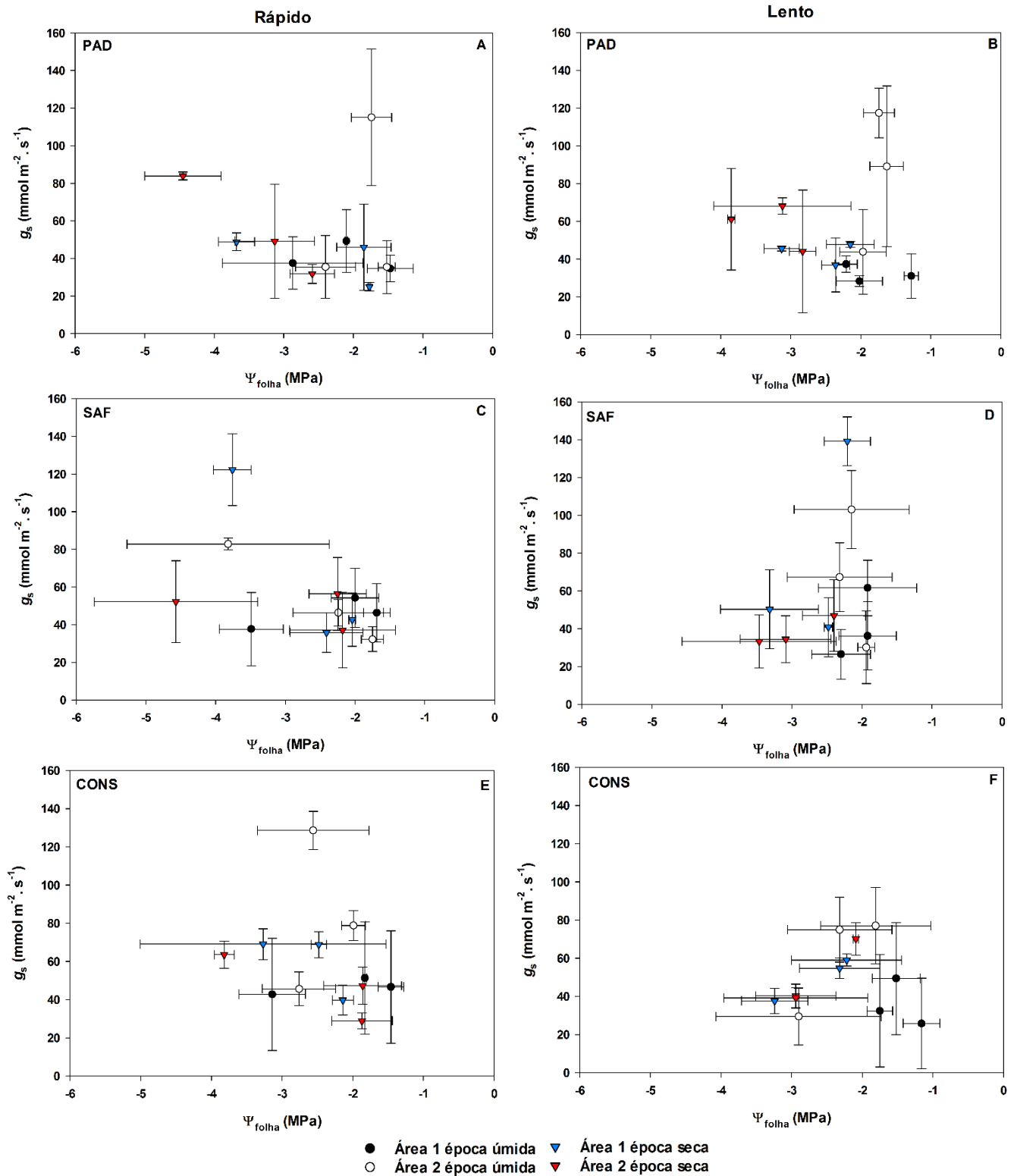
O asterisco destaca as espécies avaliadas no experimento

**Apêndice 5** Lista de espécies identificadas durante a coleta de dados de densidade, riqueza e diversidade de espécies e suas respectivas características funcionais. As espécies pertencem ao plantio de alta diversidade, sistemas agroflorestal, consórcio madeira e lenha da Área 1 (Nitossolo Vermelho).

