

**JOÃO PAULO RODRIGUES LEITE**

**RESPOSTAS ECOFISIOLÓGICAS DE ESPÉCIES REGENERANTES E  
IMPLICAÇÕES PARA A MONTAGEM DE COMUNIDADES EM FLORESTAS  
RESTAURADAS**

**Botucatu**

**2025**



**JOÃO PAULO RODRIGUES LEITE**

**RESPOSTAS ECOFISIOLÓGICAS DE ESPÉCIES REGENERANTES E  
IMPLICAÇÕES PARA A MONTAGEM DE COMUNIDADES EM FLORESTAS  
RESTAURADAS**

Dissertação apresentada à Faculdade de Ciências Agronômicas da Unesp Câmpus de Botucatu, para obtenção do título de Mestre em Ciência Florestal.

Orientador: Prof. Dr. Diego Sotto Podadera

Coorientadora: Profa. Dra. Vera Lex Engel

**Botucatu**

**2025**

L533r

Leite, João Paulo Rodrigues

Respostas ecofisiológicas de espécies regenerantes e implicações para a montagem de comunidades em florestas restauradas / João Paulo Rodrigues

Leite. -- Botucatu, 2025

168 p. : il., tabs., fotos, mapas

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista (UNESP),  
Faculdade de Ciências Agrônômicas, Botucatu

Orientador: Diego Sotto Podadera

Coorientadora: Vera Lex Engel

1. Ecofisiologia vegetal. 2. Restauração ecológica. 3. Atributos funcionais. 4.  
Indicadores ecológicos. 5. Floresta Estacional Semidecidual. I. Título.



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA

Câmpus de Botucatu



## CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

Título:

RESPOSTAS ECOFISIOLÓGICAS DE ESPÉCIES REGENERANTES E IMPLICAÇÕES PARA A MONTAGEM DE COMUNIDADES EM FLORESTAS RESTAURADAS

AUTOR: JOÃO PAULO RODRIGUES LEITE

ORIENTADOR: DIEGO SOTTO PODADERA

COORDINADORA: VERA LEX ENGEL

Aprovado como parte das exigências para obtenção do Título de Mestre em Ciência Florestal, pela Comissão Examinadora:

Documento assinado digitalmente  
**DIEGO SOTTO PODADERA**  
Data: 29/08/2025 10:28:27-0300  
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Prof. Dr. DIEGO SOTTO PODADERA (Participação Virtual)  
Ciência Florestal, Solos e Ambiente / Faculdade de Ciências Agrômicas de Botucatu

Documento assinado digitalmente  
**FELIPE GIROTTO CAMPOS**  
Data: 29/08/2025 17:18:43-0300  
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Pós-Doutorando FELIPE GIROTTO CAMPOS (Participação Virtual)  
IB UNESP / Rio Claro

Felipe Wanderley de Amorim:05687879609  
Prof. Dr. FELIPE WANDERLEY DE AMORIM (Participação Virtual)  
Biodiversidade e Bioestatística / Instituto de Biociências de Botucatu UNESP

Digitally signed by Felipe Wanderley de Amorim:05687879609  
DN: cn=Felipe Wanderley de Amorim:05687879609, ou=UNESP - Universidade Estadual Paulista Julio de Mesquita Filho, o=ICPEdu, c=BR

Botucatu, 28 de agosto de 2025.



## DEDICATÓRIAS

Às pessoas mais importantes da minha vida, meus pais, Paulo Marciano Leite e Elizana Maria Rodrigues, e ao meu irmão, João Pedro Rodrigues Leite, pela base sólida de amor, confiança e apoio incondicional que sempre me ofereceram. Com eles aprendi que a verdadeira força de uma família não reside simplesmente em sua forma ou definição, vem das pessoas que a compõem, e que a bondade, o cuidado e a generosidade de cada um é o que transforma o convívio familiar em um espaço de aprendizado, coletividade e crescimento.

À minha companheira de vida, Marina Alvarado de Medeiros, presença constante de amor, apoio e inspiração em todos os caminhos que percorro. Mais do que o afeto, admiro a tua força e coragem, firmeza e ternura. O que mais valorizo em nossa caminhada não é apenas o afeto ou o cuidado, mas o companheirismo que nos permite crescer juntos, o respeito que nos mantém lado a lado e a amizade que transforma momentos simples em experiências memoráveis. À tu, tatu.

À minha avó Maria José Leite (Vó Maria), que, com sua força, sabedoria e ternura, e energia incansável, continua a me ensinar e inspirar todos os dias.

À memória dos meus avôs José Marciano Leite (Vô Leite) e Nelson Rodrigues da Silva (Vô Nelson) e da minha amada avó Cleuza Maria Pereira Rodrigues (Vó Cleuza), que partiram, mas permanecem vivos em minhas lembranças e em tudo o que sou.

À memória do meu tio José Santana Leite (Tio Zé), que partiu há pouco, homem de coração bondoso, caráter íntegro e força admirável.

Às repúblicas que me acolheram, minha segunda família República Ressaca e República Vende 4, e a sempre memorável “Comuna”, verdadeiros lares e espaços de convivência que marcaram minha trajetória. Agradeço pelas risadas, pelas histórias e pelas amizades que moldaram quem me tornei e que guardo com muito carinho.

À memória de todas as crianças, mulheres e homens da Palestina, vítimas do projeto colonial fascista financiado e protegido por uma potência imperial, com a bênção silenciosa do mundo que se diz civilizado. Que esta dor, que não é isolada, ecoe e nos lembre diariamente das vidas nas periferias do Brasil, nos territórios indígenas invadidos, entre os que pereceram pela covid-19 sem oxigênio ou vacina,

os que fogem de enchentes e secas extremas, e todos os rincões onde a vida é negada pelo lucro. Todas são faces da mesma barbárie: um capitalismo que, em sua busca infinita por acumulação, não hesita em promover genocídio, negar saúde e incinerar o planeta, e que trata a vida, em todas as suas formas, como uma simples commodity. Àqueles que resistem, minha eterna reverência.

## **AGRADECIMENTOS**

A realização deste trabalho só foi possível graças ao apoio, aprendizado e companheirismo de muitas pessoas que marcaram minha caminhada acadêmica e pessoal.

Aos amigos e colegas de trabalho Guilherme José Mores e Antônio Wesly Batista, pelo companheirismo e por todos os momentos de descontração e inúmeras risadas compartilhadas ao longo dessa jornada. Companheiros de jornada na pesquisa com os quais aprendi valiosas lições e compartilhei desafios e aprendizados.

Aos amigos Paulo e Mari Carmen, pela amizade sincera, e aos demais colegas de pós-graduação, em especial Débora, cuja ajuda foi essencial para a concretização deste trabalho.

A todos que estiveram comigo em campo, especialmente Victor, pelo apoio incansável durante as madrugadas de trabalho, quando a persistência se tornou tão necessária quanto a ciência.

Aos integrantes do Laboratório de Ecologia e Restauração Florestal (LERF) da UNESP de Botucatu, onde iniciei e cresci como pesquisador, e ao Laboratório de Restauração e Silvicultura Tropical (RESTROP), que nasce em continuidade a esse legado e já se afirma, passo a passo, como um espaço de formação e transformação coletiva.

Ao meu orientador, Prof. Dr. Diego Sotto Podadera, pela orientação firme, pela confiança depositada em mim e por abrir horizontes que ultrapassam as páginas desta dissertação.

À minha orientadora durante a graduação e coorientadora durante o mestrado, Profa. Dra. Vera Lex Engel, que me ensinou grande parte do que sei sobre restauração ecológica, exemplo ímpar de professora, cientista e ser humano, fundamental em minha formação.

Aos servidores da Universidade Estadual Paulista, campus de Botucatu, em especial à Rosângela, secretária do Departamento de Ciência Florestal, Solos e Ambiente (FCA/UNESP), cujo apoio foi fundamental, inclusive para a realização deste trabalho.

Ao Prof. Dr. Luiz Fernando Rolim de Almeida, Dr. Luciano Pereira e Dr. Angelo Albano da Silva Bertholdi, agradeço pelo apoio prestado, seja por meio de orientações, seja pela disponibilização de equipamentos para realização da pesquisa.

A todos e todas que, de diferentes formas, contribuíram para esta trajetória, registro aqui minha gratidão mais profunda. Arriscar-me a citar o nome de todas as pessoas seria correr o risco de esquecer alguém e cometer uma injustiça gigantesca.

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

*"[...] A verdade, a ciência inteira vive subjugada por essa coisa que é a técnica. Há muito tempo não existe alguém que pense com a liberdade que aprendemos a chamar de cientista. [...] Toda pessoa que seja capaz de trazer uma inovação é capturada pela máquina de fazer coisas, da mercadoria. Os laboratórios planejam com antecedência a publicação das descobertas em função dos mercados que eles próprios configuram para esses aparatos, com o único propósito de fazer a roda continuar a girar. [...] Recurso natural para quem? Desenvolvimento sustentável para quê? O que é preciso sustentar? [...] Devíamos admitir a natureza como uma imensa multidão de formas, incluindo cada pedaço de nós, que somos parte de tudo. [...] E nós criamos essa abstração de unidade, o homem como medida das coisas, e saímos por aí atropelando tudo, num convencimento geral até que todos aceitem que existe uma humanidade com o mesmo protocolo, agindo no mundo à nossa disposição, pegando o que a gente quiser."*

— KRENAK, Ailton. Ideias para adiar o fim do mundo. São Paulo: Companhia das Letras, 2019.

*"La historia es un profeta con la mirada vuelta hacia atrás: por lo que fue, y contra lo que fue, anuncia lo que será. [...] Jardines convertidos en desiertos, campos abandonados, montañas agujereadas, aguas estancadas [...]. Laboratorios científicos del gobierno, de las universidades y de las grandes corporaciones avergüenzan la imaginación con el ritmo febril de sus invenciones y descubrimientos, pero la nueva tecnología no ha encontrado la manera de prescindir de los materiales básicos que la naturaleza, y sólo ella, proporciona [...]. Técnicas modernas de producción [...] son aplicadas de tal manera que, en vez de ayudar a los suelos, los envenenan para ganar el máximo en el mínimo de tiempo [...]. Los impuestos que las empresas pagan al Estado no compensan en modo alguno el agotamiento inflexible de los recursos minerales que la naturaleza ha concedido pero que no renovará [...]. ¿América Latina es una región del mundo condenada a la humillación y a la pobreza? [...] ¿No será la desgracia un producto de la historia, hecha por los hombres y que por los hombres, por lo tanto, puede ser deshecha?"*

— GALEANO, Eduardo. Las venas abiertas de América Latina. Montevideu: Siglo XXI Editores, 1971.

*"The economic anarchy of capitalist society as it exists today is, in my opinion, the real source of the evil. We see before us a huge community of producers the members of which are unceasingly striving to deprive each other of the fruits of their collective labor. Production is carried on for profit, not for use. There is no provision that all those able and willing to work will always be in a position to find employment; an 'army of unemployed' almost always exists. Unlimited competition leads to a huge waste of labor, and to that crippling of the social consciousness of individuals. This crippling of individuals I consider the worst evil of capitalism. Our whole educational system suffers from this evil. An exaggerated competitive attitude is inculcated into the student, who is trained to worship acquisitive success as a preparation for his future career. [...] I am convinced there is only one way to eliminate these grave evils, namely through the establishment of a socialist economy, accompanied by an educational system which would be oriented toward social goals. In such an economy, the means of production are owned by society itself and are utilized in a planned fashion. [...] The real purpose of socialism is precisely to overcome and advance beyond the predatory phase of human development. Socialism is directed towards a social-ethical end. Nevertheless, it is necessary to remember that a planned economy is not yet socialism. [...] The achievement of socialism requires the solution of some extremely difficult socio-political problems [...]"*

— EINSTEIN, Albert. Why Socialism? Monthly Review, Nova York, v. 1, n. 1, p. 9–15, 1949. Disponível em: <https://monthlyreview.org/articles/why-socialism/>. Acesso em: 16 set. 2025.



## RESUMO

A restauração ecológica enfrenta o desafio de compreender como diferentes sistemas de restauração modulam a estrutura da vegetação, as condições microclimáticas e os mecanismos ecofisiológicos que determinam a regeneração natural. Neste estudo, avaliamos sistemas de restauração com 27 anos e florestas referência quanto à estrutura, condições microclimáticas e respostas ecofisiológicas de espécies presentes na regeneração, com foco em *Trichilia pallida*, *Trichilia clausenii* e *Casearia sylvestris*. Foram medidos o índice de área foliar (IAF), variáveis microclimáticas (temperatura, umidade relativa, déficit de pressão de vapor e umidade do solo) e seis atributos ecofisiológicos agrupados em parâmetros de atividade fotoquímica ( $F_v/F_m$ ,  $Y(II)$  e NPQ) e hídricos ( $\Psi_{\text{midday}}$ ,  $P_{50}$  e margem de segurança hidráulica). No primeiro capítulo, mostramos que as florestas de referência mantiveram condições microclimáticas atmosféricas mais amenas, enquanto os sistemas de restauração, especialmente em solos arenosos, apresentaram maior umidade do solo e  $\Psi_{\text{midday}}$  menos negativos para *Trichilia*. Os valores de IAF não seguiram um padrão definido, indicando que isoladamente não prediz as condições microclimáticas ou as respostas ecofisiológicas. A NPQ apresentou valores mais altos nos sistemas de restauração sobre solo arenoso. No segundo capítulo, destacamos que a NPQ foi o único preditor individual significativo da abundância de *T. pallida*, explicando 48,5% da variação, enquanto o gradiente hidráulico correlacionou-se negativamente com abundância ( $P_{50}$  menos negativo e margem de segurança hidráulica reduzida). Em síntese, o IAF isolado não garante condições microclimáticas mais amenas nem padrões consistentes de resposta ecofisiológica; a NPQ é um indicador e preditor individual relevante; e a avaliação integrada dos atributos ecofisiológicos, especialmente os traços hidráulicos, constitui uma ferramenta promissora para o monitoramento e a seleção de espécies e estratégias de plantio adaptadas às condições locais.

Palavras-chave: NPQ; índice de área foliar; atributos funcionais; Mata Atlântica; Floresta Estacional Semidecidual; indicadores ecológicos.



## ABSTRACT

Ecological restoration faces the challenge of understanding how different restoration systems modulate vegetation structure, microclimatic conditions, and ecophysiological mechanisms that drive natural regeneration. In this study, we evaluated 27-year-old restoration plantings and reference forests regarding forest structure, microclimatic conditions, and ecophysiological responses of regenerating species, focusing on *Trichilia pallida*, *Trichilia clausenii*, and *Casearia sylvestris*. We measured the Leaf Area Index (LAI), microclimatic variables (air temperature, relative humidity, vapor pressure deficit, and soil moisture), and six ecophysiological traits grouped into photochemical activity parameters (Fv/Fm, Y(II), and NPQ) and hydraulic parameters ( $\Psi_{\text{midday}}$ , P<sub>50</sub>, and hydraulic safety margin). In the first chapter, we found that reference forests maintained milder atmospheric microclimates, whereas restoration systems, particularly those on sandy soils, showed higher soil moisture and less negative  $\Psi_{\text{midday}}$  values for *Trichilia*, indicating lower water stress. LAI values showed no consistent pattern, suggesting that LAI alone does not predict microclimatic conditions or ecophysiological responses. NPQ values were higher in restoration systems established on sandy soils. In the second chapter, NPQ emerged as the only significant individual predictor of *T. pallida* abundance, explaining 48.5% of the observed variation, while the hydraulic gradient was negatively correlated with total abundance (less negative P<sub>50</sub> and reduced hydraulic safety margin). In summary, LAI alone does not ensure milder microclimatic conditions or consistent ecophysiological patterns; NPQ is a relevant indicator and individual predictor, and the integrated assessment of ecophysiological attributes, particularly hydraulic traits, represents a promising tool for monitoring and for selecting species and planting strategies adapted to local site conditions.

Keywords: NPQ; leaf area index; functional traits; Atlantic Forest; seasonal semideciduous forest; ecological indicators.



## LISTA DE ABREVIACÕES

|                        |                                                                                                                  |
|------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| DAP                    | Diâmetro à altura do peito                                                                                       |
| DPV                    | Déficit de Pressão de Vapor ( <i>Vapor Pressure Deficit</i> – VPD, no <i>Abstract</i> )                          |
| Fv/Fm                  | Eficiência quântica máxima do fotossistema II                                                                    |
| IAF                    | Índice de Área Foliar ( <i>Leaf Area Index</i> – LAI, no <i>Abstract</i> )                                       |
| LiDAR                  | <i>Light Detection and Ranging</i>                                                                               |
| NPQ                    | Dissipação não fotoquímica ( <i>non-photochemical quenching</i> )                                                |
| P <sub>50</sub>        | Potencial hídrico correspondente a 50% de perda de condutividade hidráulica (resistência do xilema ao embolismo) |
| PSII                   | Fotossistema II                                                                                                  |
| Y(II)                  | Rendimento quântico efetivo do fotossistema II                                                                   |
| $\Psi_{\text{midday}}$ | Potencial hídrico foliar ao meio-dia                                                                             |



## SUMÁRIO

|                                                                                                                                                                                                 |           |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------|
| <b>INTRODUÇÃO GERAL .....</b>                                                                                                                                                                   | <b>21</b> |
| <b>CAPÍTULO 1 - RELAÇÕES ENTRE ESTRUTURA DA VEGETAÇÃO, CONDIÇÕES MICROCLIMÁTICAS E RESPOSTAS ECOFISIOLÓGICAS DE REGENERANTES EM ÁREAS RESTAURADAS NA FLORESTA ESTACIONAL SEMIDECIDUAL .....</b> | <b>27</b> |
| <b>RESUMO.....</b>                                                                                                                                                                              | <b>27</b> |
| <b>ABSTRACT.....</b>                                                                                                                                                                            | <b>28</b> |
| <b>1. INTRODUÇÃO .....</b>                                                                                                                                                                      | <b>30</b> |
| <b>2. MATERIAL E MÉTODOS .....</b>                                                                                                                                                              | <b>33</b> |
| <b>2.1. LOCALIZAÇÃO E CARACTERIZAÇÃO DA ÁREA DE ESTUDO .....</b>                                                                                                                                | <b>33</b> |
| <b>2.2. DELINEAMENTO EXPERIMENTAL .....</b>                                                                                                                                                     | <b>37</b> |
| 2.2.1. Seleção das espécies utilizadas no Estudo .....                                                                                                                                          | 40        |
| <b>2.3. CARACTERIZAÇÃO DA ESTRUTURA DA VEGETAÇÃO E UMIDADE DO SOLO .....</b>                                                                                                                    | <b>43</b> |
| 2.3.1. Índice de área foliar .....                                                                                                                                                              | 44        |
| 2.3.2. Umidade do solo .....                                                                                                                                                                    | 45        |
| <b>2.4. CARACTERIZAÇÃO DAS CONDIÇÕES MICROCLIMÁTICAS.....</b>                                                                                                                                   | <b>47</b> |
| <b>2.5. ATRIBUTOS FUNCIONAIS.....</b>                                                                                                                                                           | <b>48</b> |
| <b>2.6. ANÁLISE DE DADOS.....</b>                                                                                                                                                               | <b>51</b> |
| <b>3. RESULTADOS.....</b>                                                                                                                                                                       | <b>53</b> |
| <b>3.1. CARACTERIZAÇÃO DAS ÁREAS DE ESTUDO.....</b>                                                                                                                                             | <b>53</b> |
| 3.1.1. Índice de área foliar .....                                                                                                                                                              | 53        |
| 3.1.2. Condições microclimáticas na estação seca.....                                                                                                                                           | 54        |
| 3.1.3. Conteúdo volumétrico de água no solo.....                                                                                                                                                | 58        |
| <b>3.2. RESPOSTAS ECOFISIOLÓGICAS NOS MODELOS DE RESTAURAÇÃO E REFERÊNCIA.....</b>                                                                                                              | <b>65</b> |
| 3.2.1. Atividade fotoquímica.....                                                                                                                                                               | 65        |
| 3.2.2. Potencial hídrico foliar ao meio-dia .....                                                                                                                                               | 68        |
| <b>4. DISCUSSÃO .....</b>                                                                                                                                                                       | <b>73</b> |

|                                                                                                                                                              |            |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------|
| <b>4.1. ESTRUTURA DA VEGETAÇÃO E CONDIÇÕES MICROCLIMÁTICAS NOS DIFERENTES TRATAMENTOS .....</b>                                                              | <b>73</b>  |
| 4.1.1. Estrutura do dossel e índice de área foliar .....                                                                                                     | 73         |
| 4.1.2. Condições Microclimáticas na Estação Seca .....                                                                                                       | 76         |
| 4.1.3. Conteúdo Volumétrico de Água no Solo.....                                                                                                             | 82         |
| <b>4.2. COMPARAÇÃO DAS RESPOSTAS ECOFISIOLÓGICAS ENTRE OS TRATAMENTOS.....</b>                                                                               | <b>84</b>  |
| 4.2.1. Atividade fotoquímica .....                                                                                                                           | 84         |
| 4.2.1. Potencial hídrico foliar ao meio-dia .....                                                                                                            | 95         |
| <b>4.3. INTERPRETAÇÃO INTEGRADA DAS RESPOSTAS ECOFISIOLÓGICAS ENTRE OS TRATAMENTOS.....</b>                                                                  | <b>98</b>  |
| <b>5. CONCLUSÕES.....</b>                                                                                                                                    | <b>106</b> |
| <b>6. REFERÊNCIAS.....</b>                                                                                                                                   | <b>110</b> |
| <b>CAPÍTULO 2 - TRAÇOS ECOFISIOLÓGICOS PREDITORES DA ABUNDÂNCIA DE ESPÉCIES PRESENTES NA REGENERAÇÃO NATURAL EM ÁREAS RESTAURADAS NA MATA ATLÂNTICA.....</b> | <b>118</b> |
| <b>RESUMO .....</b>                                                                                                                                          | <b>118</b> |
| <b>ABSTRACT .....</b>                                                                                                                                        | <b>119</b> |
| <b>7. INTRODUÇÃO .....</b>                                                                                                                                   | <b>120</b> |
| <b>8. MATERIAL E MÉTODOS.....</b>                                                                                                                            | <b>124</b> |
| 8.1. LOCALIZAÇÃO E CARACTERIZAÇÃO DA ÁREA DE ESTUDO .....                                                                                                    | 124        |
| 8.2. DELINEAMENTO EXPERIMENTAL.....                                                                                                                          | 125        |
| 8.2.1. Espécies Selecionadas .....                                                                                                                           | 125        |
| 8.3. DENSIDADE DE <i>Casearia sylvestris</i> E <i>Trichilia pallida</i> NA REGENERAÇÃO NATURAL .....                                                         | 126        |
| 8.4. ATRIBUTOS ECOFISIOLÓGICOS.....                                                                                                                          | 126        |
| 8.1. ANÁLISE DE DADOS .....                                                                                                                                  | 130        |
| <b>9. RESULTADOS.....</b>                                                                                                                                    | <b>132</b> |
| 9.1. Associação entre respostas ecofisiológicas e abundância.....                                                                                            | 132        |
| 9.2. Gradiente funcional e PCA.....                                                                                                                          | 135        |

|                                                                                                            |            |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------|
| 9.2.1. Consistência entre espécies .....                                                                   | 140        |
| <b>10. DISCUSSÃO .....</b>                                                                                 | <b>140</b> |
| 10.1. Papel funcional da dissipação não fotoquímica (NPQ) na abundância de regenerantes.....               | 140        |
| 10.2. Gradiente hidráulico e associação com abundância: o papel do PC1                                     | 141        |
| 10.3. Papel independente da NPQ no espaço funcional .....                                                  | 142        |
| 10.4. Diferenças interespecíficas: estratégias distintas de <i>T. pallida</i> e <i>C. sylvestris</i> ..... | 143        |
| 10.5. Implicações ecofisiológicas e limitações do estudo .....                                             | 145        |
| <b>11. CONCLUSÕES .....</b>                                                                                | <b>146</b> |
| <b>12. REFERÊNCIAS.....</b>                                                                                | <b>148</b> |
| <b>CONSIDERAÇÕES FINAIS .....</b>                                                                          | <b>151</b> |
| <b>REFERÊNCIAS.....</b>                                                                                    | <b>154</b> |
| <b>APÊNDICE A.....</b>                                                                                     | <b>158</b> |
| <b>APÊNDICE B.....</b>                                                                                     | <b>159</b> |
| <b>APÊNDICE C.....</b>                                                                                     | <b>160</b> |
| <b>APÊNDICE D.....</b>                                                                                     | <b>163</b> |
| <b>APÊNDICE E -.....</b>                                                                                   | <b>164</b> |



## INTRODUÇÃO GERAL

A restauração ecológica tem se consolidado como estratégia prioritária para reverter a degradação de ecossistemas e recuperar a integridade funcional de paisagens afetadas (Gann *et al.*, 2019). Em um contexto global marcado pela perda acelerada de biodiversidade e pela intensificação de eventos climáticos extremos, essas intervenções tornam-se essenciais tanto para mitigar emissões de carbono quanto para promover a adaptação dos ecossistemas às mudanças climáticas, como chuvas intensas e secas prolongadas, e garantir a segurança hídrica e alimentar (Harb *et al.*, 2010; IPBES, 2019; Pereira *et al.*, 2014). No Brasil, o Plano Nacional de Recuperação da Vegetação Nativa (PLANAVEG) (Brasil, 2017) estabeleceu a meta de restaurar 12 milhões de hectares e o Desafio de Bonn 350 milhões de hectares globais (IUCN, 2020), enquanto a ONU declarou 2021–2030 como Década da Restauração de Ecossistemas (FAO *et al.*, 2021), reforçando a prioridade dessa agenda no plano nacional e internacional.

