

# RESSALVA

Atendendo solicitação do(a)  
autor(a), o texto completo desta tese  
será disponibilizado somente a partir  
de 28/02/2021.



**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 conseqüentemente 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 Brasilica*, 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).

## 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.