Espécies	Crescimento	Deciduidade	Fixa nitrogênio	Formato da copa	Densidade	Exigência luminosidade
<i>Aegiphila integrifolia</i> (Jacq.) Moldenke	Rapido	Decídua	Não	Irregular	Leve	Heliófito
<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll.Arg.	Rapido	Perenifolia	Não	Irregular	Leve	Heliófito
<i>Alchornea glandulosa</i> Poepp. & Endl.	Rapido	Perenifolia	Não	Umbeliforme	Leve	Heliófito
<i>Allophylus edulis</i> (A.St.-Hil. et al.) Hieron. ex Niederl.	Rapido	Semidecídua	Não	Globosa	Leve	Esciófito
<i>Aloystia virgata</i> (Ruiz & Pav.) Juss.	Rapido	Decídua	Não	Globosa	Mod. Pesada	Heliófito
<i>Anadenanthera peregrina</i> (Vell.) Brenan var. <i>cebil</i> *	Rapido	Semidecídua	Sim	Umbeliforme	Pesada	Heliófito
<i>Annona sylvatica</i> A.St.-Hil	Lento	Perenifolia	Não	Globosa	Extr. Leve	Heliófito
<i>Aspidosperma cylindrocarpon</i> Müll.Arg.	Rapido	Decídua	Não	Piramidal	Mod. Pesada	Heliófito
<i>Aspidosperma polyneuron</i> Müll.Arg.	Lento	Perenifolia	Não	Corimbiforme	Mod. Pesada	Esciófito
<i>Bastardiopsis densiflora</i> (Hook. & Arn.) Hassl.	Rapido	Perenifolia	Não	Irregular	Mod. Pesada	Heliófito
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	Lento	Perenifolia	Não	Globosa	Mod. Pesada	Esciófito
<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul	Rapido	Perenifolia	Não	Irregular	Leve	Heliófito
<i>Cedrela fissilis</i> Vell.	Lento	Decídua	Sim	Corimbiforme	Mod. Pesada	Esciófito
<i>Centrolobium tomentosum</i> Guillem. ex Benth.	Rapido	Decídua	Não	Irregular	Mod. Pesada	Heliófito
<i>Chorisia speciosa</i> A.St.-Hil.	Lento	Decídua	Não	Globosa	Leve	Heliófito
<i>Citharexylum myrianthum</i> Cham.	Rapido	Decídua	Não	Irregular	Mod. Pesada	Heliófito
<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf. *	Lento	Semidecídua	Não	Globosa	Mod. Pesada	Heliófito
<i>Croton floribundus</i> Spreng.	Rapido	Semidecídua	Sim	Globosa	Mod. Pesada	Heliófito
<i>Dipteryx alata</i> Vogel	Rapido	Perenifolia	Sim	Irregular	Muito pesada	Heliófito
<i>Enterolobium contortisiliquum</i> (Vell.) Morong	Rapido	Decídua	Não	Irregular	Leve	Heliófito
<i>Eugenia uniflora</i> L.	Rapido	Semidecídua	Não	Corimbiforme	Mod. Pesada	Heliófito
<i>Ficus guaranitica</i> Chodat	Lento	Perenifolia	Não	Irregular	Mod. Pesada	Heliófito
<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	Rapido	Semidecídua	Sim	Irregular	Leve	Heliófito