As técnicas de restauração vão desde a regeneração natural até o plantio intensivo de mudas e a semeadura direta, escolhidas conforme o grau de degradação, as características da paisagem e a presença de barreiras ou filtros ecológicos, físicos, químicos e biológicos, que influenciam o sucesso do projeto (Götzenberger *et al.*, 2012; Kraft *et al.*, 2015; Myers e Harms, 2009; Rey Benayas *et al.*, 2009). Esses filtros são propriedades intrínsecas do sítio e da paisagem, como condições edáficas, climáticas, barreiras à dispersão e pressões bióticas. No entanto, as técnicas de restauração podem modificar tais filtros, sobretudo por meio da alteração da estrutura do dossel e, conseqüentemente, do microclima, e.g., umidade relativa, temperatura, disponibilidade hídrica do solo e regime de luz, que são fatores decisivos para a resposta ecofisiológica e, conseqüentemente, desempenho ecofisiológico das

espécies em regeneração (Bonan, 2016; Frey *et al.*, 2016; Geiger *et al.*, 1995, Von Arx *et al.*, 2013). Portanto, alinhar técnicas de restauração às características específicas do ambiente degradado, considerando filtros ecológicos abióticos e bióticos, é essencial para promover ecossistemas mais resilientes e sustentáveis (Götzenberger *et al.*, 2012; Kraft *et al.*, 2015; Myers e Harms, 2009; Rey Benayas *et al.*, 2009).

O plantio de espécies arbóreas nativas tem se destacado por sua capacidade de superar competidores iniciais como gramíneas (Griscom e Ashton, 2011) e acelerar a recuperação estrutural criando uma comunidade inicial capaz de desencadear mudanças favoráveis ao longo da sucessão (Engel e Parrotta, 2008). À medida que a vegetação recria padrões semelhantes aos dos ecossistemas preservados ou conservados, espera-se maior estabilidade microclimática, com menor amplitude térmica, déficit de pressão de vapor reduzido e maior umidade relativa (Davis *et al.*, 2019; Frey *et al.*, 2016; Meijide *et al.*, 2018), favorecendo o estabelecimento de espécies adaptadas ao interior de floresta, comuns em estágios sucessionais mais avançados (Bizuti *et al.*, 2016). Contudo, mesmo em áreas bem estabelecidas, a resposta ecofisiológica, estrutura e composição da vegetação restaurada podem divergir daqueles observados antes da degradação, tanto em ecossistemas florestais quanto não florestais (Brown e Zarin, 2013; Tropek *et al.*, 2014).

A complexidade estrutural da vegetação restaurada, quantificada por métricas como índice de área foliar (IAF), densidade de dossel e diversidade de estratos, influencia diretamente o microclima e, conseqüentemente, as condições abióticas (temperatura, umidade relativa, déficit de pressão de vapor) e a disponibilidade de recursos como a umidade do solo (Frey *et al.*, 2016; Hardwick *et al.*, 2015; Aussenac, 2000; Bonan, 2016; Geiger *et al.*, 1995; Von Arx *et al.*, 2013). Em florestas tropicais úmidas, o dossel fechado pode reduzir a temperatura do ar em até 9,5 °C em

comparação com clareiras; já em florestas tropicais secas, essa diferença é de cerca de 3,1 °C (Lebrija-Trejos *et al.*, 2011). O sombreamento também eleva a umidade relativa e diminui o déficit de pressão de vapor (Davis *et al.*, 2019; Meijide *et al.*, 2018), criando zonas de refúgios térmicos e hídricos que favorecem o estabelecimento de espécies de interior (Bizuti *et al.*, 2016). Em contrapartida, dosséis mais abertos elevam a radiação fotossinteticamente ativa (RFA) e aumentam a amplitude térmica, condições que aceleram a colonização por espécies típicas de estágios iniciais (Geiger *et al.*, 1995; Lebrija-Trejos *et al.*, 2011), mas também intensificam o estresse hídrico e térmico, o que pode aumentar a vulnerabilidade à mortalidade de árvores por falha hidráulica (Choat *et al.*, 2018).

Conforme avança a sucessão em florestas tropicais, a consolidação da estrutura florestal tende a estabilizar variáveis como radiação fotossinteticamente ativa (RFA), temperatura do ar e do solo, umidade relativa e déficit de pressão de vapor, além de conservar a umidade do solo (Frey *et al.*, 2016; Hardwick *et al.*, 2015; Rissanen *et al.*, 2019). Essas condições favorecem o estabelecimento de espécies adaptadas ao interior de floresta que, gradualmente, substituem as espécies características de estágios iniciais (Bizuti *et al.*, 2016). Ainda que a comunidade regenerante se estabeleça, suas respostas ecofisiológicas, estrutura e composição podem divergir daquelas observadas nos ecossistemas originais, florestais ou não, antes da degradação (Brown e Zarin, 2013; Tropek *et al.*, 2014).

Tradicionalmente, o êxito da restauração tem sido medido pela similaridade estrutural entre áreas em restauração e florestas de referência, utilizando-se métricas como densidade de indivíduos, área basal, riqueza e composição de espécies (Kollmann *et al.*, 2016; Suganuma e Durigan, 2015). Estudos mais recentes têm expandido essa abordagem ao considerar a semelhança da estrutura da vegetação

restaurada com os ecossistemas de referência em relação às alterações microclimáticas, com o objetivo de recriar condições ambientais similar às das florestas de referência (Gavinet *et al.*, 2015; Gavito *et al.*, 2021; Wallace *et al.*, 2017).

O avanço da restauração ecológica tem possibilitado um entendimento mais aprofundado sobre sistemas complexos e de seus fenômenos associados, contribuindo para o desenvolvimento de novas estratégias de recuperação e o manejo de ecossistemas degradados (Hilderbrand *et al.*, 2005). A integração das respostas ecofisiológicas às práticas de restauração ecológica representa um passo fundamental para o aprimoramento, implementação e monitoramento dessas ações (Rey Benayas *et al.*, 2009). Para prosseguirmos nesse caminho de progresso, é crucial compreender até que ponto a construção de florestas com estrutura e microclima semelhantes às florestas de referência (ecossistemas preservados ou, no mínimo, conservados) influenciam o desenvolvimento dos indivíduos regenerantes. Além disso, é importante investigar se as florestas em processo de restauração, que ainda não alcançaram a semelhança estrutural e microclimática das florestas de referência, conseguem oferecer um ambiente igualmente favorável ao estabelecimento dessas espécies.

Os filtros ecológicos são elementos centrais na montagem de comunidades, atuando como restrições abióticas e bióticas que modulam o recrutamento e o estabelecimento das espécies em um dado ambiente (Lortie *et al.*, 2004). Esses filtros operam em múltiplas escalas, abrangendo desde variáveis físico-químicas como microclima e disponibilidade de recursos, até interações biológicas, como competição, predação e facilitação. A elucidação desses mecanismos é especialmente relevante para a restauração ecológica, pois orienta a seleção de espécies com atributos funcionais compatíveis com as condições do ambiente a ser restaurado. Nesse

contexto, por exemplo, estudos sobre a dinâmica da condutância estomática em nível de ecossistema frente a variáveis atmosféricas, como o déficit de pressão de vapor, têm contribuído para identificar limites fisiológicos que regulam o funcionamento hídrico de comunidades vegetais, ampliando o entendimento sobre a resposta funcional das espécies ao estresse ambiental (Lin *et al.*, 2018).

As respostas ecofisiológicas dos regenerantes, como potencial hídrico foliar e resistência do xilema ao embolismo, traduzem diretamente a capacidade das plantas de manter trocas gasosas e fluxo hídrico sob estresse, sendo, portanto, indicadoras sensíveis da resiliência fisiológica das espécies e da adequação às condições microclimáticas em áreas restauradas (Caruso *et al.*, 2008; Xu *et al.*, 2008; Lin *et al.*, 2018). A integração desses atributos ecofisiológicos às análises estruturais e microclimáticas constitui um avanço essencial para refinar o monitoramento e o planejamento de restaurações, permitindo identificar quais arranjos de estrutura e microclimas realmente otimizam o desempenho e a persistência das espécies regenerantes (Violle *et al.*, 2007; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013; Poorter *et al.*, 2008; Santiago *et al.*, 2018; Simioni *et al.*, 2023). Assim, uma abordagem holística, que integre estrutura, microclima e fisiologia, oferece subsídios robustos para a seleção de espécies e formulação de estratégias que assegurem a funcionalidade ecológica a longo prazo. Partimos da hipótese geral de que atributos ecofisiológicos das espécies estão associados às condições estruturais e microclimáticas geradas por diferentes modelos de restauração, e que esses atributos, por sua vez, influenciam a abundância de regenerantes em áreas restauradas. Pressupomos, portanto, que a filtragem ambiental imposta pelas condições físicas do ambiente exerce influência direta sobre o desempenho fisiológico e, por consequência, sobre a distribuição das espécies.

Este trabalho está estruturado em dois capítulos interdependentes. O Capítulo 1 analisa a estrutura da vegetação, o microclima e as respostas ecofisiológicas de regenerantes sob diferentes modelos de restauração e em uma floresta de referência. Ao comparar diretamente variáveis estruturais, microclimáticas e fisiológicas, buscamos identificar quais arranjos vegetacionais mais se aproximam da funcionalidade ecológica de ecossistemas florestais conservados. O Capítulo 2 investiga como atributos fisiológicos relacionados à regulação hídrica e ao uso da luz ( $\Psi_{\text{midday}}$ ,  $P_{50}$ , MS,  $F_v/F_m$ ,  $Y(II)$ , NPQ) se associam à abundância de espécies regenerantes. Ao relacionar atributos funcionais à abundância, buscamos compreender os mecanismos de montagem de comunidades e suas implicações para a seleção e alocação de espécies em projetos de restauração.

## CAPÍTULO 1

# RELAÇÕES ENTRE ESTRUTURA DA VEGETAÇÃO, CONDIÇÕES MICROCLIMÁTICAS E RESPOSTAS ECOFISIOLÓGICAS DE REGENERANTES EM ÁREAS RESTAURADAS NA FLORESTA ESTACIONAL SEMIDECIDUAL

## RESUMO

A restauração florestal busca recuperar atributos estruturais e funcionais, modulando filtros abióticos que influenciam as respostas ecofisiológicas e modulam a regeneração natural. No entanto, ainda é incerto como diferentes técnicas, com características estruturais próprias, afetam o microclima e as respostas ecofisiológicas das espécies regenerantes em Floresta Estacional Semidecidual. Partimos da hipótese de que modelos estruturalmente mais complexos proporcionam microclimas mais amenos e respostas fisiológicas indicativas de menor estresse. Investigamos como três sistemas de restauração, semeadura direta (SEM), consórcio para madeira e lenha (CML) e plantio de alta diversidade (DIV), e florestas de referência (REF) modulam a estrutura da vegetação, as condições microclimáticas e as respostas ecofisiológicas de *Trichilia clausenii*, *Trichilia pallida* e *Casearia sylvestris* em duas áreas em Botucatu (SP) contrastantes quanto à fertilidade e textura do solo. Durante a estação seca, avaliamos o Índice de Área Foliar (IAF), variáveis microclimáticas (temperatura, umidade relativa e DPV), umidade do solo e parâmetros fisiológicos ( $F_v/F_m$ ,  $Y(II)$ , NPQ e  $\Psi_{\text{midday}}$ ). As florestas de referência mantiveram menor temperatura, menor déficit de pressão de vapor e maior umidade relativa. Na Área 1, solo argiloso, SEM e CML apresentaram IAF total superior à REF, embora esta mantivesse maior IAF no sub-bosque; já na Área 2, solo arenoso, a REF exibiu maior IAF total, mas o solo dos sistemas de restauração tem de 16–30% mais água. O  $F_v/F_m$

manteve-se estável entre tratamentos e espécies, indicando ausência de estresse fotoinibitório, enquanto o Y(II) e o NPQ foi mais alto nos sistemas de restauração da Área 2, indicando maior eficiência fotoquímica acompanhada de maior demanda fotoprotetora. O  $\Psi_{\text{midday}}$  variou entre espécies, sendo menos negativo nas *Trichilia* dos sistemas de restauração, indicando possível primazia da disponibilidade hídrica do solo sobre a demanda atmosférica. Concluímos que maior cobertura vegetal não garante necessariamente condições microclimáticas mais amenas nem em menor estresse fisiológico, sendo as respostas ecofisiológicas determinadas pela interação entre umidade do solo, regime de luz e traços funcionais das espécies, reforçando a importância de integrar múltiplos parâmetros no monitoramento e planejamento da restauração de florestas sazonais.

Palavras-chave: restauração ecológica; microclima; ecofisiologia; índice de área foliar; indicadores ecológicos; Mata Atlântica.

## ABSTRACT

Forest restoration aims to recover structural and functional attributes by modulating abiotic filters that influence ecophysiological responses and natural regeneration. However, it remains unclear how different restoration techniques, each with distinct structural characteristics, affect the microclimate and the ecophysiological performance of regenerating species in Seasonal Semideciduous Forests. We hypothesized that structurally more complex models provide milder microclimatic conditions and physiological responses indicative of lower stress. We investigated how three restoration systems, direct seeding (SEM), mixed plantations for timber and fuelwood (CML), and high-diversity plantings (DIV), and reference forests (REF) modulate vegetation structure, microclimatic conditions, and ecophysiological

responses of *Trichilia clausenii*, *Trichilia pallida*, and *Casearia sylvestris* in two areas in Botucatu, São Paulo, differing in soil fertility and texture. During the dry season, we assessed Leaf Area Index (LAI), microclimatic variables (temperature, relative humidity, and VPD), soil moisture, and physiological parameters ( $F_v/F_m$ ,  $Y(II)$ , NPQ, and  $\Psi_{\text{midday}}$ ). Reference forests exhibited lower temperatures, lower VPD, and higher relative humidity. In Area 1 (clayey soil), SEM and CML showed higher total LAI than REF, although the latter maintained higher LAI in the understory; in Area 2 (sandy soil), REF showed higher total LAI, while restoration systems retained 16–30% more soil water.  $F_v/F_m$  remained stable across treatments and species, indicating the absence of photoinhibitory stress, while  $Y(II)$  and NPQ were higher in the restoration systems of Area 2, suggesting greater photochemical efficiency coupled with increased photoprotective demand.  $\Psi_{\text{midday}}$  varied among species, being less negative in *Trichilia* individuals from restoration systems, indicating a stronger influence of soil water availability than atmospheric demand. We conclude that greater vegetation cover does not necessarily ensure milder microclimatic conditions or lower physiological stress, as ecophysiological responses are determined by the interaction among soil moisture, light regime, and species functional traits. These findings highlight the importance of integrating multiple parameters in monitoring and planning the restoration of seasonal forests.

Keywords: ecological restoration; microclimate; ecophysiology; leaf area index; ecological indicators; Atlantic Forest.

## 1. INTRODUÇÃO

A restauração ecológica de áreas florestais degradadas apoia-se em diferentes modelos de intervenção que visam recriar padrões estruturais e funcionais compatíveis com sistemas naturais de referência (Gann *et al.*, 2019; Rey Benayas *et al.*, 2009). Esses modelos variam desde abordagens passivas, que favorecem a regeneração natural, até estratégias intensivas, nas quais há plantio deliberado de espécies nativas com o objetivo de acelerar a recuperação da estrutura florestal. Independentemente da abordagem, a replicação de atributos como densidade de indivíduos, índice de área foliar e heterogeneidade espacial é central para aproximar as áreas restauradas de seus referenciais naturais (Götzenberger *et al.*, 2012; Kraft *et al.*, 2015). A comparação entre áreas restauradas e florestas de referência permite identificar discrepâncias estruturais que influenciam tanto as condições microclimáticas quanto os recursos disponíveis para as plântulas em processo de estabelecimento (Hilderbrand *et al.*, 2005; Gavito *et al.*, 2021).

No contexto da Floresta Estacional Semidecidual, marcada por acentuada sazonalidade hídrica e elevada vulnerabilidade à fragmentação, tanto a estrutura quanto a fenologia dessas formações influenciam diretamente o microclima do sub-bosque e, conseqüentemente, o desempenho das espécies regenerantes. A perda parcial de folhas durante a estação seca reduz a cobertura do dossel e acentua as variações microclimáticas ao longo do ano, resultando em maiores amplitudes térmicas e quedas na umidade relativa, especialmente em períodos de déficit hídrico acentuado. Dessa forma, a estrutura da vegetação aliada à sua dinâmica sazonal, modula variáveis como radiação fotossinteticamente ativa (RFA), temperatura do ar e do solo, umidade relativa e déficit de pressão de vapor (Geiger *et al.*, 1995; Aussenac, 2000; Bonan, 2016; Frey *et al.*, 2016). Áreas com dossel mais denso e folhagem

persistente tendem a apresentar menor amplitude térmica diária e maior estabilidade hídrica, características associadas à redução do estresse ambiental térmico e hídrico as plantas em regeneração (Lebrija-Trejos *et al.*, 2011; Frey *et al.*, 2016). Por outro lado, florestas mais abertas podem ampliar a disponibilidade luminosa, mas expõem regenerantes a maiores flutuações de temperatura e umidade, o que pode comprometer o estabelecimento de espécies menos tolerantes (Aussenac, 2000; Engel e Parrotta, 2008).

As diferentes técnicas de restauração, geram diferentes arranjos de densidade e distribuição de copas e troncos, o que resulta na criação de nichos microambientais específicos, capazes de favorecer organismos pioneiros ou tardios conforme as condições de luz e umidade do solo (Götzenberger *et al.*, 2012; Von Arx *et al.*, 2013). A capacidade de gerar uma estrutura florestal que se aproxime dos ecossistemas conservados está diretamente ligada à seleção de espécies e ao manejo inicial dos estratos herbáceo e arbustivo, que condicionam o sombreamento e a proteção contra a radiação excessiva (Griscom & Ashton, 2011; Rey Benayas *et al.*, 2009). Assim, compreender como cada técnica contribui para a formação da cobertura e estrutura vertical e horizontal do dossel é fundamental para avaliar seus efeitos microclimáticos.

As respostas ecofisiológicas das espécies regenerantes, incluindo potencial hídrico foliar e resistência ao embolismo, são diretamente influenciadas pelas condições microclimáticas impostas pela estrutura florestal (Choat *et al.*, 2018; Fontes *et al.*, 2020). Estudos indicam que a limitação hídrica e o excesso de radiação podem reduzir a eficiência fotossintética e aumentar a suscetibilidade ao estresse oxidativo, comprometendo o crescimento e a sobrevivência a médio prazo (Bizuti *et al.*, 2016; Wallace *et al.*, 2017). Em contrapartida, ambientes com microclima mais ameno e

úmido tendem a promover maior atividade fotossintética e melhor manutenção do balanço hídrico nas folhas, favorecendo o vigor das regenerantes (Gavito *et al.*, 2021).

Embora muitos estudos concentrem-se na avaliação da recuperação estrutural como principal indicador de sucesso, ainda são escassas as pesquisas que analisam de forma integrada a estrutura, microclima e fisiologia das plantas em áreas submetidas a distintos modelos de restauração (Suganuma & Durigan, 2015; Holl, 1999). Essa lacuna compromete a previsão de quais arranjos estruturais realmente otimizam o desempenho ecofisiológico dos regenerantes e, conseqüentemente, a eficácia a longo prazo das intervenções (Hilderbrand *et al.*, 2005; Bizuti *et al.*, 2016). A integração desses três eixos de avaliação é essencial para definir parâmetros de monitoramento e metas de restauração mais alinhadas à funcionalidade dos ecossistemas naturais.