<i>Handroanthus albus</i> (Cham.) Mattos	Lento	Decídua	Não	Globosa	Pesada	Heliófito
<i>Handroanthus avellanadae</i> (Lorentz ex Griseb.) Mattos	Lento	Decídua	Não	Globosa	Pesada	Heliófito
<i>Hymenaea courbaril</i> L. *	Lento	Semidecídua	Não	Irregular	Pesada	Heliófito
<i>Inga striata</i> Benth. *	Rapido	Semidecídua	Não	Irregular	Mod. Pesada	Heliófito
<i>Luehea divaricata</i> Mart. & Zucc	Rapido	Decídua	Não	Irregular	Mod. Pesada	Heliófito
<i>Machaerium acutifolium</i> Vogel	Rapido	Semidecídua	Não	Irregular	Pesada	Heliófito
<i>Mimosa caesalpiniiifolia</i> Benth	Rapido	Decídua	Não	Densa	Pesada	Heliófito
<i>Myroxylon peruiferum</i> Lf.	Lento	Decídua	Não	Irregular	Pesada	Heliófito
<i>Nectandra megapotamica</i> (Spreng.) Mez	Lento	Semidecídua	Não	Globosa	Mod. Pesada	Heliófito
<i>Ormosia arborea</i> (Vell.) Harms	Lento	Perenifolia	Não	Globosa	Mod. Pesada	Heliófito
<i>Peltophorum dubium</i> (Spreng.) Taub.	Rapido	Decídua	Não	Globosa	Mod. Pesada	Heliófito
<i>Piptadenia gonoacantha</i> (Mart.) J.F.Macbr.	Rapido	Semidecídua	Sim	Irregular	Mod. Pesada	Heliófito
<i>Poecilanthus parviflora</i>	Rapido	Perenifolia	Não	Globosa	Muito pesada	Esciófito
<i>Psidium guajava</i> L.	Rapido	Semidecídua	Não	Globosa	Mod. Pesada	Heliófito
<i>Pterogyne nitens</i> Tul. *	Rapido	Semidecídua	Não	Irregular	Mod. Pesada	Heliófito
<i>Schinus terebinthifolius</i> Raddi	Rapido	Perenifolia	Não	Irregular	Mod. Pesada	Heliófito
<i>Schizolobium parahyba</i> (Vell.) Blake	Rapido	Decídua	Não	Umbeliforme	Muito leve	Heliófito
<i>Senegalia polyphylla</i> (DC.) Britton & Rose	Rapido	Semidecídua	Não	Umbeliforme	Mod. Pesada	Heliófito
<i>Solanum mauritanium</i> Scop.	Rapido	Perenifolia	Não	Irregular	Leve	Heliófito
<i>Solanum pseudoquina</i> A.St.-Hil.	Rapido	Semidecídua	Não	Globosa	Mod. Pesada	Heliófito
<i>Tabernaemontana hystrix</i> Steud.	Rapido	Perenifolia	Não	Irregular	Leve	Heliófito
<i>Trichilia clauseni</i> C.DC.	Rapido	Semidecídua	Não	Irregular	Leve	Esciófito
<i>Trichilia pallida</i> Sw.	Lento	Semidecídua	Não	Globosa	Mod. Pesada	Heliófito
<i>Urera baccifera</i> (L.) Gaudich. ex Wedd.	Rapido	Perenifolia	Não	Irregular	Leve	Heliófito
<i>Zeyheria tuberculosa</i> (Vell.) Bureau ex Verl. *	Lento	Semidecídua	Não	Colunar	Leve	Heliófito