Nosso objetivo foi analisar o impacto dos modelos de restauração e da floresta de referência nas condições microclimáticas, na geração de estrutura florestal e nas respostas ecofisiológicas das espécies em regeneração. A partir da comparação direta de métricas estruturais, especialmente IAFs, e de variáveis microclimáticas (temperatura, umidade relativa, déficit de pressão de vapor e umidade do solo) medidas na época seca, associadas a indicadores ecofisiológicos ( $F_v/F_m$ ,  $Y(II)$ , NPQ,  $\Psi_{\text{midday}}$ ), buscamos responder a três questões centrais: (1) os diferentes sistemas de restauração (semeadura direta, alta diversidade e consórcio madeira e lenha) e a floresta de referência diferem significativamente em estrutura e microclima? (2) ambientes com maior complexidade estrutural (os tratamentos com maior IAF) e condições microclimáticas mais amenas proporcionam respostas fisiológicas indicando menor estresse lumínico, expressa por maiores valores de  $F_v/F_m$  e  $Y(II)$ , potenciais hídricos foliares menos negativos e padrões de NPQ compatíveis com

fotoproteção eficiente para as espécies regenerantes? (3) as espécies respondem de forma distinta às condições ambientais, refletindo estratégias fisiológicas específicas? Assumimos que modelos de restauração com maior cobertura e estratificação vertical promovem amortecimento microclimático, o que geralmente favorece respostas fisiológicas indicativas de menor estresse, como maior eficiência fotoquímica, menor dissipação não fotoquímica e manutenção de maior potencial hídrico. Portanto, partimos da hipótese de que modelos de restauração com maior complexidade estrutural apresentam microclima mais ameno, com menor temperatura, menor déficit de pressão de vapor e maior umidade relativa. Consideramos que essas condições poderiam estar associadas a respostas fisiológicas indicativas de menor estresse nas espécies regenerantes, embora não necessariamente esperássemos um padrão uniforme de resposta entre elas. A escolha de duas espécies com estratégias contrastantes no espectro aquisitivo-conservativo foi justamente orientada pela expectativa de que cada uma responderia de forma diferenciada aos distintos ambientes avaliados. Essa perspectiva integrativa fornecerá subsídios para o aprimoramento de estratégias de restauração que promovam ecossistemas mais resilientes e funcionais, especialmente em formações sazonais da Mata Atlântica.

## **2. MATERIAL E MÉTODOS**

### **2.1. LOCALIZAÇÃO E CARACTERIZAÇÃO DA ÁREA DE ESTUDO**

Conduzimos o estudo em áreas de restauração florestal, nas Fazendas Experimentais Edgárdia e Lageado, pertencentes à Universidade Estadual Paulista (UNESP) campus de Botucatu, com aproximadamente 27 anos de implantação. As áreas situam-se na região centro-sul do estado de São Paulo, no município de Botucatu (22°52'32" S e 48°26'46" W) (Figura 1), o qual se localiza junto à cuesta arenito-basáltica, com altitudes variando de 464 a 775 (Nogueira Júnior, 2000). O

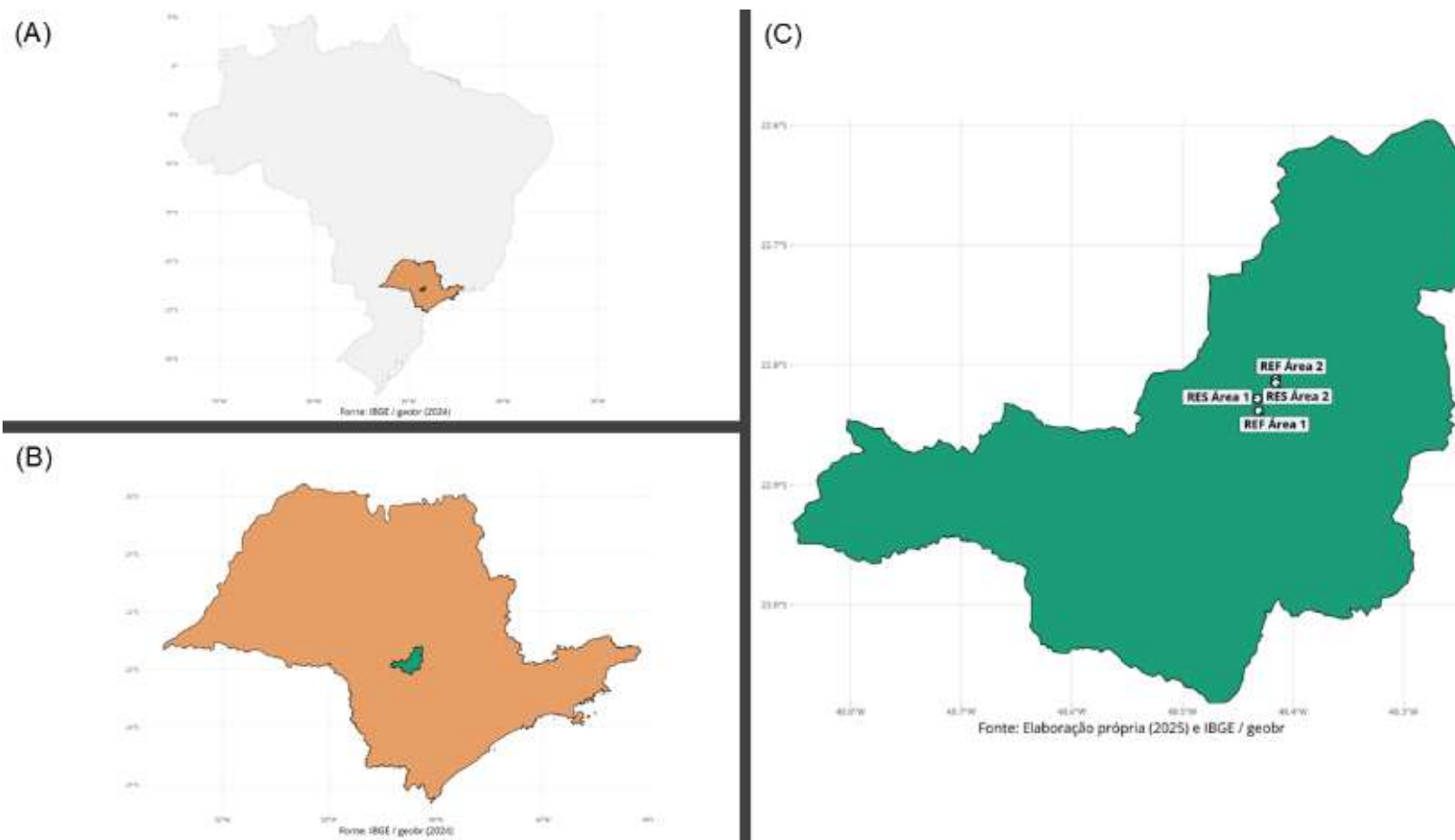
clima de Botucatu, anteriormente classificado como Cfa (Alvares *et al.*, 2013), foi atualizado para Aw, conforme a classificação de Köppen atualizada por Franco *et al.* (2023), indicando uma predominância de clima de savana tropical com verões quentes e úmidos e invernos secos e frios. A precipitação média anual é de 1.534,47 mm, concentrada sobretudo entre outubro e março, e a temperatura média anual é de 21,34 °C, sendo julho o mês de temperaturas mínimas e fevereiro o de máximas (Franco *et al.*, 2023). A vegetação natural é classificada como Floresta Tropical Estacional Semidecidual (IBGE, 2012).

Avaliamos duas áreas que estão separados por cerca de 2 km em linha reta (Figura 2), que contrastam marcadamente quanto às características edáficas, histórico de uso e contexto paisagístico. A primeira, localizada na Fazenda Lageado, que denominamos **Área 1**, área com solo eutrófico, situa-se a aproximadamente 700 m de altitude, sobre Nitossolo Vermelho, com relevo ondulado, textura argilosa e alta fertilidade natural. O histórico agrícola da área é a produção de café, feijão e, posteriormente, pastagens de *Pennisetum purpureum* Schum (Nogueira Júnior *et al.*, 2014). A segunda área, localizada na Fazenda Edgárdia, que denominamos **Área 2**, com solo distrófico encontra-se a aproximadamente 547 m de altitude, com solo Argissolo Vermelho-Amarelo, com textura arenosa, relevo suave a ondulado e de menor fertilidade quando comparado à Área 1 (Pontes; Engel; Parrotta, 2019), e o seu histórico do uso inclui o plantio de *Citrus* sp. e pastagens de *Urochloa decumbens* Stapf.

As duas áreas diferem em composição florística, o que se refletiu na distribuição das espécies regenerantes avaliadas. A área experimental presente na Fazenda Lageado (Área 1) é margeada por um rio, característica que pode atenuar as variações microclimáticas locais, e apresenta declividades mais acentuadas em seu terreno. Por

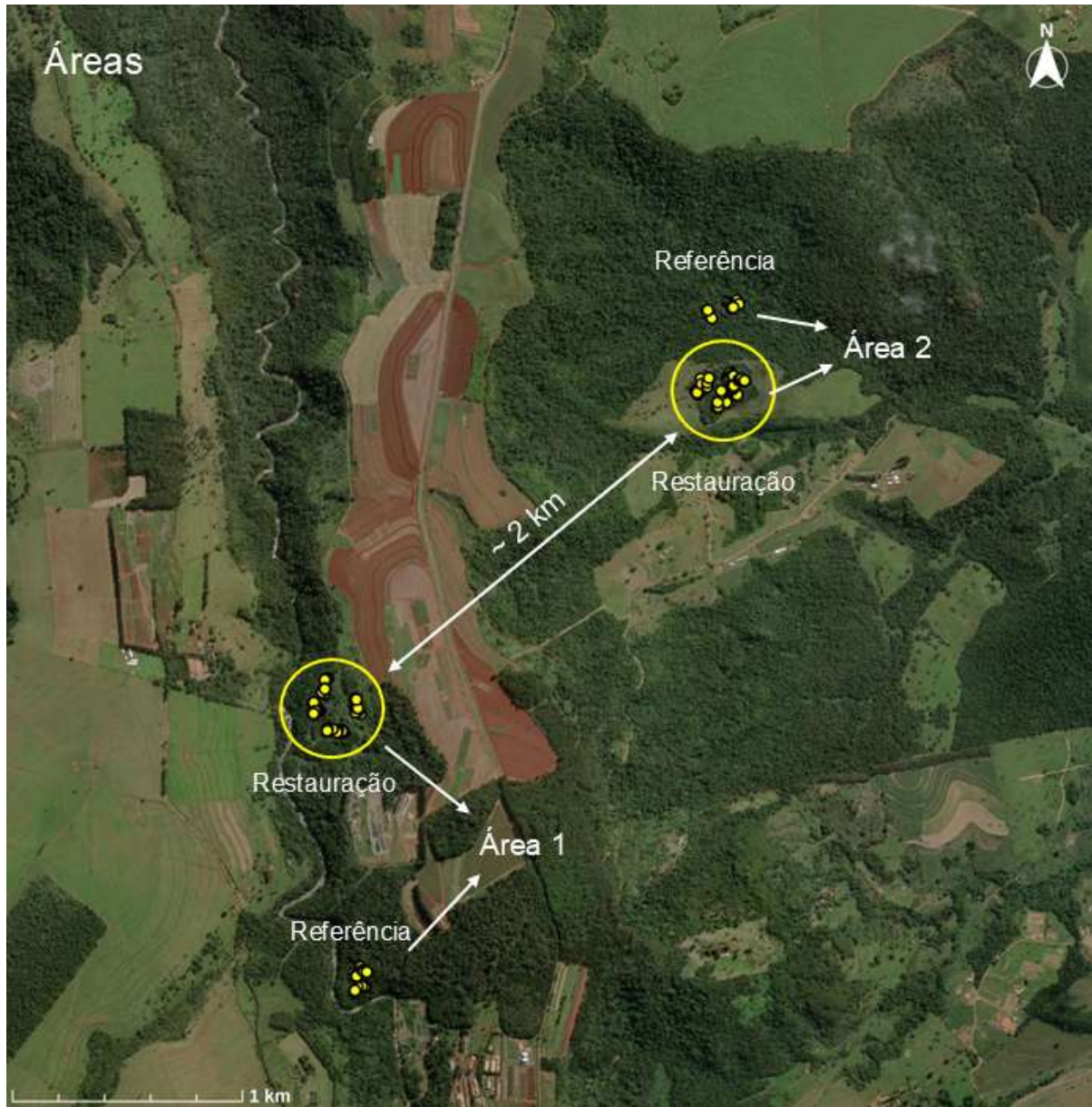
outro lado, a área experimental presente na Fazenda Edgárdia (Área 2) possui relevo mais suave. Além disso, as florestas de referência das duas propriedades encontram-se em estágios de maturidade distintos: a Área 2 é mais antiga, com estratos bem definidos e ausência de distúrbios há muitos anos, caracterizando-se como uma referência típica de Floresta Estacional Semidecidual. A Área 1, embora apresente dominância de *Tipuana tipu* no dossel, espécie exótica e semidecídua, foi escolhida por representar uma formação florestal relativamente contínua, sem sinais de distúrbio recente, oferecendo potencialmente um microclima mais ameno, com maior conservação da umidade e menor incidência de luz no sub-bosque. Dessa forma, apesar das limitações impostas pela composição florística, a Área 1 permite avaliar o efeito relativo da restauração sobre variáveis ecofisiológicas e das condições microclimáticas, devendo sua fenologia particular ser considerada na interpretação dos resultados.

**Figura 1 - Localização da área de estudo em diferentes escalas. (A) Localização do estado de São Paulo no território brasileiro. (B) Localização de Botucatu no estado de São Paulo. (C) Localização das áreas amostradas: Área 1 – Fazenda Lageado e Área 2 – Fazenda Edgárdia, ambas no município de Botucatu (SP).**



**Fonte:** Elaborado pelo autor (2025), com dados do IBGE e geobr (2025).

**Figura 2 - Localização dos sítios experimentais nas fazendas pertencentes ao câmpus da UNESP-FCA, Botucatu, SP. Legenda: Área 1 – área com solo eutrófico, Área 2 – área com solo distrófico. Os pontos amarelos indicam a geolocalização dos indivíduos regenerantes avaliados nas análises ecofisiológicas.**



**Fonte:** Elaborado pelo autor (2025), imagem de fundo: Google Hybrid.

## 2.2. DELINEAMENTO EXPERIMENTAL

Realizamos o presente estudo nas parcelas que compõem o projeto “Restauração da Mata Atlântica em Áreas Degradados no Estado de São Paulo”,

um experimento implantado em cooperação entre pesquisadores da Universidade Estadual Paulista (UNESP), Universidade de São Paulo (ESALQ/USP) e USDA-Forest Service em 1997 nas fazendas Lageado e Edgárdia. Em cada área foram implantadas três repetições (uma por bloco) de parcelas (sistemas de restauração e florestas referência) com dimensão de 50 m x 50 m (Figura 3 e Figura 4). As avaliações foram conduzidas prioritariamente na porção central das parcelas (30 m x 30 m). Avaliamos indivíduos regenerantes em três sistemas de restauração e em parcelas nas florestas referência com as seguintes características:

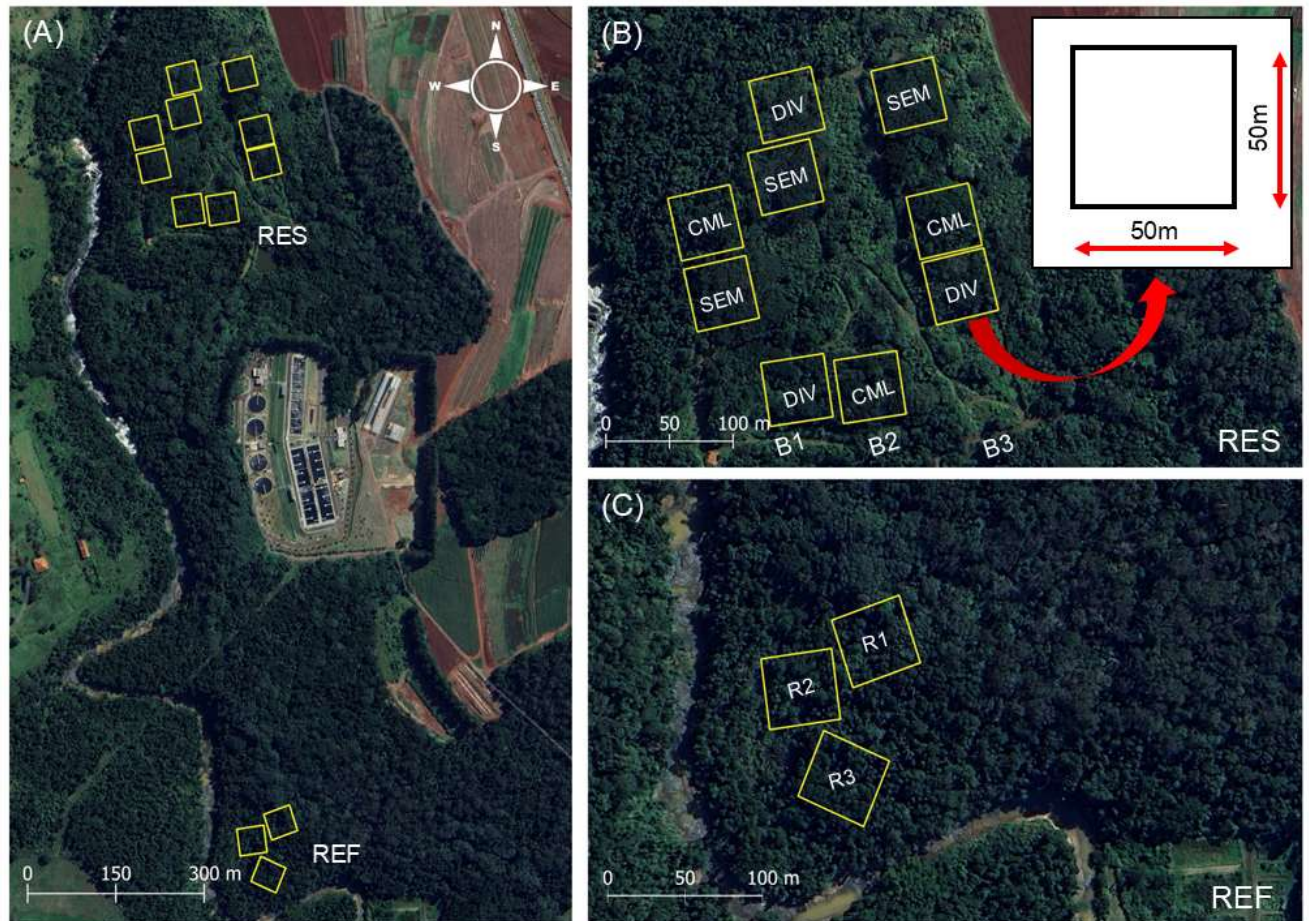
**Sistema de semeadura direta (SEM)**, o qual foi implantado via semeadura manual direta em linhas, à plena luz, em espaçamento de 1,0 x 1,0 m entre indivíduos. Nesta técnica foram utilizadas cinco espécies heliófilas de rápido crescimento.

**Sistema de consórcio para madeira e lenha (CML)**, no qual foram plantadas, em espaçamento 2,0 m entre os indivíduos e 3,0 m entre as linhas, 10 espécies de crescimento rápido, utilizadas para lenha, em linhas alternadas com 11 espécies de crescimento mais lento e ciclo de vida mais longo para produção de madeira para serraria e painéis.

**Sistema de alta diversidade (DIV)**, no qual foi utilizado o método convencional de transplântio de mudas, em espaçamento 2,0 m entre os indivíduos e 3,0 m entre as linhas, sendo utilizadas 40 espécies características de remanescentes da Floresta Estacional Semidecidual da região, as quais pertencem à diferentes grupos ecológicos/silviculturais.

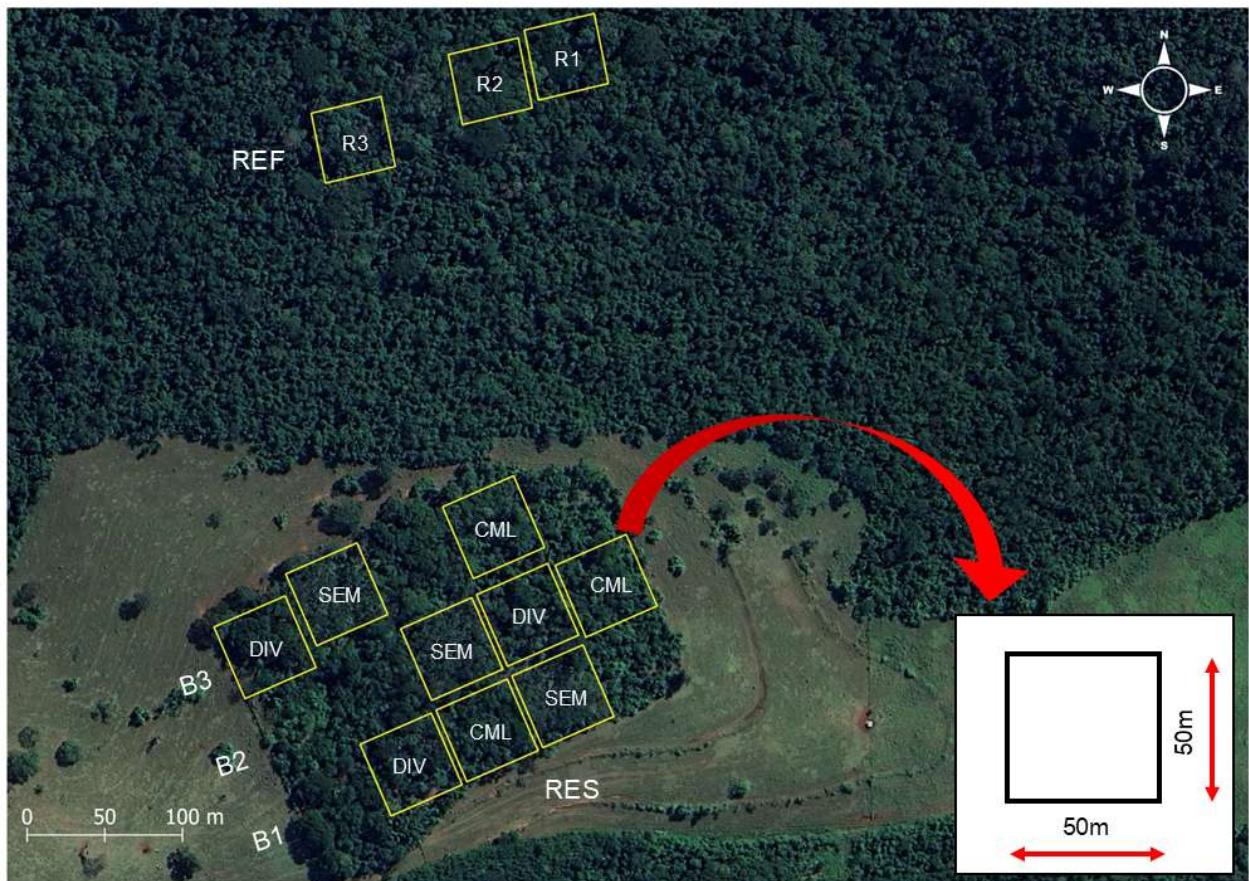
Além dos modelos de restauração avaliamos também parcelas permanentes alocadas nas **florestas de referência (REF)** adjacentes aos plantios, em cada uma das áreas (três parcelas por área).

**Figura 3 - Área de estudo. (A) Área 1 - Fazenda Lageado. (B) Delineamento experimental na área de restauração (RES). Sistema semeadura direta (SEM); Sistema de consórcio para madeira serrada e lenha (CML); Sistema alta diversidade (DIV). (C) Área de referência (REF).**



**Fonte:** Elaborado pelo autor (2025), imagem de fundo: Google Hybrid.

**Figura 4 - Área de estudo. Área 2 – Fazenda Edgárdia. Delineamento experimental na área de restauração (RES). Sistema semeadura direta (SEM); Sistema de consórcio para madeira serrada e lenha (CML); Sistema alta diversidade (DIV). Área de referência (REF).**



**Fonte:** Elaborado pelo autor (2025), imagem de fundo: Google Hybrid.

### 2.2.1. Seleção das espécies utilizadas no Estudo

A escolha das espécies baseou-se prioritariamente na frequência e abundância de indivíduos dentro de cada área e nos modelos de restauração. Seleccionamos apenas espécies que não foram plantadas no experimento, a fim de evitar viés na análise da regeneração natural. Espécies introduzidas por plantio poderiam estar presentes simplesmente por terem sido plantadas, e não necessariamente por conseguirem se estabelecer naturalmente, o que comprometeria a avaliação da relação entre a resposta ecofisiológica e abundância na regeneração. Por último,

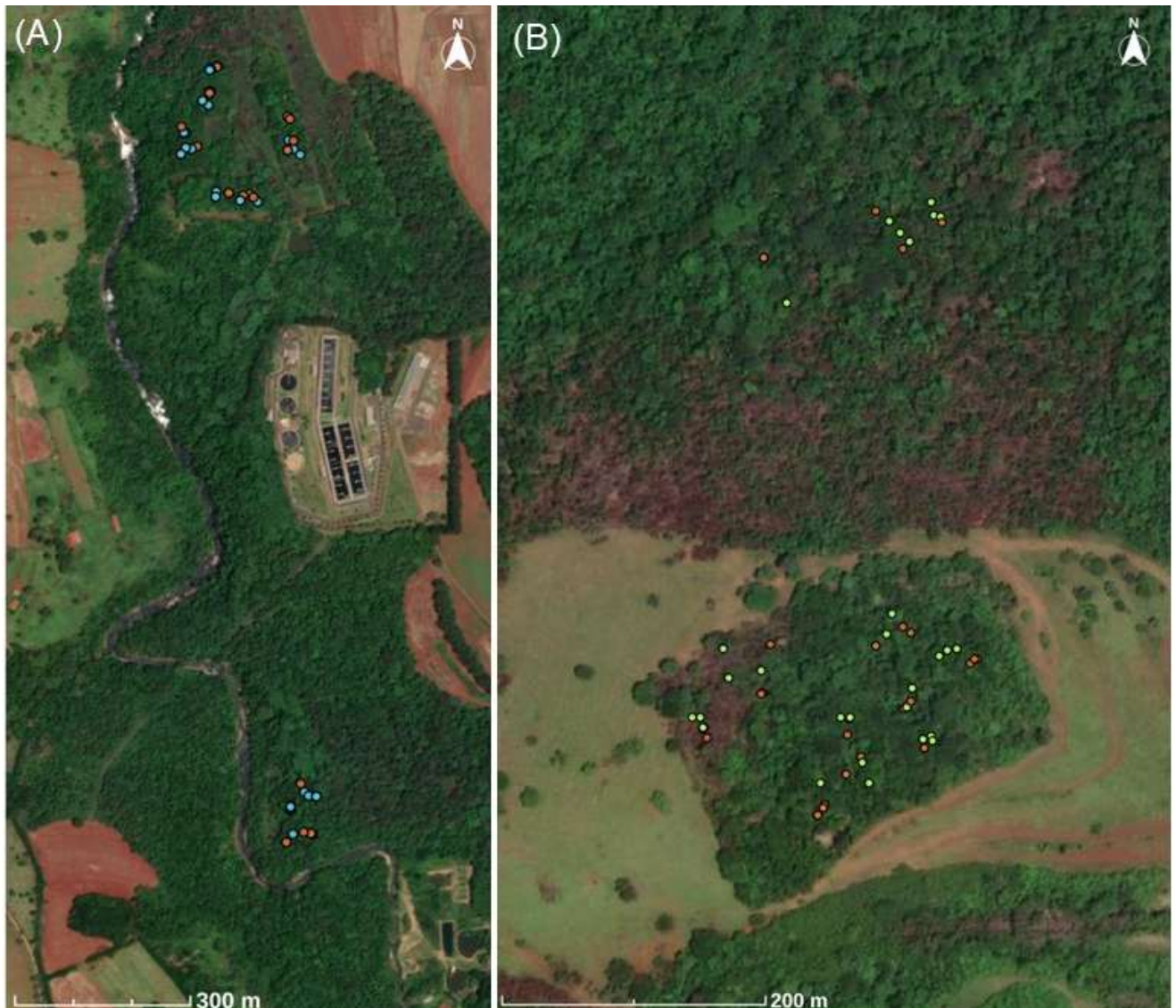
selecionamos espécies filogeneticamente distantes, pertencentes a diferentes famílias (no caso deste trabalho diferentes ordens), para evitar um viés taxonômico. Em cada área, uma espécie diferente do gênero *Trichilia* estava presente em todos os tratamentos; essas espécies foram comparadas à *Casearia sylvestris* Sw., que se manteve frequente em todos os tratamentos de ambas as áreas e é filogeneticamente distante das primeiras.

Com base no levantamento florístico mais recente realizado nas áreas (Figueiredo, 2018) e no levantamento em andamento (dados não publicados), e considerando os critérios mencionados, selecionamos as seguintes espécies: ***Trichilia clausenii* C.DC.** (Meliaceae), espécie abundante e frequente nos diferentes modelos de plantio da Área 1 e na floresta de referência próxima, porém, presente em maior abundância na floresta referência. Essa espécie representa uma escolha interessante por não ser característica dos estágios iniciais de sucessão. A segunda espécie selecionada foi a ***Trichilia pallida* Sw.** (Meliaceae), escolhida pelos mesmos critérios da anterior, mas que atende aos critérios adotados apenas nos diferentes modelos de plantio na Área 2 e na floresta de referência correspondente, com uma diferença, é menos abundante na floresta referência comparada a *T. clausenii*; e, por fim, ***Casearia sylvestris* Sw.** (Salicaceae), espécie frequente nas duas áreas, porém, com menor abundância nas florestas de referência, comparado às *Trichilias*.

Avaliamos indivíduos com mais de 1,30 m de altura e  $DAP \leq 5\text{cm}$ . Consideramos que nessa faixa de tamanho (a qual doravante chamaremos de regenerantes) as plantas já completaram o recrutamento da fase de plântulas para uma classe de indivíduos estabelecidos, passando a refletir de forma mais fidedigna a filtragem imposta pela estrutura da vegetação e pelas condições microclimáticas em cada

local. De forma geral avaliamos três indivíduos de cada uma das espécies selecionadas por parcela considerando os quatro tratamentos, três blocos e duas áreas de estudo, com três exceções: referência da Área 2 que foram encontrados somente cinco indivíduos de *Casearia sylvestris* nas parcelas; e em uma das repetições da área de restauração da Área 1 não havia indivíduos das espécies *Trichilia claussoni* e *Casearia sylvestris* na regeneração do sistema de semeadura direta e não haviam indivíduos de *Trichilia claussoni* na regeneração do sistema de consórcio para madeira serrada e lenha. Coletamos um total de 130 indivíduos, distribuídos entre duas áreas: na Área 1, 33 indivíduos da espécie *Casearia sylvestris* e 30 de *Trichilia claussoni*; e na Área 2, 31 indivíduos de *Casearia sylvestris* e 36 de *Trichilia pallida*. As coordenadas geográficas dos indivíduos amostrados foram obtidas, com precisão aproximada de 2 m, permitindo o mapeamento de sua distribuição nas áreas de estudo (Figura 5).

**Figura 5 - Localização dos indivíduos amostrados nas áreas de estudo, registrada por GPS com precisão aproximada de 2 m. (A) Área 1 (solo eutrófico), com indivíduos de *Casearia sylvestris* (em laranja) e *Trichilia clausenii* (em azul). (B) Área 2 (solo distrófico), com indivíduos de *Casearia sylvestris* (em laranja) e *Trichilia pallida* (em verde).**



**Fonte:** Elaborado pelo autor (2025); imagem de fundo: Google Hybrid.

### 2.3. CARACTERIZAÇÃO DA ESTRUTURA DA VEGETAÇÃO E UMIDADE DO SOLO

A caracterização da estrutura da vegetação foi realizada calculando o índice de área foliar, que foi utilizado para classificar os tratamentos em um gradiente de condições e disponibilidade de recursos, para correlacionar com a resposta ecofisiológica das plantas avaliadas. Utilizaremos, de forma complementar, a

caracterização ambiental das mesmas áreas de estudo mensurando a umidade do solo.

### **2.3.1. Índice de área foliar**

Os dados foram obtidos por meio de um levantamento aéreo utilizando o drone DJI Matrice 350, equipado com o sensor LiDAR Zenmuse L2. O sobrevoo foi realizado no mês de março, ao final da estação chuvosa, período em que o índice de área foliar (IAF) tende a ser mais elevado tanto em áreas em restauração quanto na floresta de referência. O voo ocorreu a uma altura de 80 m em relação ao solo, com velocidade de  $8 \text{ m s}^{-1}$ , adotando 70% de sobreposição frontal e 30% de sobreposição lateral para garantir a cobertura adequada da área estudada.

O Índice de Área Foliar foi estimado a partir de dados LiDAR processados no ambiente R, utilizando o pacote lidR. Para isso, criamos buffers de 10 metros de raio ao redor dos pontos georreferenciados dos indivíduos amostrados, considerando cada planta avaliada como centro da circunferência. Dessa forma, obtivemos seis valores de IAF por parcela. O processo foi iniciado com a leitura e armazenamento dos dados LiDAR, em seguida, as nuvens de pontos foram divididas em "chunks" (fragmentos) para otimizar o processamento, com a função `catalog_retile()` e parâmetros ajustados com `opt_chunk_size` e `opt_chunk_buffer`. Após o retalhamento, foi realizada a classificação dos pontos em solo, ruído e vegetação usando as funções `classify_ground()`, `classify_noise()` e `classify_poi()`, respectivamente. Para a criação do Modelo Digital do Terreno (MDT), os pontos classificados como solo foram rasterizados com a função `rasterize_terrain()`. Posteriormente, os pontos LiDAR foram normalizados utilizando a função `normalize_height()` para ajustar

as alturas em relação ao MDT. Após a normalização, as áreas de interesse (parcelas) foram recortadas com a função `clip_roi()`. O cálculo do IAF foi realizado utilizando a função `lad.voxels()` para gerar os voxels de densidade de área foliar, seguido do cálculo do perfil de Densidade de Área Foliar (LAD - *Leaf Area Density*) com `lad.profile()`. O IAF total foi então calculado com a função `lai()`, além do cálculo do IAF do sub-bosque e do IAF sem o sub-bosque.

Assumimos como IAF do sub-bosque a fração de área foliar situada entre 1,3 m e 4,0 m de altura, intervalo de altura em que se encontravam todos os indivíduos avaliados nas análises ecofisiológicas. Para isolar a influência exclusiva das camadas superiores, acima de 4,0 m, definimos o IAF sem sub-bosque como a diferença entre o IAF total e o IAF desse estrato. Desse modo, o IAF sem sub-bosque reflete exclusivamente a densidade foliar das camadas superiores aos indivíduos coletados, acima de 4,0 m, correspondentes ao dossel e aos estratos intermediários. Ao isolar essa porção do dossel, é possível distinguir o sombreamento “imediato” proporcionado pelas folhas do sub-bosque, que atuam diretamente na disponibilidade de luz, temperatura e umidade junto às plântulas, do sombreamento global promovido pelas copas mais altas.

### **2.3.2. Umidade do solo**

Para a medição da umidade do solo, utilizamos o *HydroSense II*, equipado com o sensor de capacitância CS658, com hastes de 20 cm (*Campbell Scientific Inc.*, Logan, UT, EUA), utilizado para estimar o conteúdo volumétrico de água no solo. As hastes do sensor foram inseridas no solo na profundidade de 20 cm, próximo a cada um dos indivíduos utilizados nesse estudo (Figura 6). Ao todo, foram realizadas 130 medições, com seis medições por parcela, exceto nas parcelas sem

indivíduos, conforme descrito no tópico 2.2.1 deste documento. As medições foram realizadas entre os dias 26 de julho e 02 de agosto de 2024. Como o intuito deste trabalho é apenas caracterizar os tratamentos, utilizamos o valor direto de conteúdo volumétrico de água do solo, já que o solo é o mesmo na mesma área e não foram conduzidas análises que envolvam as duas áreas. Reconhecemos que a profundidade de 20 cm representa apenas os horizontes superficiais do solo e pode não refletir integralmente a disponibilidade hídrica acessada por regenerantes já estabelecidos, os quais talvez possam explorar camadas mais profundas. No entanto, adotamos essa medida por permitir a comparação relativa entre tratamentos. Assim, a umidade do solo superficial deve ser interpretada não como uma estimativa absoluta da água disponível para as plantas, mas como um indicador comparativo das condições hídricas entre os ambientes avaliados.

**Figura 6 - Medição da umidade do solo utilizando o HydroSense II, acoplado a sensor de capacitância. A imagem mostra o sensor inserido no solo, próximo a um indivíduo selecionado para as avaliações ecofisiológicas.**



#### 2.4. CARACTERIZAÇÃO DAS CONDIÇÕES MICROCLIMÁTICAS

A medição foi realizada na área útil de 900 m<sup>2</sup> de cada parcela, tanto nos tratamentos de restauração quanto nas florestas de referência, exclusivamente durante a estação seca, quando o déficit hídrico atinge seu pico na região e as plântulas regenerantes enfrentam as condições microclimáticas mais adversas. As coletas ocorreram de forma contínua por 24 horas em dias claros e estáveis, entre 29 e 30 de agosto de 2024 na Área 1 e entre 30 e 31 de agosto de 2024 na Área 2, a fim de registrar um ciclo completo de variação diária. Durante esse período, medimos umidade relativa (%) e temperatura do ar (°C) e, a partir desses registros, calculamos o déficit de pressão de vapor (DPV, kPa). Utilizamos sensores acoplados aos data-loggers do modelo Em50 (Decagon Devices Inc., Pullman, WA,

USA) e do modelo ZL6 (METER Group Inc., Pullman, WA, USA) para a medição e registro de cada variável de microclima. A temperatura e umidade relativa foi medida por um sensor ATMOS 14 (VP-4) que mede estas variáveis simultaneamente, o qual foi alocado no centro de cada parcela a 130 cm acima do solo (Figura 7). Cada data-logger foi programado para registrar a leitura das variáveis de microclima e de potencial de água no solo (disponibilidade hídrica) a cada minuto e armazenar a média desses valores a cada hora, portanto 24 leituras de cada variável para parcela.

**Figura 7 - Medição das variáveis ambientais em parcelas de restauração e referência. A imagem mostra sensores conectados a data-loggers utilizados para o monitoramento da temperatura do ar (°C) e umidade relativa (%).**



## 2.5. ATRIBUTOS FUNCIONAIS

As avaliações dos atributos ecofisiológicos, com exceção da determinação da resistência do xilema ao embolismo, realizada imediatamente após a coleta, foram conduzidas durante a estação seca de 2024 (junho a agosto), período de intensa

restrição hídrica no sudeste brasileiro. Embora as coletas tenham ocorrido antes dos incêndios nas áreas de estudo, durante esse período, o Brasil enfrentou condições climáticas excepcionais, que amplificaram os efeitos da seca. Para ilustrar a intensidade do evento, nos meses subsequentes, o país, infelizmente, registrou um dos maiores episódios de queimadas de sua história. Esse contexto reforça o caráter excepcionalmente seco e quente do período de coleta, condição crítica para a resposta das plantas ao estresse ambiental.

Com o objetivo de avaliar a resposta ecofisiológica das plantas que se desenvolvem sob diferentes condições ambientais, as quais são moduladas pela estrutura da vegetação, avaliamos um conjunto de atributos funcionais que se relacionam com a disponibilidade de luz (parâmetros da atividade fotoquímica) e disponibilidade de água (potencial hídrico foliar, resistência do xilema ao embolismo e margem de segurança hidráulica do xilema), conforme descrito abaixo:

**Atividade fotoquímica (AF)** – Avaliamos a atividade fotoquímica com base em parâmetros de fluorescência da clorofila *a* utilizando o fluorômetro PAM – Junior (Chlorophyll – Fluorometer WALZ/Alemanha). Os parâmetros avaliados foram: a eficiência quântica máxima do fotossistema II ( $F_v/F_m$ ), rendimento quântico efetivo do fotossistema II ( $Y(II)$ ) (Genty *et al.*, 1989) e dissipação não fotoquímica (NPQ). Avaliamos as folhas na antemã (Guimarães *et al.*, 2022; Kalaji *et al.*, 2014). A medição foi realizada aplicando um pulso de luz saturante enquanto a amostra permanecia exposta a uma intensidade fixa de luz actínica de  $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (limitação máxima do equipamento), por um período de dois minutos (

Figura 8). As medições foram efetuadas utilizando a função *Act + Yield*. Para cada indivíduo, as avaliações foram conduzidas em duas folhas. Quando os valores obtidos foram semelhantes, a média foi considerada; caso apresentassem

discrepâncias, uma terceira folha foi avaliada, e a mediana dos valores foi utilizada nas análises.

**Figura 8 - Avaliação da atividade fotoquímica. As medições foram realizadas na antemanhã, para mensurar os parâmetros: eficiência quântica máxima do fotossistema II (Fv/Fm), rendimento quântico efetivo do fotossistema II (Y(II)) e dissipação não fotoquímica (NPQ).**



**Potencial hídrico foliar ao meio-dia ( $\Psi_{\text{midday}}$ )** - Mensuramos o Potencial hídrico foliar utilizando uma câmara de Scholander modelo 1505D-EXP (PMS instrument Company) (Figura 9). As medições foram realizadas imediatamente após a coleta das folhas. Realizamos as medições de Potencial hídrico foliar entre 11h e 13h (midday) em três folhas por indivíduo, sendo o valor final do indivíduo a mediana das três medições. As medições do potencial hídrico foliar foram realizadas entre os dias 26 de julho e 02 de agosto de 2024.

**Figura 9 - Medição do potencial hídrico foliar com câmara de pressão do tipo Scholander. (A) Folhas armazenadas em sacos plásticos vedados com gelo. (B) Corte dos pecíolos com bisturi para desobstrução dos vasos do xilema. (C) Medição do potencial hídrico ao meio-dia com a câmara de Scholander.**



## 2.6. ANÁLISE DE DADOS

Para avaliar os efeitos dos diferentes tratamentos de restauração sobre a estrutura da vegetação, as condições microclimáticas e as respostas ecofisiológicas das espécies regenerantes, realizamos análises separadas para cada área de estudo (Áreas 1 e 2), considerando suas particularidades ambientais e histórico de uso do solo.

Para comparar as condições microclimáticas entre os tratamentos, calculamos, para cada repetição em cada área, a integral temporal de 24 h (área sob a curva) das variáveis temperatura do ar, umidade relativa e déficit de pressão de vapor. Esse valor representa a exposição diária acumulada a cada condição abiótica, incorporando simultaneamente a magnitude e a duração dos valores registrados ao longo do dia. Para cada variável, realizamos uma análise de variância unifatorial, considerando o

tratamento como fator fixo, seguida de teste de Tukey para comparações múltiplas entre os tratamentos.

Para testar as diferenças entre tratamentos com relação à estrutura e umidade do solo e testar se há diferença na resposta ecofisiológica das espécies nos diferentes modelos de restauração, utilizamos modelos de regressão linear mistos. Cada atributo avaliado foi considerado como variável resposta em modelos separados. Os dados foram separados e analisados por área (Áreas 1 e 2). Como variáveis preditoras, incluímos a identidade da espécie (sp) e os diferentes tratamentos de restauração ou floresta de referência. A fim de considerar a estrutura hierárquica dos dados e a variação não controlada entre unidades amostrais, incluímos os blocos como efeitos aleatórios. Os modelos foram ajustados utilizando a função `lmer()` do pacote *lme4*.

A significância dos efeitos fixos foi avaliada por meio da análise de variância para modelos mistos, utilizando o pacote *car*. Utilizamos o Anova Tipo II para modelos sem interação e o Tipo III para modelos com interação. Quando necessário, transformações foram aplicadas para atender aos pressupostos do modelo. Estimamos as médias marginais ajustadas (*estimated marginal means*, EMMs) utilizando o pacote *emmeans* para comparar os efeitos dos tratamentos dentro de cada espécie e vice-versa. Para contrastes específicos entre níveis das variáveis preditoras, utilizamos testes de comparações múltiplas com ajuste para erro tipo I.

Realizamos todas as análises no ambiente R (R Core Team, 2024).