O asterisco destaca as espécies avaliadas no experimento

**Apêndice 6** Média e desvio padrão da condutância estomática ( $g_s$ ) em relação ao potencial água da folha ( $\Psi_{\text{folha}}$ ) das espécies de crescimento rápido e lento do sistema agroflorestal (SAF), plantio de alta diversidade (PAD) e consórcio madeira e lenha (CONS) na Área 1 (Nitossolo Vermelho) e Área 2 (Argissolo Vermelho Amarelo) durante a época úmida e seca.



**Apêndice 7** Análise de variância das médias ( $n=3$ ) das épocas (úmida e seca) e crescimentos (rápido e lento) da condutância estomática ( $g_s$ ), potencial água da folha ( $\Psi_{\text{folha}}$ ), conteúdo relativo de água (CRA), taxa de transpiração (E), eficiência do uso da água (EUA) e carbono total da folha (%C) no sistema agroflorestal (SAF) da área 1 (Nitossolo Vermelho) e área 2 (Argissolo Vermelho Amarelo).

	SAF	$g_s$ (mmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )		$\Psi_{\text{folha}}$ (MPa)		CRA (%)		E (mmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )		EUA ( $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$ )		%C (%)		
		Área 1	Área 2	Área 1	Área 2	Área 1	Área 2	Área 1	Área 2	Área 1	Área 2	Área 1	Área 2	
<b>Épocas</b>	Úmida	37.06 ± 4.96	50.92 ± 6.27	-2.06 ± 0.11	-2.07 ± 0.19	72.36 ± 1.89	57.63 ± 2.69 B	1.49 ± 0.12 A	1.78 ± 0.34	7.13 ± 0.47 A	6.78 ± 0.66 A	50.52 ± 0.56 A	49.34 ± 0.52	
	Seca	58.74 ± 5.11	44.22 ± 5.33	-2.12 ± 0.09	-3.25 ± 0.14	65.82 ± 1.61	69.45 ± 2.28 A	0.98 ± 0.13 B	2.40 ± 0.38	3.66 ± 0.49 B	1.17 ± 0.61 B	56.53 ± 0.54 B	54.05 ± 0.48	
<b>Crescimento</b>	Rápido	39.24 ± 5.03	56.01 ± 5.82	-2.13 ± 0.10	-2.82 ± 0.17	73.99 ± 1.76	68.34 ± 2.50 A	1.23 ± 0.12	1.89 ± 0.33	5.88 ± 0.48	4.09 ± 0.69	53.34 ± 0.57	51.97 ± 0.50	
	Lento	56.55 ± 5.13	39.14 ± 5.89	-2.05 ± 0.16	-2.50 ± 0.13	64.20 ± 1.85	58.75 ± 2.54 B	1.23 ± 0.15	2.28 ± 0.35	4.92 ± 0.50	3.86 ± 0.71	53.62 ± 0.60	51.42 ± 0.48	
<b>Épocas x Cresc.</b>	<b>Úmida</b>	Rápido	40.99 ± 7.02 Aa	67.61 ± 8.87 Aa	-2.47 ± 0.16 Bb	-2.42 ± 0.26 Ab	79.83 ± 2.68 Aa	62.32 ± 3.80	1.28 ± 0.17	1.47 ± 0.50	7.76 ± 0.66	7.14 ± 0.93	49.99 ± 0.80	48.32 ± 0.73 Ba
		Lento	33.13 ± 7.22 Ba	34.24 ± 7.54 Ab	-1.64 ± 0.13Aa	-1.73 ± 0.20 Aa	64.95 ± 2.28 Ab	52.95 ± 3.23	1.70 ± 0.18	2.09 ± 0.42	6.51 ± 0.70	6.41 ± 0.92	50.94 ± 0.85	50.45 ± 0.68 Ba
	<b>Seca</b>	Rápido	37.49 ± 7.12 Ab	44.41 ± 8.91 Aa	-1.79 ± 0.19 Aa	-3.22 ± 0.29 Ba	68.24 ± 2.70 Ba	74.36 ± 3.84	1.18 ± 0.14	2.33 ± 0.52	4.00 ± 0.69	1.03 ± 0.98	56.69 ± 0.78	55.67 ± 0.75 Aa
		Lento	79.98 ± 7.24 Aa	44.03 ± 7.58 Aa	-2.45 ± 0.18 Ab	-3.28 ± 0.17 Ba	63.55 ± 2.21 Aa	64.45 ± 3.25	0.77 ± 0.20	2.46 ± 0.56	3.33 ± 0.78	1.31 ± 1.00	56.31 ± 0.75	52.51 ± 0.65 Ab
<b>Significância</b>	Épocas	P <0.05	P <0.05	N.S.	N.S.	P <0.001	P <0.01	P <0.01	N.S.	P <0.001	P <0.001	P <0.001	N.S.	
	Crescimento	P <0.01	N.S.	N.S.	P <0.001	P <0.05	P <0.001	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	P <0.001	
	Épocas x Cresc.	P <0.001	P <0.05	P <0.001	P <0.05	P <0.05	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	P <0.001	

Os dados foram submetidos à análise de variância (ANOVA) two-way e posterior teste Fisher LSD (significância de 5%) entre as épocas e crescimentos. Os valores de  $P < 0.001$ ,  $< 0.01$  e  $< 0.05$  indicam diferença significativa e N.S. não significativo. Letras iguais na coluna, maiúsculas entre épocas e minúsculas entre crescimentos, não diferem estatisticamente.



**Apêndice 8** Análise de variância das médias ( $n=3$ ) das épocas (úmida e seca) e crescimentos (rápido e lento) da condutância estomática ( $g_s$ ), potencial água da folha ( $\Psi_{\text{folha}}$ ), conteúdo relativo de água (CRA), taxa de transpiração (E), eficiência do uso da água (EUA) e carbono total da folha (%C) no plantio de alta diversidade (PAD) da área 1 (Nitossolo Vermelho) e área 2 (Argissolo Vermelho Amarelo).