### 3. RESULTADOS

#### 3.1. CARACTERIZAÇÃO DAS ÁREAS DE ESTUDO

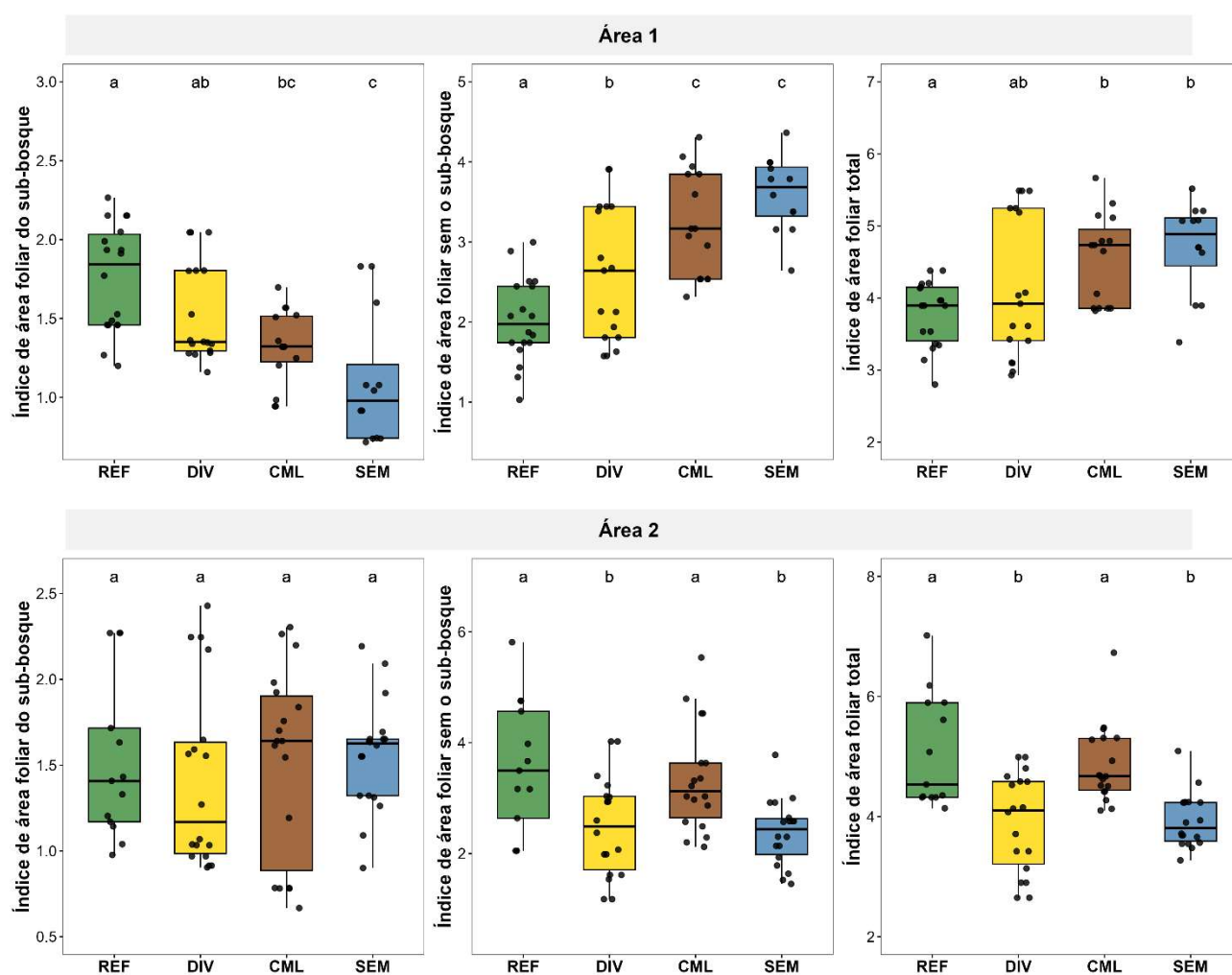
##### 3.1.1. Índice de área foliar

Na Área 1, o IAF total foi significativamente maior nos tratamentos consórcio madeira e lenha ( $5,67 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ ; +30 % vs. referência,  $p = 0,015$ ) e semeadura direta ( $5,52 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ ; +26 % vs. referência,  $p = 0,005$ ), enquanto o valor observado no plantio de alta diversidade ( $5,25 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ ; +7 %) não diferiu significativamente da floresta de referência ( $p = 0,456$ ). Considerando apenas o estrato do IAF sem sub-bosque, os tratamentos consórcio madeira e lenha ( $4,31 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ ,  $p < 0,001$ ) e semeadura direta ( $4,36 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ ,  $p < 0,001$ ) apresentaram valores significativamente mais altos que a floresta de referência ( $3,00 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ ), com área foliar cerca de 45% maior. O tratamento de alta diversidade ( $3,91 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ ; +30 %,  $p = 0,050$ ) também apresentou valor maior. No sub-bosque, a floresta de referência apresentou o maior valor ( $2,27 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ ), cerca de 20–25 % acima dos observados nos tratamentos semeadura direta ( $1,83 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ ;  $p < 0,001$ ) e consórcio madeira e lenha ( $1,70 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ ;  $p = 0,001$ ). O tratamento alta diversidade ( $2,05 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ ;  $p = 0,190$  vs. REF) não diferiu significativamente da floresta de referência, mas apresentou diferença significativa em relação à semeadura direta ( $p < 0,001$ ) e consórcio madeira e lenha ( $p = 0,043$ ) (Figura 10, Tabela 1).

Na Área 2, o padrão foi distinto, a referência exibiu o maior IAF total ( $7,02 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ ) e IAF sem sub-bosque ( $5,81 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ ), cerca de 28 % a 35 % acima dos valores observados no plantio de alta diversidade ( $4,99 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$  e  $4,02 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ ;  $p < 0,001$ ) e semeadura direta ( $5,09 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$  e  $3,78 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ ;  $p < 0,001$ ). O tratamento consórcio madeira e lenha ( $6,73 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$  total;  $5,54 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$  sem sub-bosque) aproximou-se dos níveis da floresta de referência ( $p = 0,84$ ;  $p = 0,92$ ) (Figura 10, Tabela 1). No entanto,

o IAF do sub-bosque variou entre 0,90 e 2,43  $\text{m}^2 \text{m}^{-2}$  em todos os tratamentos, sem diferença significativa, indicando que, independentemente do tratamento, o sub-bosque na Área 2 apresentam IAF semelhantes.

**Figura 10 - Comparação dos valores do Índice de Área Foliar (IAF) total, do IAF sem sub-bosque e do IAF do sub-bosque entre os tratamentos nas áreas de estudo. Letras diferentes indicam diferenças estatisticamente significativas entre os tratamentos, segundo o teste de Tukey ( $p < 0,05$ )**



### 3.1.2. Condições microclimáticas na estação seca

Na Área 1, a temperatura “acumulada” (calculada pela integral da função temperatura ao longo de 24 horas) foi menor na floresta de referência em comparação com os tratamentos semeadura direta, consórcio madeira e lenha e alta diversidade

( $p = 0,042$ ,  $p = 0,012$  e  $p = 0,008$ , respectivamente) (Figura 11, Tabela 1). A temperatura máxima não variou entre os tratamentos ( $p = 0,171$ ), enquanto a temperatura mínima foi significativamente menor na floresta de referência em relação ao consórcio madeira e lenha ( $p = 0,016$ ) e a DIV ( $p = 0,011$ ). A amplitude térmica foi próxima de apresentar diferença entre a floresta de referência e alta diversidade mas não foi significativa ( $p = 0,054$ ). A umidade relativa acumulada foi maior na floresta de referência em comparação ao consórcio madeira e lenha ( $p = 0,026$ ) e alta diversidade ( $p = 0,049$ ), enquanto a umidade relativa máxima, mínima e a amplitude não diferiu significativamente ( $p > 0,05$  para todas as comparações). O déficit de pressão de vapor acumulado apresentou o mesmo padrão da temperatura, com valores menores na floresta de referência em comparação aos demais tratamentos da área de restauração, semeadura direta ( $p = 0,031$ ), consórcio madeira e lenha ( $p = 0,012$ ) e alta diversidade ( $p = 0,007$ ). Já o déficit de pressão de vapor máximo ( $p = 0,171$ ) e a amplitude ( $p = 0,269$ ) não diferiu entre os tratamentos, mas o mínimo foi significativamente menor na floresta de referência em relação a consórcio madeira e lenha ( $p = 0,024$ ) e alta diversidade ( $p = 0,016$ ) (Figura 11, Tabela 1).

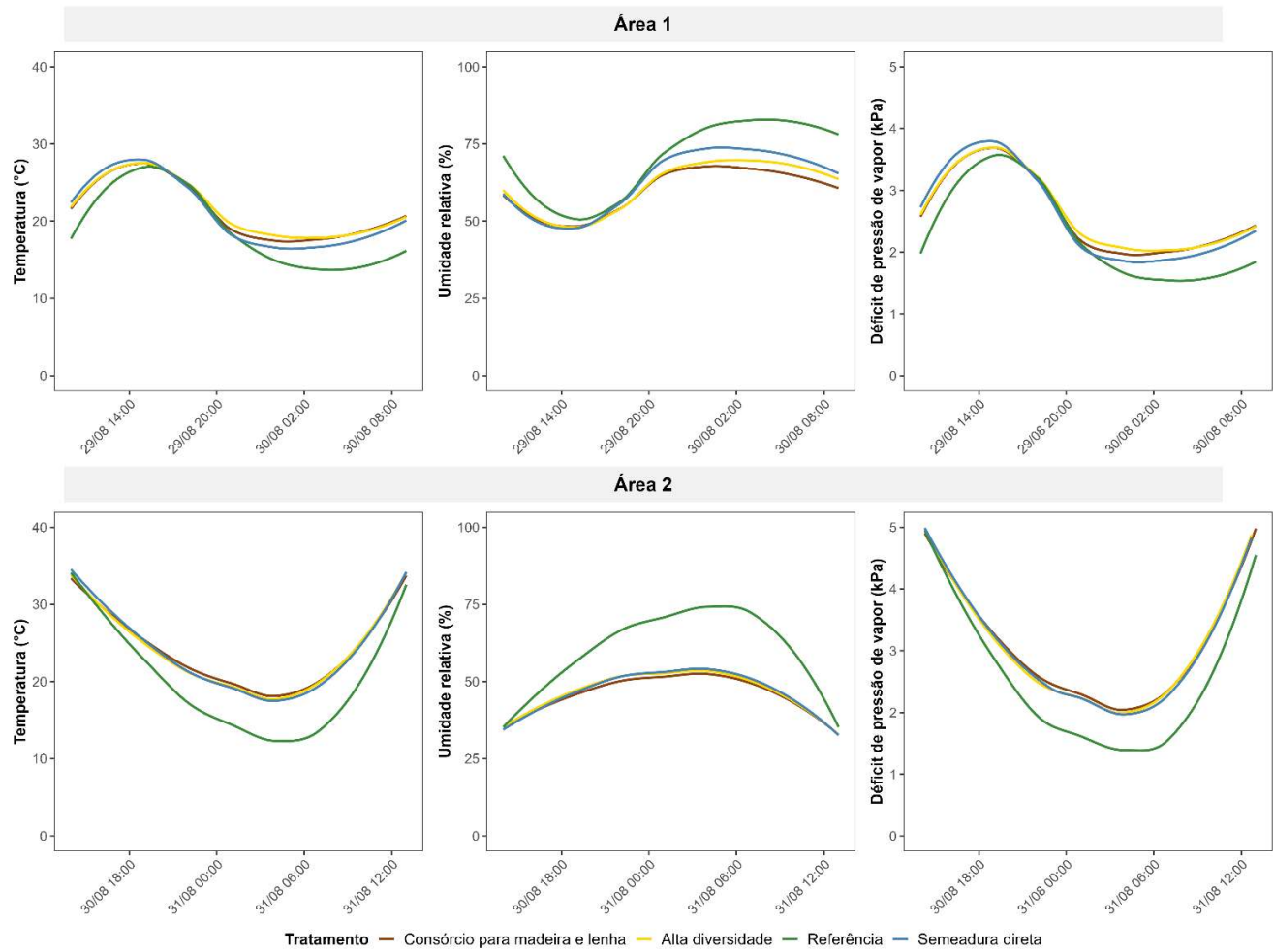
Na Área 2, as diferenças entre a floresta de referência e os sistemas de restauração foram mais marcantes (Figura 11, Tabela 1). A temperatura acumulada foi menor na floresta de referência em comparação aos tratamentos alta diversidade, semeadura direta e consórcio madeira e lenha ( $p < 0,001$  para todas as comparações). O mesmo ocorreu com a temperatura mínima, que foi menor na floresta de referência em comparação aos sistemas de restauração ( $p < 0,001$  para todas as comparações), além disso, semeadura direta foi significativamente menor que o consórcio madeira e lenha ( $p = 0,014$ ). A amplitude térmica foi significativamente maior na floresta de referência em comparação aos sistemas de restauração (floresta de referência: 20,52

°C; sistemas de restauração: 14,62–17,41 °C;  $p \leq 0,001$  para todas as comparações). Já a temperatura máxima não teve diferença entre os tratamentos ( $p = 0,309$ ). A umidade relativa acumulada foi maior na floresta de referência em relação aos demais tratamentos ( $p < 0,001$  para todas as comparações). Os valores de umidade relativa máxima seguiram o mesmo padrão, foram maiores na floresta de referência em comparação aos sistemas de restauração alta diversidade, semeadura direta e consórcio madeira e lenha ( $p < 0,001$  para todas as comparações), e a amplitude significativamente maior também na referência ( $p < 0,001$  para todas as comparações), sem diferenças significativas nas mínimas ( $p = 0,056$ ). E, mantendo o mesmo padrão que a temperatura, o déficit de pressão de vapor acumulado foi menor na floresta de referência em comparação aos sistemas de restauração ( $p < 0,001$  para todas as comparações) e o DPV mínimo foi menor na floresta de referência em relação aos sistemas de restauração ( $p < 0,001$  para todas as comparações) (Figura 11, Tabela 1). O DPV máximo ( $p = 0,313$ ) e a amplitude ( $p = 0,088$ ) não diferiram entre os tratamentos.

Considerando os valores mínimos, as florestas de referência mantiveram temperaturas de 12,81 °C na Área 1 e 11,87 °C na Área 2, comparado a faixas de temperatura de 15,37 a 17,84 °C nos sistemas de restauração (Tabela 1). A umidade relativa máxima atingiu 87 % na Área 1 e 77 % na Área 2, caindo nos registros mais baixos para 45 % e 37 %, respectivamente. Já nos sistemas de restauração, as máximas não ultrapassaram 78 % (Área 1) e 57 % (Área 2), e as mínimas chegaram a 42 % e 33 %, resultando em médias diárias sistematicamente menores que na referência. Na Área 2, por exemplo, a amplitude diária da umidade foi de 40 % (37–77 %) na referência, contra apenas 23 % (33–56 %) no tratamento semeadura direta, 17 % a menos que na floresta de referência (Tabela 1). O DPV também sugere

condições microclimáticas com menos demanda evapotranspirativa na floresta referência: os valores mínimos foram 1,47 kPa na Área 1 e 1,39 kPa na Área 2, até 32 % inferiores aos dos sistemas de restauração (Tabela 1). No tratamento semeadura direta da Área 2, o DPV máximo chegou a 5,45 kPa (vs. 4,89 kPa na referência) e o mínimo foi de 1,95 kPa (vs. 1,39 kPa) (Tabela 1), indicando um aumento de cerca de 40 % na demanda hídrica atmosférica em relação à floresta de referência.

**Figura 11 - Variação da temperatura do ar (°C), umidade relativa (%) e déficit de pressão de vapor (kPa) entre os dias 29 (Área 1) e 30 de agosto (Área 2) de 2024.**

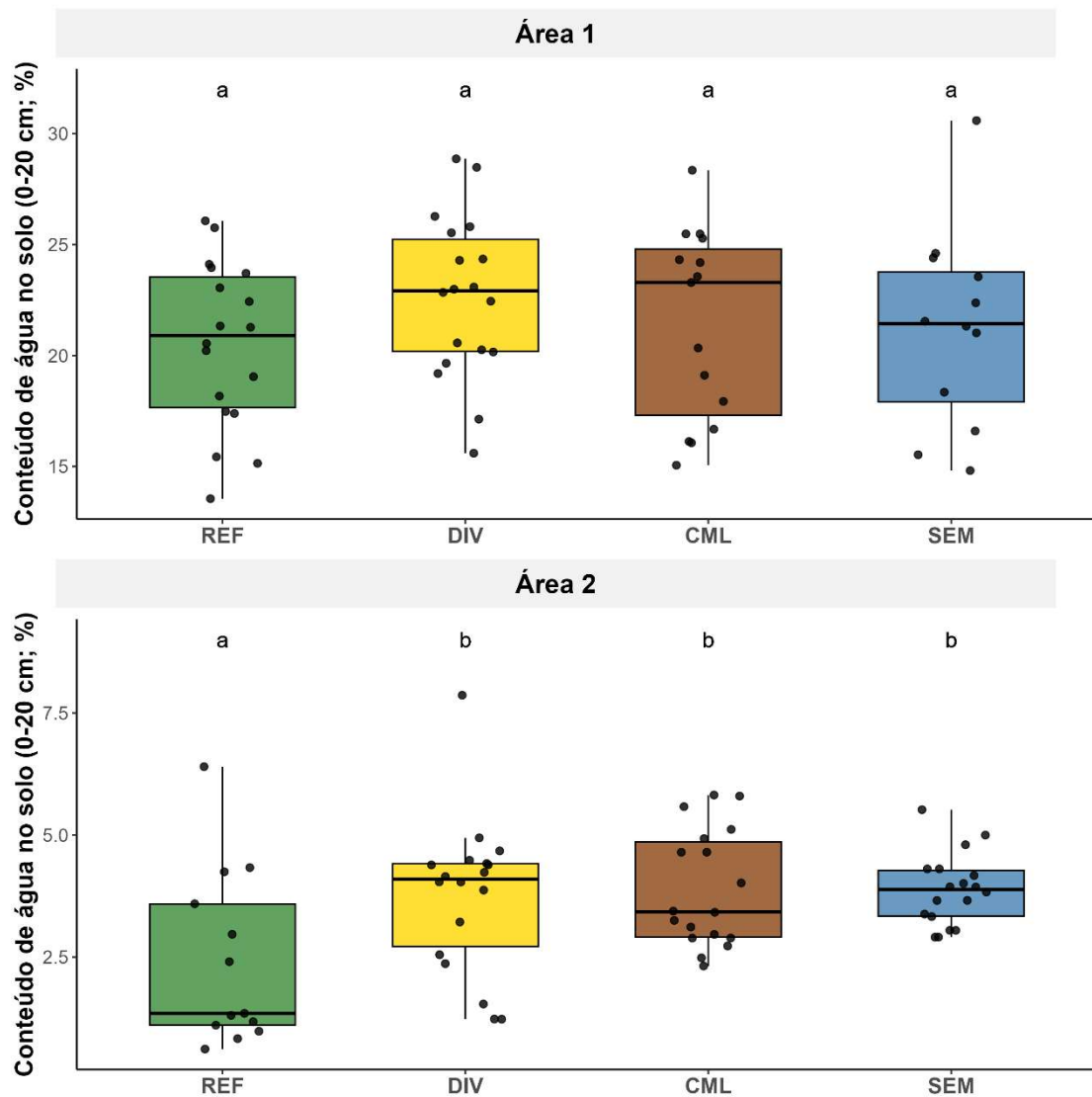


### 3.1.3. Conteúdo volumétrico de água no solo

Na Área 1, caracterizada por solo mais argiloso, o conteúdo volumétrico de água no solo variou de 13,55 % a 30,59 % entre os tratamentos. No entanto, não houve diferença estatisticamente significativa entre a floresta de referência e os sistemas de restauração (alta diversidade, consórcio madeira e lenha e semeadura direta) ( $p = 0,446$ ) (Figura 12).

Já na Área 2, onde o solo é mais arenoso, o conteúdo volumétrico de água no solo na floresta de referência foi de 3,51 % (intervalo: 6,40 % – 0,62 %;  $\pm 1,78$ ). Nos sistemas de restauração, observamos valores médios significativamente mais elevados: 4,55 % no alta diversidade ( $p = 0,037$ ) (7,86 %–1,23 %  $\pm 1,59$ ), 4,07 % no consórcio madeira e lenha ( $p = 0,018$ ) (5,82 %–2,32 %  $\pm 1,19$ ) e 4,21 % no tratamento de semeadura direta ( $p = 0,019$ ) (5,52 %–2,91 %  $\pm 0,73$ ). Esses valores correspondem a aumentos de aproximadamente 30 %, 16 % e 20 %, respectivamente, em relação à floresta de referência, indicando que os solos sob florestas restauradas retêm maior umidade superficial (0–20 cm) durante a estação seca (Figura 12 ,Tabela 1).

**Figura 12 - Comparação dos valores de conteúdo volumétrico de água no solo entre os tratamentos nas duas áreas de estudo, Área 1 (solo eutrófico) e Área 2 (solo distrófico). Letras diferentes indicam diferenças estatisticamente significativas entre os tratamentos (teste de Tukey,  $p < 0,05$ ).**



**Tabela 1 - Síntese dos resultados da análise estatística para as variáveis relacionadas a estrutura da vegetação, às condições microclimáticas na época seca e conteúdo de água no solo nos diferentes tratamentos de restauração e floresta de referência nas Áreas 1 e 2. Cada variável resposta foi modelada em função dos tratamentos (REF, DIV, CML e SEM). REF = floresta de referência; DIV = alta diversidade; CML = consórcio madeira e lenha; SEM = semeadura direta. Os valores de *p* indicam a significância estatística das diferenças entre os tratamentos. Letras diferentes indicam diferenças significativas entre os tratamentos, de acordo com o teste de Tukey.**

| Variável resposta                                     | Área 1          |             |                                        | Área 2          |             |                                        |
|-------------------------------------------------------|-----------------|-------------|----------------------------------------|-----------------|-------------|----------------------------------------|
|                                                       | <i>p</i> -valor | Tratamentos | Valores máximo, mínimo e desvio padrão | <i>p</i> -valor | Tratamentos | Valores máximo, mínimo e desvio padrão |
| IAF total (m <sup>2</sup> .m <sup>-2</sup> )          | = 0,002         | REF a       | 4,38 – 2,80 ± 0,46                     | < 0,001         | REF a       | 7,02 – 4,14 ± 0,94                     |
|                                                       |                 | DIV ab      | 5,49 – 2,93 ± 0,99                     |                 | DIV b       | 4,99 – 2,65 ± 0,82                     |
|                                                       |                 | CML b       | 5,67 – 3,82 ± 0,62                     |                 | CML a       | 6,73 – 4,10 ± 0,64                     |
|                                                       |                 | SEM b       | 5,52 – 3,39 ± 0,65                     |                 | SEM b       | 5,09 – 3,27 ± 0,46                     |
| IAF sem sub-bosque (m <sup>2</sup> .m <sup>-2</sup> ) | < 0,001         | REF a       | 3,00 – 1,03 ± 0,53                     | < 0,001         | REF a       | 5,81 – 2,05 ± 1,20                     |
|                                                       |                 | DIV b       | 3,91 – 1,58 ± 0,84                     |                 | DIV b       | 4,02 – 1,18 ± 0,90                     |
|                                                       |                 | CML c       | 4,31 – 2,31 ± 0,66                     |                 | CML a       | 5,54 – 2,12 ± 0,96                     |
|                                                       |                 | SEM c       | 4,36 – 2,64 ± 0,47                     |                 | SEM b       | 3,78 – 1,45 ± 0,59                     |

|                                                   |         |        |                         |         |       |                        |
|---------------------------------------------------|---------|--------|-------------------------|---------|-------|------------------------|
| IAF sub-bosque (m <sup>2</sup> .m <sup>-2</sup> ) | < 0,001 | REF c  | 2,27 – 1,20 ± 0,34      | = 0.841 | REF   | 2,27 – 0,98 ± 0,47     |
|                                                   |         | DIV bc | 2,05 – 1,16 ± 0,31      |         | DIV   | 2,43 – 0,90 ± 0,53     |
|                                                   |         | CML ab | 1,70 – 0,94 ± 0,23      |         | CML   | 2,30 – 0,67 ± 0,56     |
|                                                   |         | SEM a  | 1,83 – 0,72 ± 0,42      |         | SEM   | 2,19 – 0,90 ± 0,32     |
| Temperatura acumulada (° C - dia)                 | = 0,006 | REF a  | 474,13 – 450,44 ± 12,06 | < 0,001 | REF a | 493,62 – 481,64 ± 6,00 |
|                                                   |         | DIV b  | 544,56 – 503,36 ± 20,85 |         | DIV b | 579,35 – 573,03 ± 3,22 |
|                                                   |         | CML b  | 529,75 – 502,15 ± 13,92 |         | CML b | 586,08 – 571,80 ± 7,63 |
|                                                   |         | SEM b  | 518,06 – 501,29 ± 11,86 |         | SEM b | 583,67 – 572,91 ± 6,02 |
| Temperatura máxima (° C)                          | = 0,171 | REF    | 29,75 – 29,23 ± 0,27    | < 0,387 | REF   | 32,62 – 31,23 ± 0,76   |
|                                                   |         | DIV    | 30,73 – 29,69 ± 0,59    |         | DIV   | 32,49 – 32,36 ± 0,07   |
|                                                   |         | CML    | 30,62 – 29,62 ± 0,50    |         | CML   | 32,77 – 31,50 ± 0,68   |
|                                                   |         | SEM    | 30,64 – 30,49 ± 0,10    |         | SEM   | 34,54 – 32,22 ± 1,26   |
| Temperatura mínima (° C)                          | = 0,009 | REF a  | 14,15 – 12,81 ± 0,71    | < 0,001 | REF a | 12,10 – 11,87 ± 0,13   |
|                                                   |         | DIV b  | 18,49 – 15,86 ± 1,36    |         | DIV c | 17,80 – 17,51 ± 0,14   |
|                                                   |         | CML b  | 17,26 – 16,13 ± 0,58    |         | CML c | 18,24 – 17,84 ± 0,21   |
|                                                   |         | SEM ab | 17,07 – 15,37 ± 1,20    |         | SEM b | 17,68 – 17,13 ± 0,28   |
|                                                   | = 0,05  | REF    | 16,66 – 15,49 ± 0,62    | < 0,001 | REF b | 20,52 – 19,36 ± 0,63   |

|                                      |         |        |                      |         |       |                      |
|--------------------------------------|---------|--------|----------------------|---------|-------|----------------------|
| Amplitude de temperatura (° C)       |         | DIV    | 14,14 – 11,19 ± 1,62 |         | DIV a | 14,98 – 14,69 ± 0,16 |
|                                      |         | CML    | 14,49 – 12,78 ± 0,99 |         | CML a | 14,62 – 13,66 ± 0,49 |
|                                      |         | SEM    | 15,27 – 13,43 ± 1,30 |         | SEM a | 17,41 – 14,80 ± 1,49 |
| Umidade relativa acumulada (% - dia) | = 0,026 | REF b  | 17,15 – 16,16 ± 0,50 | < 0,001 | REF b | 14,65 – 14,28 ± 0,19 |
|                                      |         | DIV a  | 15,27 – 13,96 ± 0,66 |         | DIV a | 11,56 – 10,92 ± 0,33 |
|                                      |         | CML a  | 15,41 – 13,22 ± 1,09 |         | CML a | 11,24 – 10,85 ± 0,21 |
|                                      |         | SEM ab | 15,52 – 14,61 ± 0,64 |         | SEM a | 11,41 – 11,04 ± 0,19 |
| Umidade relativa máxima (%)          | = 0,065 | REF    | 0,87 – 0,79 ± 0,04   | < 0,001 | REF b | 0,77 – 0,73 ± 0,02   |
|                                      |         | DIV    | 0,78 – 0,67 ± 0,05   |         | DIV a | 0,57 – 0,54 ± 0,01   |
|                                      |         | CML    | 0,76 – 0,64 ± 0,06   |         | CML a | 0,55 – 0,54 ± 0,01   |
|                                      |         | SEM    | 0,78 – 0,72 ± 0,04   |         | SEM a | 0,56 – 0,55 ± 0,00   |
| Umidade relativa mínima (%)          | = 0,070 | REF    | 0,46 – 0,45 ± 0,01   | = 0,056 | REF   | 0,39 – 0,37 ± 0,01   |
|                                      |         | DIV    | 0,45 – 0,42 ± 0,01   |         | DIV   | 0,37 – 0,34 ± 0,02   |
|                                      |         | CML    | 0,44 – 0,42 ± 0,01   |         | CML   | 0,36 – 0,33 ± 0,01   |
|                                      |         | SEM    | 0,43 – 0,42 ± 0,00   |         | SEM   | 0,35 – 0,33 ± 0,02   |
|                                      | = 0,129 | REF    | 0,42 – 0,33 ± 0,04   | < 0,001 | REF b | 0,40 – 0,35 ± 0,03   |
|                                      |         | DIV    | 0,34 – 0,22 ± 0,06   |         | DIV a | 0,23 – 0,20 ± 0,02   |

|                                         |         |        |                      |         |       |                      |
|-----------------------------------------|---------|--------|----------------------|---------|-------|----------------------|
| Amplitude da<br>umidade<br>relativa (%) |         | CML    | 0,32 – 0,22 ± 0,05   |         | CML a | 0,21 – 0,19 ± 0,01   |
|                                         |         | SEM    | 0,35 – 0,30 ± 0,04   |         | SEM a | 0,23 – 0,20 ± 0,02   |
| DPV<br>acumulado<br>(kPa - dia)         | = 0,006 | REF a  | 57,58 – 54,55 ± 1,52 | < 0,001 | REF a | 63,38 – 60,96 ± 1,22 |
|                                         |         | DIV b  | 67,28 – 61,44 ± 2,94 |         | DIV b | 75,09 – 74,11 ± 0,49 |
|                                         |         | CML b  | 65,33 – 61,70 ± 1,82 |         | CML b | 76,17 – 73,31 ± 1,51 |
|                                         |         | SEM b  | 63,80 – 62,03 ± 1,25 |         | SEM b | 77,08 – 73,94 ± 1,79 |
| DPV máximo<br>(kPa)                     | = 0,171 | REF    | 4,16 – 4,04 ± 0,06   | = 0,312 | REF   | 4,90 – 4,53 ± 0,20   |
|                                         |         | DIV    | 4,41 – 4,15 ± 0,15   |         | DIV   | 4,87 – 4,83 ± 0,02   |
|                                         |         | CML    | 4,38 – 4,13 ± 0,12   |         | CML   | 4,95 – 4,60 ± 0,19   |
|                                         |         | SEM    | 4,38 – 4,35 ± 0,03   |         | SEM   | 5,46 – 4,80 ± 0,36   |
| DPV mínimo<br>(kPa)                     | = 0,013 | REF a  | 1,60 – 1,47 ± 0,07   | < 0,001 | REF a | 1,40 – 1,38 ± 0,01   |
|                                         |         | DIV b  | 2,11 – 1,79 ± 0,17   |         | DIV b | 2,03 – 1,99 ± 0,02   |
|                                         |         | CML b  | 1,96 – 1,82 ± 0,07   |         | CML b | 2,08 – 2,03 ± 0,03   |
|                                         |         | SEM ab | 1,93 – 1,73 ± 0,14   |         | SEM c | 2,01 – 1,94 ± 0,03   |
| Amplitude de<br>DPV (kPa)               | = 0,269 | REF    | 2,67 – 2,54 ± 0,07   | = 0,088 | REF   | 3,50 – 3,15 ± 0,19   |
|                                         |         | DIV    | 2,53 – 2,03 ± 0,25   |         | DIV   | 2,88 – 2,83 ± 0,03   |
|                                         |         | CML    | 2,56 – 2,23 ± 0,18   |         | CML   | 2,88 – 2,57 ± 0,16   |

|                                                   |         |     |                      |         |       |                    |
|---------------------------------------------------|---------|-----|----------------------|---------|-------|--------------------|
|                                                   |         | SEM | 2,65 – 2,41 ± 0,17   |         | SEM   | 3,52 – 2,82 ± 0,39 |
| Conteúdo<br>volumétrico<br>de água no<br>solo (%) | = 0,446 | REF | 26,07 – 13,55 ± 3,72 | = 0,011 | REF a | 6,40 – 0,62 ± 1,78 |
|                                                   |         | DIV | 28,87 – 15,60 ± 3,66 |         | DIV b | 7,86 – 1,23 ± 1,59 |
|                                                   |         | CML | 28,35 – 15,06 ± 4,29 |         | CML b | 5,82 – 2,32 ± 1,19 |
|                                                   |         | SEM | 30,59 – 14,82 ± 4,46 |         | SEM b | 5,52 – 2,91 ± 0,73 |

## 3.2. RESPOSTAS ECOFISIOLÓGICAS NOS MODELOS DE RESTAURAÇÃO E REFERÊNCIA

### 3.2.1. Atividade fotoquímica

#### 3.2.1.1. Eficiência quântica máxima do fotossistema II (Fv/Fm)

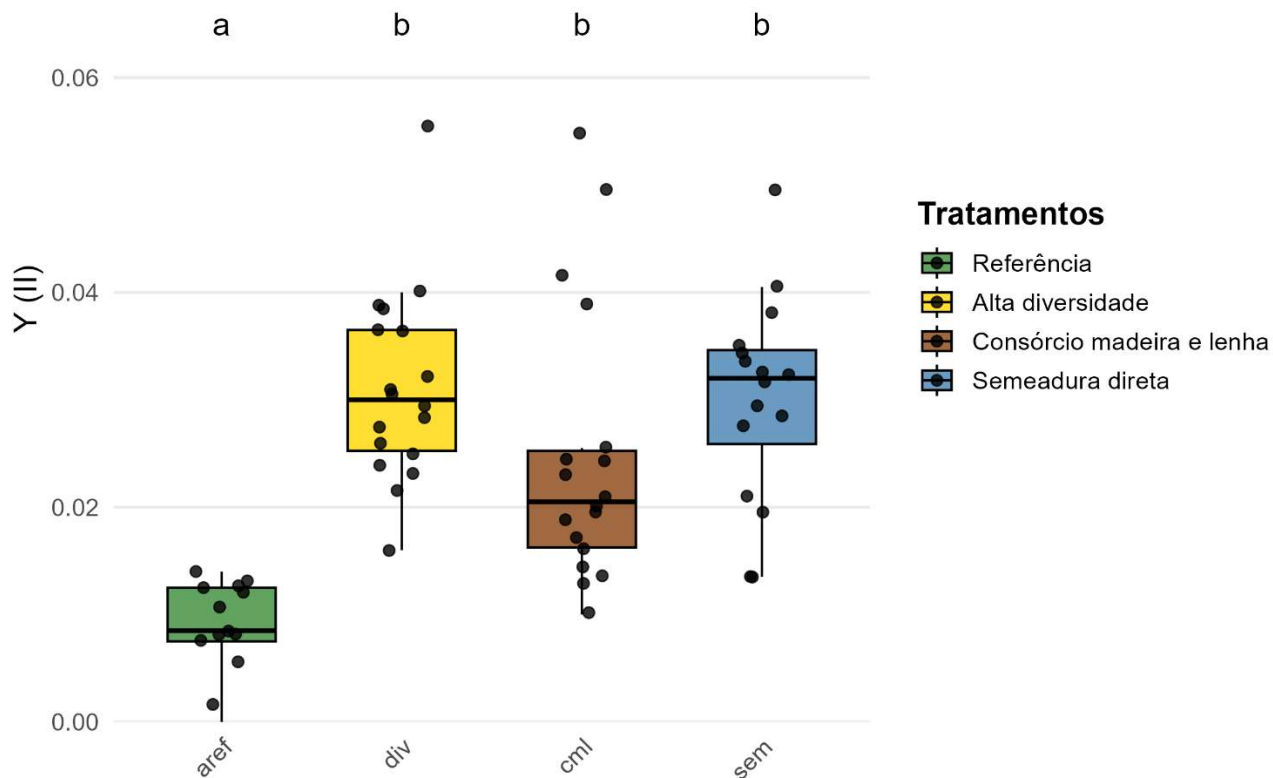
A eficiência quântica máxima do fotossistema II (Fv/Fm) não apresentou diferenças significativas entre tratamentos ou espécies em nenhuma das áreas estudadas. Na Área 1, não houve interação significativa entre tratamento e espécie ( $p = 0,698$ ), entre tratamentos ( $p = 0,089$ ) nem entre espécie ( $p = 0,074$ ). De modo semelhante, na Área 2 não foram detectadas diferenças significativas de Fv/Fm entre tratamentos ou espécies, considerando a interação ( $p = 0,887$ ) ou os efeitos isolados de tratamento ( $p = 0,091$ ) e espécie ( $p = 0,804$ ).

#### 3.2.1.2. Rendimento quântico efetivo do Fotossistema II (Y(II))

Na Área 1, não houve efeito significativo seja no modelo completo (efeitos de tratamento  $p = 0,720$ ; espécie  $p = 0,697$ ; interação  $p = 0,898$ ) ou em modelos simplificados ( $p > 0,3$ ). Ambas as espécies conservaram nível semelhante de eficiência fotossintética nos diferentes tratamentos, ainda que em valores baixos ( $< 0,04$ ).

Por outro lado, na Área 2 houve efeito dos tratamentos com a aplicação do modelo linear com transformação logarítmica sobre Y(II) ( $p < 0,001$ ). Os tratamentos consórcio madeira e lenha, alta diversidade e semeadura direta apresentaram valores de Y(II) maiores que a floresta de referência ( $p = 0,002$ ;  $p < 0,001$ ;  $p < 0,001$ ). Além disso, o sistema semeadura direta apresentou valores significativamente maiores que o consórcio madeira e lenha ( $p = 0,033$ ) (Figura 13).

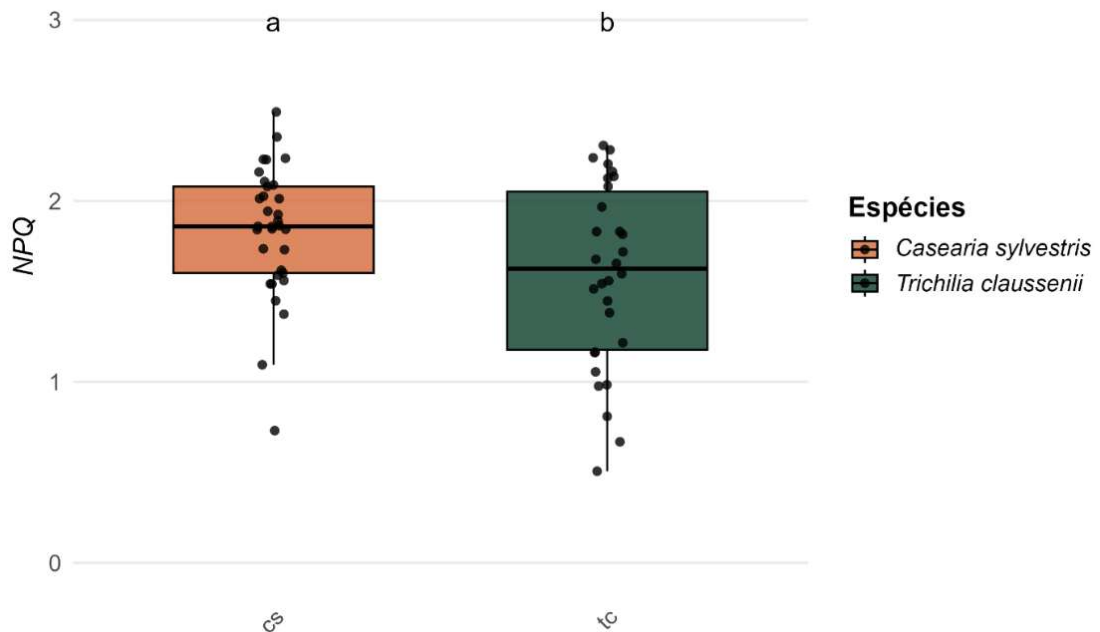
**Figura 13 - Comparação dos valores de rendimento quântico efetivo do fotossistema II (Y(II)) entre os tratamentos da Área 2. Letras diferentes indicam que há diferença estatística de acordo com o teste de Tukey ( $p < 0,05$ ).**



### 3.2.1.3. Dissipação não fotoquímica (NPQ)

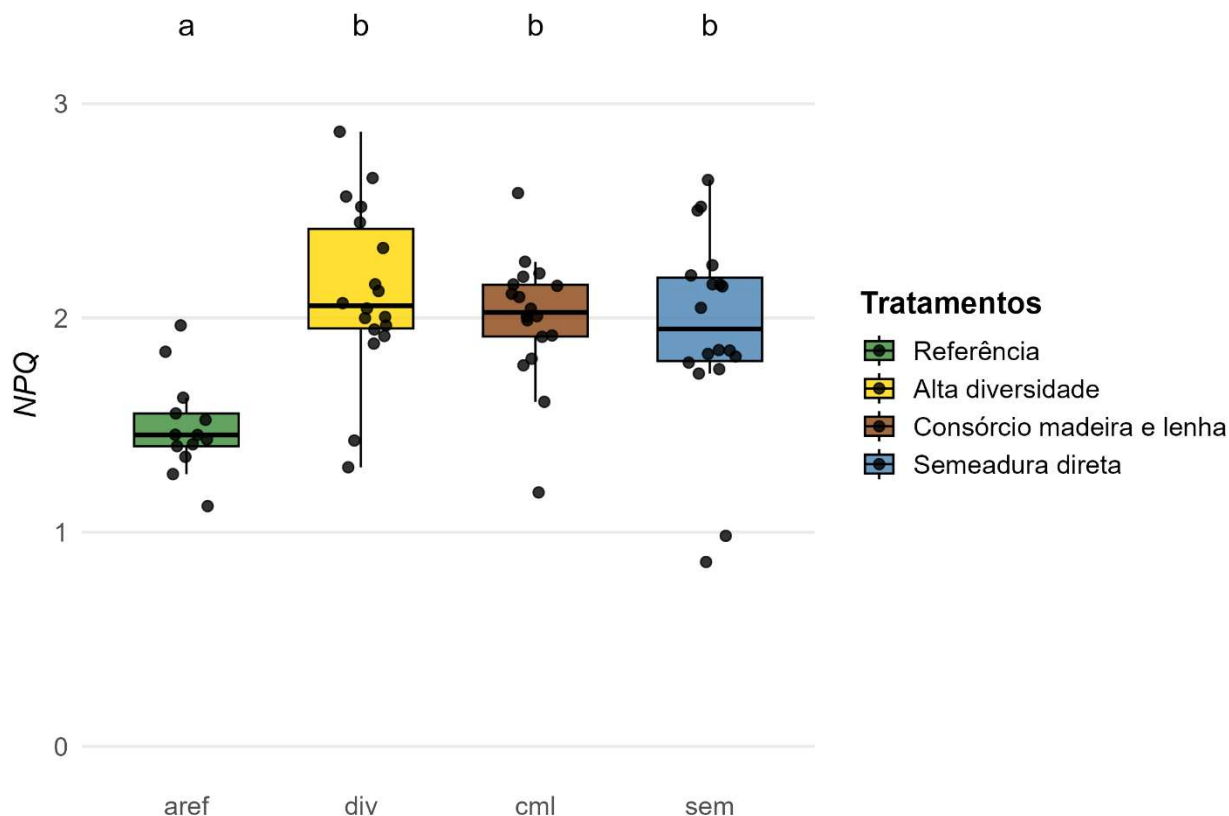
Na Área 1 *C. sylvestris* apresentou valores de NPQ maiores que *T. clausenii* ( $p = 0,03$ ). A espécie *C. sylvestris*, de forma geral, dissipou uma fração maior da energia absorvida na forma de calor (Figura 14, Tabela 2, APÊNDICE C).

**Figura 14 - Comparação dos valores de Dissipação não fotoquímica (NPQ) entre as espécies. Letras diferentes indicam que há diferença estatística de acordo com o teste de Tukey ( $p < 0,05$ ).**



Na Área 2, os tratamentos de restauração (consórcio madeira e lenha  $p = 0,001$ ; alta diversidade  $p < 0,001$ ; semeadura direta  $p = 0,005$ ) apresentaram valores de NPQ maiores que a floresta de referência (Figura 15, Tabela 2, APÊNDICE C). Não houve diferença entre os sistemas de restauração. Não foram observadas diferenças entre os tratamentos na Área 1 para essa variável ( $p > 0.05$ ).