	PAD	$g_s$ (mmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )		$\Psi_{\text{folha}}$ (MPa)		CRA (%)		E (mmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )		EUA ( $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$ )		%C (%)		
		Área 1	Área 2	Área 1	Área 2	Área 1	Área 2	Área 1	Área 2	Área 1	Área 2	Área 1	Área 2	
<b>Épocas</b>	Úmida	40.77 ± 3.26	54.45 ± 8.04	-1.80 ± 0.14 A	-1.83 ± 0.17 A	73.23 ± 2.92	64.33 ± 2.00 B	1.54 ± 0.22	1.43 ± 0.13	5.38 ± 0.70	3.65 ± 0.35	51.12 ± 0.60 B	49.23 ± 0.42 B	
	Seca	42.88 ± 2.82	57.94 ± 6.65	-2.67 ± 0.11 B	-3.17 ± 0.14 B	69.33 ± 2.28	70.72 ± 1.85 A	1.05 ± 0.25	1.07 ± 0.14	4.83 ± 0.79	2.22 ± 0.37	55.78 ± 0.65 A	51.87 ± 0.45 A	
<b>Crescimento</b>	Rápido	41.13 ± 3.05	65.80 ± 7.38	-2.49 ± 0.13 B	-2.56 ± 0.16	74.92 ± 2.62	70.95 ± 1.93 A	1.56 ± 0.24	1.34 ± 0.13	5.67 ± 0.75	3.41 ± 0.36	53.21 ± 0.62	50.00 ± 0.48	
	Lento	42.52 ± 3.15	46.60 ± 7.40	-1.98 ± 0.19 A	-2.44 ± 0.12	67.76 ± 2.69	64.16 ± 1.95 B	1.03 ± 0.28	1.16 ± 0.13	4.54 ± 0.80	2.46 ± 0.39	53.52 ± 0.65	51.01 ± 0.49	
<b>Épocas x Cresc.</b>	<b>Úmida</b>	Rápido	37.01 ± 4.61	72.22 ± 11.37 Aa	-2.04 ± 0.20	-2.05 ± 0.24	80.91 ± 4.13 Aa	68.19 ± 2.84	1.66 ± 0.31	1.37 ± 0.18	5.43 ± 0.99	3.57 ± 0.50 Aa	50.21 ± 0.85	48.76 ± 0.59
		Lento	44.53 ± 4.00	36.68 ± 9.40 Bb	-1.56 ± 0.15	-1.61 ± 0.20	65.54 ± 3.24 Ab	60.40 ± 2.62	1.43 ± 0.36	1.48 ± 0.20	5.33 ± 1.12	3.74 ± 0.52 Aa	51.88 ± 0.92	49.65 ± 0.61
	<b>Seca</b>	Rápido	45.24 ± 4.63	59.37 ± 11.40 Ba	-2.94 ± 0.24	-3.06 ± 0.28	68.81 ± 4.17 Ba	73.66 ± 2.78	1.46 ± 0.28	1.31 ± 0.16	5.91 ± 1.00	3.24 ± 0.48 Aa	56.22 ± 0.81	51.25 ± 0.55
		Lento	40.52 ± 4.01	56.52 ± 9.32 Aa	-2.39 ± 0.19	-3.26 ± 0.17	69.88 ± 3.28 Aa	67.79 ± 2.65	0.63 ± 0.40	0.83 ± 0.22	3.75 ± 1.14	1.19 ± 0.55 Bb	55.15 ± 0.96	52.38 ± 0.64
<b>Significância</b>	Épocas	N.S.	N.S.	P <0.01	P <0.001	N.S.	P <0.05	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	P <0.001	P <0.001	
	Crescimento	N.S.	P <0.05	P <0.001	N.S.	N.S.	P <0.05	N.S.	N.S.	N.S.	P <0.01	N.S.	N.S.	
	Épocas x Cresc.	N.S.	P <0.05	N.S.	N.S.	P <0.05	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	P <0.05	N.S.	N.S.	

Os dados foram submetidos à análise de variância (ANOVA) two-way e posterior teste Fisher LSD (significância de 5%) entre as épocas e crescimentos. Os valores de  $P < 0.001$ ,  $< 0.01$  e  $< 0.05$  indicam diferença significativa e N.S. não significativo. Letras iguais na coluna, maiúsculas entre épocas e minúsculas entre crescimentos, não diferem estatisticamente.

**Apêndice 9** Análise de variância das médias ( $n=3$ ) das épocas (úmida e seca) e crescimentos (rápido e lento) da condutância estomática ( $g_s$ ), potencial água da folha ( $\Psi_{\text{folha}}$ ), conteúdo relativo de água (CRA), taxa de transpiração (E), eficiência do uso da água (EUA) e carbono total da folha (%C) no consórcio madeira e lenha (CONS) da área 1 (Nitossolo Vermelho) e área 2 (Argissolo Vermelho Amarelo).