**Figura 15 - Comparação dos valores de Dissipação não fotoquímica (NPQ) entre os tratamentos. Letras diferentes indicam que há diferença estatística de acordo com o teste de Tukey ( $p < 0,05$ ).**



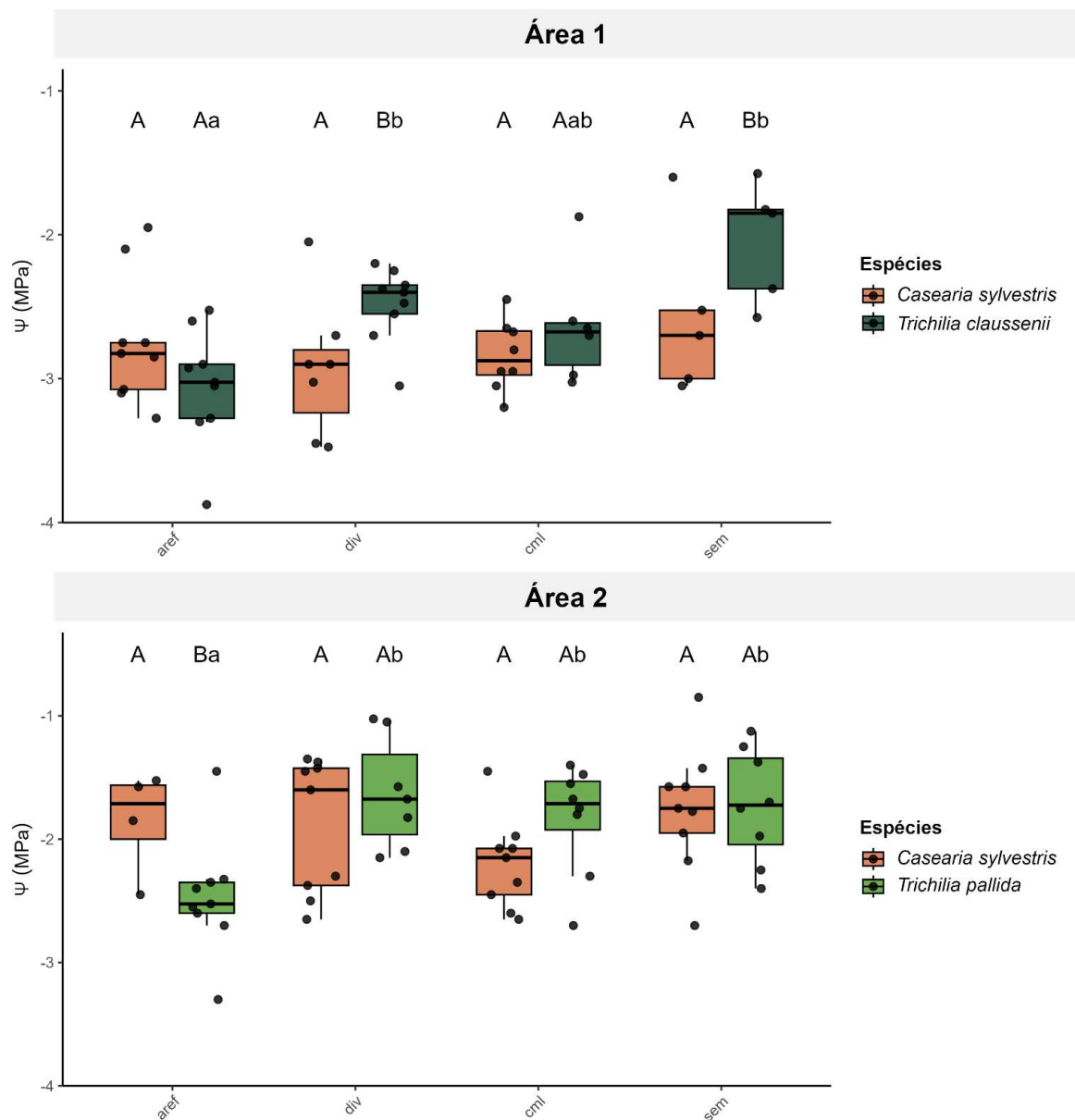
### 3.2.2. Potencial hídrico foliar ao meio-dia

Com relação ao Potencial hídrico foliar ao meio-dia na Área 1 a análise revelou interação significativa entre os tratamentos e as espécies estudadas ( $p = 0,024$ ) (Figura 16). Para a espécie *C. sylvestris*, não foram observadas diferenças significativas no  $\Psi_{\text{midday}}$  entre os tratamentos ( $p > 0,05$ ). Já para *T. clausenii*, a floresta de referência apresentou valores de  $\Psi_{\text{midday}}$  significativamente menores que os tratamentos alta diversidade ( $p = 0,0219$ ) e semeadura direta ( $p < 0,001$ ). Comparando as espécies dentro de cada tratamento, *C. sylvestris* teve  $\Psi_{\text{midday}}$  mais negativo que *T. clausenii* no plantio de alta diversidade ( $p = 0,033$ ) e semeadura

direta ( $p = 0,041$ ), sem diferenças entre a floresta de referência e o consórcio madeira e lenha (Figura 16, Tabela 2, APÊNDICE C).

Na Área 2, a interação entre tratamento e espécie para o potencial hídrico foliar não foi significativo ( $p = 0,050$ ) (Figura 16, Tabela 2, APÊNDICE C). Na floresta de referência, *T. pallida* apresentou valores de  $\Psi_{\text{midday}}$  significativamente mais negativos que *C. sylvestris* ( $p = 0,033$ ), sem diferenças entre as espécies nos demais tratamentos ( $p > 0,05$ ) (Figura 16, APÊNDICE C). Para a espécie *T. pallida*, a floresta de referência teve valores mais negativos de  $\Psi_{\text{midday}}$  em comparação ao consórcio madeira e lenha ( $p = 0,035$ ), semeadura direta ( $p = 0,010$ ) e alta diversidade ( $p = 0,004$ ). Para *C. sylvestris*, não houve diferenças entre tratamentos ( $p > 0,05$ ).

**Figura 16 - Comparação do potencial hídrico foliar em diferentes tratamentos e espécies nas Áreas 1 e 2. Letras maiúsculas referem-se a comparações entre espécies nos tratamentos e letras minúsculas a comparações entre tratamentos dentro da espécie *T. pallida*; letras diferentes indicam diferença estatística segundo o teste de Tukey ( $p < 0,05$ ).**



**Tabela 2 - Resultados dos modelos lineares significativos ajustados para as variáveis de resposta (Y(II), NPQ e  $\Psi_{\text{midday}}$ ) em função dos tratamentos (REF = floresta de referência; DIV = alta diversidade; CML = consórcio madeira e lenha; SEM = semeadura direta) e espécies (CS = *Casearia sylvestris*; TC = *Trichilia clausenii*; TP = *Trichilia pallida*) nas Áreas 1 e 2. A tabela apresenta somente os modelos e efeitos significativos ( $p < 0,05$ ), indicando os tratamentos e espécies que apresentaram diferenças relevantes em cada análise. Os modelos listados representam os ajustes finais utilizados para cada variável, modelos não significativos não foram incluídos na tabela. Letras diferentes indicam diferenças estatísticas entre os tratamentos ou entre as espécies, conforme o teste de Tukey.**

| Variável resposta | Modelo                                                      | Área 1             |            |         | Área 2                |            |         |
|-------------------|-------------------------------------------------------------|--------------------|------------|---------|-----------------------|------------|---------|
|                   |                                                             | p-valor            | Tratamento | Espécie | p-valor               | Tratamento | Espécie |
| Y(II)             | $\log(Y) \sim \text{trat}$ (Y transformado para $\log(Y)$ ) | -                  | -          | -       | $\text{trat} < 0,001$ | REF a      | -       |
|                   |                                                             |                    |            |         |                       | DIV b      |         |
|                   |                                                             |                    |            |         |                       | CML b      |         |
|                   |                                                             |                    |            |         |                       | SEM b      |         |
| NPQ               | $\text{NPQ} \sim \text{sp}$                                 | $\text{sp} = 0.03$ | -          | CS a    | -                     | -          | -       |
|                   |                                                             |                    | -          | TC b    | -                     | -          | -       |
| NPQ               | $\text{NPQ} \sim \text{trat}$                               | -                  | -          | -       | $\text{trat} < 0,001$ | REF a      | -       |
|                   |                                                             |                    |            |         |                       | DIV b      |         |

|                        |                                                     |                                           |        |      |                                           | CML b |      |
|------------------------|-----------------------------------------------------|-------------------------------------------|--------|------|-------------------------------------------|-------|------|
|                        |                                                     |                                           |        |      |                                           | SEM b |      |
| $\Psi_{\text{midday}}$ | $\Psi_{\text{midday}} \sim \text{trat} * \text{sp}$ | trat = 0,484<br>sp = 0,109<br>int = 0,024 | REF    | -    | trat = 0,236<br>sp = 0,033<br>int = 0,050 | REF   | CS a |
|                        |                                                     |                                           | DIV    | CS a |                                           | DIV   | TP b |
|                        |                                                     |                                           |        | TC b |                                           |       | -    |
|                        |                                                     |                                           | CML    | -    |                                           | CML   | -    |
|                        |                                                     |                                           | SEM    | CS a |                                           | SEM   | -    |
|                        |                                                     |                                           |        | TC b |                                           |       |      |
|                        |                                                     |                                           | REF a  | TC   |                                           | REF a | TP   |
|                        |                                                     |                                           | DIV b  |      |                                           | DIV b |      |
|                        |                                                     |                                           | CML ab |      |                                           | CML b |      |
|                        |                                                     |                                           | SEM b  |      |                                           | SEM b |      |

## 4. DISCUSSÃO

### 4.1. ESTRUTURA DA VEGETAÇÃO E CONDIÇÕES MICROCLIMÁTICAS NOS DIFERENTES TRATAMENTOS

#### 4.1.1. Estrutura do dossel e índice de área foliar

Nos sítios analisados, os diferentes padrões de índice de área foliar refletem estágios sucessionais distintos e o papel da composição específica na trajetória de restauração. Na Área 1, os tratamentos de restauração em geral exibiram IAF total e IAF sem sub-bosque superiores aos da floresta de referência. No entanto, o IAF restrito ao sub-bosque (1,3 - 4m de altura) continuou mais elevado na REF ( $\approx 2,27 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ ) do que em SEM ( $1,83 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ ) e CML ( $1,70 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ ), indicando que, embora o dossel superior das áreas restauradas esteja bem desenvolvido, as camadas intermediárias e inferiores ainda apresentam menor acúmulo de folhagem. Esse padrão é coerente com o que Matsuo *et al.* (2021) observaram em florestas secundárias tropicais: a heterogeneidade vertical do dossel aumenta gradualmente nas primeiras décadas de sucessão, aproximando-se dos padrões de floresta madura somente após cerca de 20–30 anos de regeneração. Tal padrão indica um estágio estrutural intermediário nas áreas restauradas: embora o fechamento do dossel superior tenha sido provavelmente acelerado pela alta taxa de crescimento e acumulação foliar de espécies pioneiras, como *Schizolobium parahyba* var. *parahyba* no tratamento SEM, essa cobertura não representa, por si só, uma floresta estruturalmente madura. Florestas maduras apresentam distribuição foliar mais balanceada entre os estratos, com IAF reduzido nas camadas mais baixas (próximo ao solo) e acúmulo progressivo até o sub-bosque e dossel, o que favorece maior eficiência no uso da luz e na estratificação funcional (Kitajima; Mulkey; Wright, 2005). O estabelecimento e a diversidade do sub-bosque estão fortemente condicionados à

complexidade vertical do dossel, que, por sua vez, só se desenvolve plenamente em fases mais avançadas da sucessão (Tanioka *et al.*, 2020).

A floresta de referência da Área 1 apresenta valores relativamente baixos de IAF total e de IAF sem sub-bosque, em parte devido à dominância de *Tipuana tipu* no dossel, espécie exótica e semidecídua cuja fenologia resulta em redução sazonal da área foliar. A deciduidade dessa espécie reduz temporariamente a cobertura do dossel, efeito semelhante ao observado em florestas temperadas caducifólias, onde a perda sazonal de folhas impacta significativamente o IAF, a estrutura vertical e o microclima (Le Dantec; Dufreâne; Saugier, 2000). A dominância de *T. tipu* no dossel parece ter retardado o recrutamento de outras espécies arbóreas para os estratos superiores, mas, por outro lado, criou condições favoráveis ao desenvolvimento de um sub-bosque vigoroso. Essa configuração é refletida nos dados de IAF: embora o IAF total e o IAF sem o sub-bosque sejam mais baixos na referência, o IAF específico do sub-bosque atinge valores mais elevados, compondo um gradiente coerente com as expectativas para áreas com maior cobertura e densidade em camadas inferiores. A discrepância observada na Área 1, maior IAF total nos sistemas de restauração versus microclima mais ameno na floresta de referência, demonstra que o IAF total não refletem necessariamente à maturidade funcional do ecossistema nem ao pleno restabelecimento dos serviços de modulação térmica e hídrica (Coomes e Allen, 2007; Tang *et al.*, 2012), uma vez que a floresta de referência, mesmo apresentando IAF total mais baixo, mantém condições microclimáticas mais estáveis<sup>1</sup>, possivelmente associadas à sua estrutura vertical complexa e ao maior tempo de conservação sem intervenções antrópicas.

---

<sup>1</sup> **Nota interpretativa:** consideramos condições microclimáticas “mais estáveis” em termos de variabilidade diária e valores extremos.

Já na Área 2, onde o ecossistema de referência se encontra em estágio mais avançado na sucessão, a floresta de referência liderou em IAF total e IAF sem sub-bosque, mas houve convergência no IAF sub-bosque entre a floresta de referência e os três sistemas de plantio ( $\approx 2,2\text{--}2,4 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ ), sugerindo que, ali, a camada inferior do dossel recuperou níveis comparáveis aos da floresta de referência, o que aponta para um avanço sucessionais mais expressivo nesta área, ao menos no sub-bosque, considerando o IAF. Esse avanço mais expressivo espelha a maior complexidade estrutural observada em florestas secundárias com 8–32 anos de regeneração, conforme registrado por Almeida *et al.* (2020) via sensoriamento LiDAR, particularmente no que diz respeito à recomposição do sub-bosque e ao aumento da heterogeneidade vertical, ainda que o IAF total não tenha apresentado tendência clara com o tempo. Com relação aos IAF total e sem sub-bosque apenas o sistema consórcio de espécies para madeira e lenha se aproxima da floresta de referência, o que é particularmente interessante por se tratar de um modelo produtivo. Isso sugere que, mesmo em sistemas voltados à produção, é possível alcançar área foliar comparáveis às de áreas mais maduras. Entretanto, a interpretação do IAF exige cautela, dado seu alto grau de variabilidade espacial e temporal. Por exemplo, no sistema de semeadura direta a superdominância da espécie *Schizolobium parahyba* pode gerar aumentos rápidos nos valores de IAF total e IAF sem sub-bosque no curto prazo, não em razão de copas densas, mas por sua alta taxa de crescimento e rápida produção de biomassa foliar. Ainda assim, pelo fato de apresentar copa aberta e queda foliar sazonal, essa espécie contribui para oscilações expressivas no IAF ao longo do ano, tornando os valores altamente dinâmicos e dependentes do momento da medição. Essa instabilidade na estrutura foliar vertical observada nas áreas restauradas, especialmente no sistema de semeadura direta, dominado por *S.*

*parahyba*, é compatível com padrões reconhecidos em ecossistemas tropicais jovens, nos quais o dossel é rapidamente fechado por espécies pioneiras de alta taxa de crescimento, mas sem a formação simultânea de um sub-bosque estruturado e permanente. Durante a estação seca, a deciduidade acentuada de *S. parahyba* resulta em valores menores de IAF total e sem sub-bosque e, por consequência, na perda temporária do sombreamento e da retenção de umidade, aspectos essenciais para a atenuação térmica e hídrica próxima ao solo.

Embora estudos como o de Clark *et al.* (2021) indiquem que atributos estruturais do dossel, como altura e cobertura, podem se recuperar relativamente rápido em florestas tropicais secundárias, a estabilidade funcional associada à composição e à arquitetura do dossel requer mais tempo e diversidade de formas de vida, incluindo espécies perenes e sombreadoras. Assim, o IAF observado não necessariamente reflete maturidade funcional nem capacidade efetiva de modulação microclimática. Essa interpretação é reforçada pela limitação do IAF total em representar a variação vertical da folhagem, um fator determinante dos fluxos de energia e de água no ecossistema (Tang *et al.*, 2012). Além disso, a presença de espécies decíduas ou semidecíduas acentua essa limitação, pois a perda sazonal de folhas afeta diretamente o IAF, a estrutura vertical e o microclima local (Le Dantec *et al.*, 2000). Essa discrepância entre estrutura e função nos estágios iniciais ou intermediários da restauração reforça a importância de considerar a composição funcional e a fenologia das espécies utilizadas, sobretudo quando se busca recuperar serviços ecossistêmicos associados ao dossel.

#### **4.1.2. Condições Microclimáticas na Estação Seca**

As análises microclimáticas evidenciaram contrastes consistentes entre as florestas de referência e os ambientes em restauração, independentemente da técnica

de plantio. Em ambas as áreas, as florestas de referência apresentaram temperaturas médias mais baixas, maior umidade relativa e valores de DPV menores, indicando uma regulação das condições microclimáticas mais eficiente. Esses resultados confirmam o papel das florestas com maior maturidade estrutural e funcional como ambientes capazes de modular as variações de temperatura e umidade em escala diária.

A manutenção de temperaturas mínimas significativamente mais baixas nas florestas de referência, 11,87 °C na Área 2 e 12,81 °C na Área 1, em contraste com valores entre 15,37 °C e 17,84 °C nas áreas restauradas, evidencia a maior capacidade de atenuação térmica, especialmente pelo resfriamento noturno. Essa capacidade é especialmente pronunciada na Área 2, cuja floresta de referência apresenta estrutura mais estável e estágio sucessional mais avançado. Embora a amplitude térmica seja mais elevada nas florestas de referência, sobretudo na Área 2 (20,75 °C, frente a 14,93–17,41 °C nas áreas restauradas), não indica instabilidade, mas sim a capacidade das florestas de referência de resfriar substancialmente o ambiente noturno, sem comprometer o aquecimento diurno. No sistema de semeadura direta da Área 2, por exemplo, a temperatura mínima foi cerca de 44% maior que a da floresta de referência, demonstrando o papel ainda limitado do dossel dos sistemas de restauração na modulação térmica em comparação a mata mais antiga. Assim, a menor amplitude observada nas áreas de restauração não representa maior estabilidade térmica, mas sim um microclima aquecido e menos tamponado. Padrões semelhantes foram observados por Hamberg *et al.* (2022), que identificaram, em florestas temperadas, que áreas restauradas com até 13 anos permanecem em média 1,6–2,9 °C mais quentes que florestas maduras, sendo necessário um período superior a 30 anos para atingir níveis comparáveis de tamponamento térmico.

Esse padrão de temperaturas mínimas mais altas e menor amplitude térmica nas áreas de restauração é amplamente consistente com resultados obtidos em diferentes contextos biogeográficos, tanto em florestas tropicais quanto temperadas. González del Pliego *et al.* (2016) demonstraram que florestas secundárias jovens nos Andes Tropicais apresentavam microclimas significativamente mais quentes e secos do que florestas maduras, com temperaturas médias entre 1 °C e 2 °C maiores. Os autores destacam que a recuperação da complexidade estrutural e da heterogeneidade microclimática, fundamentais para a formação de microhabitats termicamente tamponados, ocorre de forma lenta, podendo demandar mais de três décadas para se consolidar. De modo semelhante, Baker *et al.* (2014) demonstraram que florestas em regeneração, com menor IAF e estrutura mais aberta, apresentavam temperaturas diurnas e DPV significativamente mais altos do que as florestas maduras adjacentes. Embora o estudo não tenha identificado diferenças significativas nas temperaturas noturnas, os autores demonstraram que o aquecimento diurno mais intenso em florestas jovens resulta em microclimas mais quentes e menos tamponados ao longo do dia, especialmente durante a estação seca, cenário compatível com o observado neste estudo nas áreas restauradas com menor densidade de cobertura, dado pelo IAF. Mais recentemente, complementando essas evidências em um contexto de florestas temperadas canadenses, Hamberg *et al.* (2022), utilizando sensoriamento térmico orbital, constataram que áreas restauradas com até 13 anos de idade permanecem em média 1,6 °C a 2,9 °C mais quentes que florestas maduras, sendo necessários cerca de 30 anos para que se alcance um nível de tamponamento térmico comparável ao de áreas florestais consolidadas. Na Mata Atlântica, Wanderley *et al.* (2019) identificaram que um aumento de 25 % na proporção de áreas antropizadas pode elevar a temperatura superficial em aproximadamente 1

°C, evidenciando a forte influência da cobertura florestal sobre a regulação térmica em paisagens fragmentadas.

A umidade relativa do ar apresentou comportamento inverso ao da temperatura e do DPV, reforçando os contrastes microclimáticos entre as florestas de referência e as áreas em restauração. Nas florestas de referência, os valores máximos alcançaram 87% na Área 1 e 77% na Área 2, enquanto os mínimos foram 45% e 37%, respectivamente. Já nas áreas de restauração, as máximas não ultrapassam 78 % (Área 1) ou 57 % (Área 2), e as mínimas atingiram 42 % e 33 %. Esses dados indicam que as áreas de restauração mantêm uma atmosfera mais seca ao longo do dia, com a umidade do ar máxima menor que a floresta de referência.

Essa diferença nas máximas é ecologicamente relevante, pois reflete uma menor capacidade de retenção de umidade no ar durante os períodos mais frescos, especialmente na madrugada e nas primeiras horas da manhã, momentos críticos para a recuperação hídrica foliar. Na Área 2, por exemplo, o sistema de semeadura direta apresentou valores máximos e mínimos de umidade relativa inferiores aos da floresta de referência (56 % e 33 %, respectivamente), sugerindo um microambiente mais seco e menos tamponado. Esse padrão é comumente observado em florestas jovens ou em restauração, cuja estrutura menos densa e o menor índice de área foliar reduzem a capacidade de retenção de umidade e elevam o déficit de pressão de vapor (Lebrija-Trejos *et al.*, 2011; Baker *et al.*, 2014; González del Pliego *et al.*, 2016). Ainda que a amplitude diária (diferença entre máxima e mínima) seja menor nas áreas restauradas, isso não indica maior estabilidade das condições microclimáticas. Pelo contrário, o microclima mais seco e aquecido, com valores mínimos baixos e máximos igualmente reduzidos, representa um ambiente com maior demanda evaporativa ao longo do dia. Nas florestas de referência, os valores máximos de umidade relativa

mais elevados mantêm o DPV noturno e matinal em níveis mais baixos, favorecendo a recuperação do potencial hídrico foliar e a reposição dos reservatórios internos de água antes do início do período de maior demanda transpiratória (Meinzer *et al.*, 2009; Martin-StPaul *et al.*, 2017; Alon *et al.*, 2023). Essa recuperação noturna é essencial para que as plantas atinjam valores de potencial hídrico foliar próximos ao potencial hídrico do solo, reduzindo o risco de embolia e permitindo um controle estomático mais eficiente durante o aquecimento matinal. Já nas áreas restauradas, a menor umidade máxima possivelmente implica que, ao amanhecer, o DPV já é mais alto, de modo que os estômatos se abrem sob maior demanda evaporativa. Isso tende a aumentar a taxa inicial de transpiração e a perda de água, levando a um fechamento estomático mais precoce à medida que a radiação e a temperatura se elevam (Meinzer *et al.*, 2009; Martin-StPaul *et al.*, 2017). Essa dinâmica pode resultar em um potencial hídrico foliar mais negativo logo nas primeiras horas do dia e, conseqüentemente, em menor condutância estomática e fotossíntese sob condições de maior estresse térmico e hídrico. Por outro lado, o ambiente mais úmido e tamponado das florestas de referência reduz o DPV matinal, favorecendo a recuperação hídrica noturna e mantendo a turgescência por mais tempo durante o período seco (Alon *et al.*, 2023; Marimon-Junior *et al.*, 2019).

O DPV, um dos indicadores do potencial de perda de água pelas plantas, apresentou valores consistentemente mais baixos na floresta de referência, chegando a ser até 32 % inferiores aos das áreas restauradas. Esse cenário, como mencionado anteriormente, possivelmente resulta em uma taxa transpiratória inicialmente mais alta, seguida de redução progressiva ao longo do dia devido ao fechamento estomático antecipado sob condições de maior estresse térmico e hídrico. Em contraste, os sistemas de plantio, particularmente o de semeadura direta na Área 2,

exibiram picos de até 5,45 kPa (vs. 4,89 kPa na floresta de referência), e mínimos noturnos de 1,95 kPa (vs. 1,39 kPa), revelando um incremento de até 40% nas condições ambientais de estresse hídrico. Esses valores superam o “limiar” de 5 kPa, que se enquadra na faixa de demanda evaporativa extrema que impõe forte restrição estomática e redução da fotossíntese, conforme demonstrado pelos mecanismos descritos por Meinzer *et al.* (2009) e Martin-StPaul *et al.* (2017). Assim, valores de DPV nessa magnitude indicam condições ambientais de estresse hídrico capazes de comprometer a regulação fisiológica e o desempenho das espécies regenerantes em áreas restauradas.