	CONS	$g_s$ (mmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )		$\Psi_{\text{folha}}$ (MPa)		CRA (%)		E (mmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )		EUA ( $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$ )		%C (%)		
		Área 1	Área 2	Área 1	Área 2	Área 1	Área 2	Área 1	Área 2	Área 1	Área 2	Área 1	Área 2	
<b>Épocas</b>	Úmida	39.55 ± 4.86 B	80.73 ± 9.49	-1.84 ± 0.17 A	-2.12 ± 0.14 A	50.53 ± 2.67 B	73.38 ± 2.96	1.50 ± 0.14 A	1.85 ± 0.30	6.07 ± 0.61 A	3.41 ± 0.43	51.12 ± 0.32	40.48 ± 0.64	
	Seca	51.10 ± 4.28 A	43.31 ± 8.41	-2.78 ± 0.14 B	-2.59 ± 0.13 B	54.01 ± 2.25 A	71.12 ± 2.67	0.93 ± 0.13 B	1.28 ± 0.32	4.53 ± 0.68 B	2.71 ± 0.42	54.71 ± 0.35	54.00 ± 0.62	
<b>Crescimento</b>	Rápido	53.17 ± 4.58 A	88.61 ± 8.92	-2.67 ± 0.15 B	-2.84 ± 0.14 B	52.68 ± 2.48	68.14 ± 2.82 B	1.44 ± 0.15 A	1.63 ± 0.35	4.50 ± 0.65 B	3.46 ± 0.46	52.38 ± 0.31	54.01 ± 0.68	
	Lento	37.48 ± 4.55 B	35.43 ± 8.95	-1.95 ± 0.19 A	-1.87 ± 0.18 A	51.79 ± 2.51	76.45 ± 2.88 A	1.00 ± 0.16 B	1.51 ± 0.37	6.09 ± 0.70 A	2.67 ± 0.50	53.46 ± 0.39	49.47 ± 0.70	
<b>Épocas x Cresc.</b>	<b>Úmida</b>	Rápido	43.88 ± 6.87 Ba	123.95 ± 13.30 Aa	-2.14 ± 0.24 Ab	-2.72 ± 0.20 Ab	50.22 ± 3.79	66.13 ± 4.19	1.84 ± 0.21	1.97 ± 0.42	4.99 ± 0.86	3.29 ± 0.66	49.75 ± 0.45 Bb	52.89 ± 0.90 Aa
		Lento	35.21 ± 6.06 Ab	37.50 ± 11.89 Aa	-1.54 ± 0.20 Aa	-1.52 ± 0.19 Aa	50.73 ± 3.18	80.63 ± 3.78	1.17 ± 0.19	1.73 ± 0.48	7.14 ± 0.92	3.53 ± 0.69	52.64 ± 0.42 Ba	52.86 ± 0.94 Aa
	<b>Seca</b>	Rápido	62.46 ± 6.85 Aa	53.27 ± 13.24 Ba	-3.20 ± 0.28 Bb	-2.96 ± 0.25 Aa	55.13 ± 3.82	70.01 ± 4.23	1.04 ± 0.24	1.29 ± 0.51	4.01 ± 0.95	3.62 ± 0.70	55.14 ± 0.47 Aa	55.14 ± 0.92 Aa
		Lento	39.74 ± 6.09 Ab	33.36 ± 11.81 Ab	-2.36 ± 0.17 Ba	-2.21 ± 0.17 Ba	52.86 ± 3.12	72.24 ± 3.81	0.83 ± 0.23	1.28 ± 0.55	5.04 ± 0.84	1.80 ± 0.73	54.47 ± 0.50 Ab	46.07 ± 0.97 Bb
<b>Significância</b>	Épocas	P <0.001	P <0.001	P <0.001	P <0.001	P <0.001	N.S.	P <0.05	N.S.	P <0.05	N.S.	P <0.05	P <0.001	
	Crescimento	P <0.05	P <0.01	P <0.001	P <0.05	N.S.	P <0.05	P <0.01	N.S.	P <0.05	N.S.	P <0.001	P <0.001	
	Épocas x Cresc.	P <0.05	P <0.05	P <0.05	P <0.05	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	P <0.001	P <0.05	

Os dados foram submetidos à análise de variância (ANOVA) two-way e posterior teste Fisher LSD (significância de 5%) entre as épocas e crescimentos. Os valores de  $P <0.001$ ,  $<0.01$  e  $<0.05$  indicam diferença significativa e N.S. não significativo. Letras iguais na coluna, maiúsculas entre épocas e minúsculas entre crescimentos, não diferem estatisticamente.