Outros resultados semelhantes sobre condições microclimáticas foram reportados por Heithecker e Halpern (2006) em florestas temperadas no noroeste dos EUA, onde a redução da cobertura de dossel levou a aumentos expressivos na temperatura, reduções na umidade relativa e elevação do DPV. Mesmo em áreas com 15 % de retenção de cobertura, os efeitos adversos sobre o microclima foram substanciais, e apenas tratamentos com retenção  $\geq 40$  % foram capazes de atenuar significativamente essas alterações. Esse resultado dialoga diretamente com o presente estudo, no qual as áreas restauradas, ainda com estrutura em desenvolvimento, não apresentam tamponamento microclimático comparável ao das florestas maduras. Esses padrões reforçam a importância estrutural e funcional da floresta madura conservada na regulação microclimática. As áreas em processo de restauração, embora revelem avanços na recomposição da cobertura vegetal, aparentemente ainda não reproduzem integralmente o funcionamento de uma floresta conservada, especialmente no que se refere à modulação térmica e hídrica proporcionada por formações florestais mais antigas e avançadas na sucessão. A ausência de diferenças estatísticas entre as técnicas de restauração analisadas indica

que, mesmo após 27 anos, as distintas trajetórias estruturais (IAF total mais alto no sistema de semeadura direta e consórcio para madeira e lenha, por exemplo) não se traduziram em diferenças nas condições microclimáticas. Isso sugere que o tempo decorrido, embora relevante, provavelmente não é o único fator explicativo. A composição florística, o desenho do plantio (espaçamento, densidade, diversidade funcional) e as limitações edáficas comuns às áreas experimentais deste estudo podem estar atuando como obstáculos que restringe ou retarda a convergência microclimática independentemente da idade, ainda que representem grandes avanços em relação ao ambiente degradado. As florestas de referência, por sua vez, mesmo a da Área 1, comprometida pela dominância de uma espécie exótica semidecídua, mantém maior capacidade de tamponamento, possivelmente em função de sua complexidade vertical e funcional. Ainda que as medições tenham se baseado em um monitoramento pontual de 24 h por área, os padrões detectados já indicam diferenças marcantes entre os microclimas das florestas estruturalmente e funcionalmente mais estáveis e das áreas em restauração.

#### **4.1.3. Conteúdo Volumétrico de Água no Solo**

Na Área 1, o conteúdo volumétrico de água no solo variou entre 13,55% e 30,59% entre os tratamentos, sem diferenças significativas entre a floresta de referência e os tratamentos da área de restauração. Esse padrão sugere que, nessa área, onde o tipo de solo é o mesmo entre tratamentos, os diferentes arranjos de vegetação não resultaram em variações substanciais na retenção de umidade a 20 cm de profundidade. Em contraste, na Área 2, cuja matriz edáfica é distinta, com solos mais arenosos, foram observadas diferenças significativas entre a floresta de referência e os tratamentos da restauração. A floresta de referência apresentou os menores valores médios de conteúdo volumétrico de água no solo ( $\approx 2,41\%$ ),

enquanto o plantio de alta diversidade, consórcio madeira e lenha e semeadura direta registraram valores médios de 56%, 61% e 60% maiores, respectivamente. Embora o mecanismo responsável por essa diferença não possa ser determinado com certeza, é possível que a floresta de referência explore grande parte da água nas camadas superficiais, inclusive de 0-20 cm, fornecendo indícios sobre a disponibilidade hídrica para as regenerantes, inclusive poderia indicar uma disponibilidade hídrica mais limitada para as regenerantes sob seu dossel. Esses resultados podem ter relação com características estruturais, como maior densidade de indivíduos, que influenciam o uso da água (Hasselquist *et al.*, 2018; Marimon-Junior *et al.*, 2019). Outra possível hipótese é que o dossel mais fechado da floresta de referência intercepte grande parte da pouca precipitação nessa época, reduzindo a infiltração nas camadas superficiais. Em condições de baixa pluviosidade, característico da época seca na região da Cuesta Paulista, quando normalmente pequenas chuvas já não conseguem penetrar camadas mais profundas do solo, esse processo de interceptação somado ao baixo volume de chuva pode impedir que pequenas chuvas alcancem inclusive as camadas mais superficiais, o que resultaria em menores teores de umidade no solo nas camadas próximas à superfície.

Importante destacar que, dado o contraste edáfico entre as duas áreas estudadas, os valores absolutos de conteúdo volumétrico de água no solo não são diretamente comparáveis. Conforme descrito na metodologia, para comparações integradas entre áreas com diferentes condições de solo, a conversão de conteúdo volumétrico de água no solo para conteúdo relativo de água torna-se necessária, pois essa métrica incorpora os limites específicos de saturação e seca de cada solo. Lourenço *et al.* (2021) reforçam essa abordagem, demonstrando que variações locais em textura, profundidade do lençol freático e teor de matéria orgânica modulam a

retenção hídrica e influenciam a estrutura funcional das florestas de restinga. Mesmo pequenas diferenças edáficas podem alterar o conteúdo de água no solo e impactar processos ecológicos, como composição, altura e biomassa da vegetação, justificando o uso de métricas relativas que considerem as propriedades físico-químicas de cada ambiente. De todo modo, os dados de conteúdo volumétrico de água no solo, mesmo em sua forma absoluta, já indicam que a floresta de referência da Área 2 apresenta menor disponibilidade hídrica superficial durante a estação seca, o que, independentemente do mecanismo exato, pode impor restrições fisiológicas importantes ao recrutamento e ao desempenho de espécies regenerantes, em florestas tropicais sazonalmente secas (Meinzer *et al.*, 1999). Portanto, independentemente do mecanismo exato, seja maior exploração da água pelas árvores, interceptação pelo dossel, baixa infiltração devido a pequenas precipitações, ou outros possíveis motivos não explorados nesse texto, a menor umidade do solo superficial observada na floresta de referência da Área 2 pode comprometer o recrutamento e o desempenho das espécies regenerantes.

## 4.2. COMPARAÇÃO DAS RESPOSTAS ECOFISIOLÓGICAS ENTRE OS TRATAMENTOS

### 4.2.1. Atividade fotoquímica

#### 4.2.1.1. Eficiência quântica máxima do fotossistema II ( $F_v/F_m$ )

A eficiência quântica máxima do fotossistema II ( $F_v/F_m$ ) apresentou valores estáveis entre tratamentos e espécies em ambas as áreas estudadas, indicando que as espécies avaliadas mantiveram funcionamento ótimo do PSII durante o período de coleta. Valores próximos de 0,8 sugerem ausência de fotoinibição e, portanto, não há

evidência de estresse fotossintético ou hídrico significativo nas condições ambientais observadas (Kalaji *et al.*, 2014).

Embora não tenham sido observadas diferenças de  $F_v/F_m$  entre espécies, a literatura demonstra que espécies tropicais apresentam variação interespecífica na perda de eficiência fotoquímica durante desidratação foliar. Mielke *et al.* (2024) documentaram que, em nove espécies de árvores tropicais, algumas apresentam redução de  $F_v/F_m$  mesmo sob teores relativamente altos de água foliar, enquanto outras só apresentam perda significativa em condições de desidratação severa. Esses resultados evidenciam diferenças funcionais na tolerância à desidratação. No contexto do presente estudo, no geral, as espécies medidas mantiveram  $F_v/F_m$  próximo do valor ótimo, indicando aclimação ao microclima local, independentemente da área de restauração ou da floresta de referência, mesmo em diferentes níveis de cobertura vegetal. A manutenção da eficiência do PSII sugere que no geral, os indivíduos avaliados possuem plasticidade suficiente para suportar variações naturais de luz e disponibilidade hídrica sem comprometer seu funcionamento fotossintético.

Portanto, os dados corroboram que, sob as condições ambientais estudadas, a eficiência quântica máxima do fotossistema II não representa fator limitante para o desempenho fisiológico das espécies regenerantes, e diferenças interespecíficas observadas em outros contextos (Mielke *et al.*, 2024) não se manifestam neste experimento. Outra hipótese é que a ausência de diferenças significativas de  $F_v/F_m$  entre tratamentos ou espécies pode indicar que os gradientes microclimáticos ali presentes não impuseram condições de estresse suficiente para comprometer o funcionamento do fotossistema II.

Essa relativa estabilidade pode estar associada a condições microclimáticas menos extremas, que não ultrapassaram os limiares necessários para induzir estresse

fotoquímico, bem como à presença de espécies com maior capacidade de manter o funcionamento do PSII sob variações de luminosa moderada. Os resultados de dos Santos e Ferreira (2020) corroboram essa interpretação, evidenciando que a plasticidade do  $F_v/F_m$  varia significativamente entre espécies tropicais, sendo diretamente relacionada à capacidade funcional de responder a gradientes de luz. No estudo desses autores, a plasticidade do  $F_v/F_m$ , medida pela inclinação da relação entre  $F_v/F_m$  e transmitância de luz, variou aproximadamente 2,4 vezes entre as espécies, e essa variação estava correlacionada à plasticidade de crescimento interespecífica, indicando que espécies com maior plasticidade fotossintética podem ajustar seu uso da luz de forma eficiente em ambientes com irradiância variável. Outros trabalhos como e dos Santos *et al.* (2019) e Guimarães *et al.* (2022) também seguem a mesma linha de evidências. No caso da nossa pesquisa, a estabilidade nos valores de  $F_v/F_m$  pode indicar que as condições locais não ultrapassaram o limiar necessário para induzir respostas fisiológicas diferenciadas. Complementarmente, Kalaji *et al.* (2014) e Tiwari *et al.* (2020) reforçam que reduções significativas são esperadas apenas sob estresses agudos, como alta irradiância ou déficit hídrico acentuado, condições não evidenciadas nas Áreas 2, reforçando a hipótese de que as espécies mantêm o funcionamento fotoquímico dentro de níveis aceitáveis.

#### 4.2.1.2. Rendimento quântico efetivo do Fotossistema II ( $Y(II)$ )

O rendimento quântico efetivo do Fotossistema II ( $Y(II)$ ) representa a fração da energia luminosa absorvida que é efetivamente utilizada na fotoquímica em folhas aclimatadas à luz (Zuo, 2025). Essa variável, obtida de forma rápida e não destrutiva por fluorescência da clorofila *a*, é amplamente reconhecida como um indicador sensível do desempenho do aparato fotossintético, podendo sinalizar tanto estresse

fisiológico quanto aclimação das plantas ao ambiente luminoso (Kalaji *et al.*, 2014; dos Santos *et al.*, 2019; Guimarães *et al.*, 2022).

A análise integrada dos dados de  $Y(II)$ , condições microclimáticas e estrutura da vegetação revelou respostas contrastantes entre as duas áreas avaliadas. Na Área 1, os valores de  $Y(II)$  permaneceram consistentemente baixos ( $< 0,04$ ) em todos os tratamentos, sem diferenças significativas entre eles ou entre espécies. Embora a floresta de referência tenha apresentado condições microclimáticas mais amenas, com temperaturas mais baixas, maior umidade relativa e menor DPV durante a estação seca, essas condições não se refletiram em alta eficiência fotoquímica. Essa uniformidade em baixos valores de  $Y(II)$  pode indicar a ocorrência de estresse fotoquímico generalizado ou a predominância de estratégias fisiológicas conservadoras nas espécies avaliadas, voltadas à limitação da dissipação fotoquímica sob condições potencialmente limitantes. Entretanto, é importante considerar que os baixos valores de  $Y(II)$  também podem estar associados a limitações metodológicas, especialmente ao tempo de exposição à luz durante as medições (aproximadamente 2 minutos). Períodos breves podem não ser suficientes para que o sistema fotossintético atinja um estado fotoestacionário sob iluminação contínua, resultando em subestimação do  $Y(II)$  (Kalaji *et al.* 2014). Assim, parte da baixa eficiência observada pode refletir não apenas condições fisiológicas das plantas, mas também restrições experimentais. Nesse sentido, a estabilidade dos valores de  $F_v/F_m$ , observada paralelamente, reforça a possibilidade de que o estresse fotoquímico severo possivelmente não tenha se instalado, sugerindo que as plantas podem ter mantido o funcionamento do PSII dentro de níveis aceitáveis, mesmo sob variações microclimáticas entre os tratamentos.

A ausência de diferenças no conteúdo volumétrico de água no solo da Área 1 entre os sistemas de restauração e a floresta de referência indica que a limitação hídrica no solo, pelo menos até 20cm de profundidade, não foi o principal fator de restrição fisiológica nesse ambiente. Entretanto, a maior cobertura de dossel observada nos sistemas de restauração, expressa por valores mais elevados de IAF total e IAF sem sub-bosque em comparação à floresta de referência, indica um ambiente mais sombreado. Essa estrutura mais densa tende a reduzir a disponibilidade de luz no sub-bosque, prejudicando o desempenho fotossintético, nesse caso rendimento quântico efetivo, de espécies mais exigentes em iluminação. Nesse cenário, é possível que as espécies avaliadas apresentem ajustes fisiológicos relacionados à composição de pigmentos, como maior proporção de clorofila *b* e carotenoides, que favorecem a eficiência na captura e dissipação de luz em ambientes sombreados (dos Santos et al, 2019; dos Santos e Ferreira, 2020). Esses ajustes também podem refletir estratégias conservadoras de uso de recursos, resultando em eficiência fotoquímica intrinsecamente mais baixa, mesmo sob condições ambientais relativamente favoráveis (Shuang *et al.*, 2022; Tripathi *et al.*, 2020; dos Santos e Ferreira, 2020). Outra possibilidade é que os baixos valores de  $Y(II)$  estejam associados à ativação de mecanismos fotoprotetores, como a NPQ, que atua na dissipação do excesso de energia luminosa na forma de calor, prevenindo danos ao PSII sob condições ambientais adversas (Zuo, 2025; Goss e Lepetit, 2015).

Na Área 2, apesar dos valores persistentemente baixos, os sistemas de restauração apresentaram  $Y(II)$  significativamente maiores que a floresta de referência, mesmo sob condições atmosféricas potencialmente mais estressantes nos sistemas de restauração, como temperaturas mais elevadas e maior DPV. Esse contraste sugere que, embora a área de restauração apresente maior demanda

evaporativa e térmica, as plantas conseguiram manter uma maior eficiência fotoquímica, possivelmente em função de mecanismos compensatórios associados à maior disponibilidade hídrica no solo, uma vez que a umidade foi superior nos sistemas de restauração dessa área de solo arenoso. Essa maior reserva hídrica superficial pode ter contribuído para um maior conforto fisiológico, permitindo que as plantas mantivessem o fluxo transpiratório mesmo sob alta demanda atmosférica. Em condições de temperatura e DPV elevados, a transpiração desempenha papel essencial no resfriamento evaporativo das folhas, evitando o superaquecimento dos tecidos e a inativação térmica do fotossistema II, configurando um mecanismo de mitigação do estresse térmico (Werden *et al.*, 2020). Assim, a disponibilidade de água nos sistemas de restauração possivelmente mitigou os efeitos do estresse térmico e hídrico, evitando o fechamento estomático prematuro e a consequente limitação da assimilação de CO<sub>2</sub>. Isso permitiria maior eficiência no transporte de elétrons e na atividade fotossintética, refletida nos maiores valores de Y(II). Essa interpretação é coerente com Poorter *et al.* (2017), que apontam a disponibilidade hídrica como um fator determinante para o desempenho fisiológico e o acúmulo de biomassa em florestas tropicais. Complementarmente, os resultados de Ávila-Lovera *et al.* (2023) em florestas tropicais secas indicam que o déficit hídrico sazonal reduz substancialmente a condutância estomática e a taxa fotossintética, o que se traduz em menor Y(II). Portanto, a maior disponibilidade de água no solo nos sistemas de restauração pode ter impedido esse declínio sazonal, sustentando o funcionamento do aparato fotoquímico, ainda que com baixa eficiência no geral, mesmo sob microclimas de maior demanda evaporativa. Em conjunto, esses elementos sugerem que, na Área 2, o Y(II) mais elevado nos tratamentos da área de restauração reflete

uma condição de fisiológica mediada pela hidratação do solo, que amortiza o estresse térmico e preserva a eficiência do fotossistema II.

Além dos efeitos relacionados à disponibilidade hídrica, a estrutura da vegetação também parece ter desempenhado papel relevante nos padrões observados de eficiência fotoquímica. A floresta de referência apresentou os maiores valores de IAF total e de dossel principal (7,02 e 5,81 m<sup>2</sup> m<sup>-2</sup>, respectivamente), indicando uma cobertura mais densa e, portanto, menor penetração de luz. Em contraste, os sistemas de restauração semeadura direta e alta diversidade apresentaram IAFs totais mais baixos (5,09 e 4,99 m<sup>2</sup> m<sup>-2</sup>), o que favorece maior penetração de luz no sub-bosque. Essa maior disponibilidade de luz pode ter beneficiado espécies heliófilas como *C. sylvestris*, que requerem alta irradiância para otimizar sua eficiência fotoquímica, o que explicaria os valores mais altos de Y(II) nesses sistemas em comparação com a floresta de referência (Duarte *et al.*, 2021; dos Santos e Ferreira, 2020; Gerst *et al.*, 2021; Yamashita *et al.*, 2000). Portanto, na Área 2, a combinação entre maior disponibilidade hídrica no solo e estrutura de dossel menos densa parece ter criado um microambiente que atenua o estresse térmico e, simultaneamente, aumenta a disponibilidade de luz, dois fatores determinantes para o desempenho fotossintético. Essa interação entre componentes estruturais e microclimáticos resulta em condições mais favoráveis à fotossíntese, mesmo sob atmosferas mais secas e quentes. Em contextos de restauração ecológica, esse resultado é particularmente relevante, pois evidencia que a manipulação do dossel por meio de técnicas silviculturais pode favorecer o crescimento de espécies com alta demanda por luz e otimizar o uso dos recursos disponíveis, contribuindo para o avanço funcional das áreas restauradas (Campany *et al.*, 2019; Werden *et al.*, 2020).

A comparação entre as áreas evidencia que Y(II) das espécies regenerantes avaliadas resulta da interação entre disponibilidade de luz, umidade do solo e condições térmicas. Em ambas as áreas, as florestas de referência apresentaram condições microclimáticas mais amenas, com temperaturas e DPV mais baixos, porém sem expressar necessariamente um padrão consistente de resposta fisiológica. As relações entre estrutura e umidade do solo variaram entre as áreas, com um padrão mais definido na Área 2, onde valores mais altos de Y(II) coincidiram com maior umidade do solo. Embora a umidade do solo se mostre um indicador promissor para essa variável, os resultados sugerem que não há um único fator determinante, mas sim a interação entre variáveis estruturais e microclimáticas. Esses achados reforçam a importância de abordagens integradas que considerem as respostas ecofisiológicas no delineamento de estratégias de restauração, reconhecendo que a eficácia dos tratamentos depende do contexto edafoclimático e das características funcionais das espécies (Poorter *et al.*, 2021; Werden *et al.*, 2020).

#### 4.2.1.3. Dissipação não fotoquímica (NPQ)

A NPQ é um mecanismo fotoprotetor essencial que permite às plantas dissiparem o excesso de energia luminosa absorvida na forma de calor, protegendo o aparato fotossintético contra danos induzidos por estresse abiótico e pela formação de espécies reativas de oxigênio (Demmig-Adams *et al.*, 2022; Goss e Lepetit, 2015; Shuang *et al.*, 2022; Zuo, 2025). Trata-se de uma resposta ecofisiológica sensível às condições ambientais e pode ser ativada tanto sob alta irradiância quanto em ambientes sombreados, refletindo a complexidade das adaptações das plantas às variações de luz (Demmig-Adams *et al.*, 2022). A magnitude da NPQ, bem como a sua dinâmica de ativação e relaxamento, varia entre espécies e contextos ambientais, sendo modulada pelo microclima e pelo histórico de exposição à radiação, a chamada

“memória luminosa” das folhas (Demmig-Adams *et al.*, 2022; Shuang *et al.*, 2022; Zuo, 2025). Uma maior capacidade de dissipação não fotoquímica é benéfica para o desempenho fotossintético, pois permite manter o balanço dinâmico entre o fornecimento e o consumo de energia, reduzindo a probabilidade de fotoinibição e os custos energéticos associados aos processos de reparo do fotossistema II (Zuo, 2025).

A observação de que *C. sylvestris* apresentou valores de NPQ significativamente maiores que *T. clausenii*, dissipando uma fração mais elevada da energia absorvida na forma de calor, indica diferenças ecofisiológicas na capacidade fotoprotetora entre as espécies, possivelmente relacionadas a variações genéticas intrínsecas (Demmig-Adams *et al.*, 2022). A amplitude do NPQ pode ser modulada tanto por fatores ontogenéticos, como o ambiente de luz durante o desenvolvimento da planta, quanto pela exposição recente da folha à radiação, que determina a “memória luminosa” e a cinética de ativação da resposta fotoprotetora (Demmig-Adams *et al.*, 2022). No entanto, como as amostragens foram realizadas em indivíduos no mesmo estágio de desenvolvimento, o efeito do estágio ontogenético sobre as variáveis analisadas tende a ser minimizado. Assim, as diferenças observadas entre espécies e entre os sistemas de plantio e a floresta de referência podem ser atribuídas, com maior confiança, às condições ambientais e estruturais específicas de cada área. De fato, plantas adaptadas a ambientes ensolarados tendem a exibir maior eficiência fotoquímica e maior capacidade de dissipação não fotoquímica sob condições de luz dinâmica, enquanto espécies de sub-bosque ou de sombra mostram-se mais vulneráveis a esse tipo de estresse (Shuang *et al.*, 2022). Nesse contexto, as diferenças entre *C. sylvestris* e *T. clausenii* refletem estratégias

adaptativas contrastantes quanto à dependência da dissipação não fotoquímica como mecanismo de tolerância ao estresse.

Não foram observadas diferenças significativas nos valores de NPQ entre os tratamentos da área de restauração e a floresta de referência na Área 1. Mesmo diante de variações estruturais e das condições microclimáticas, essas condições não se refletiram em uma resposta diferencial de NPQ. Além disso, o conteúdo volumétrico de água no solo foi semelhante entre os tratamentos, sugerindo que as diferenças as condições ambientais de estresse hídrico ou térmico podem não ter sido suficientemente intensas para provocar respostas distintas de NPQ. É possível que as espécies avaliadas estejam operando sua capacidade fotoprotetora em um nível basal relativamente eficiente e estável, de modo que as variações ambientais entre os tratamentos não tenham ultrapassado o limiar necessário para induzir modulações perceptíveis do NPQ (Demmig-Adams *et al.*, 2022). Na Área 2, por outro lado, os sistemas de restauração (consórcio madeira e lenha, semeadura direta e alta diversidade) apresentaram valores de NPQ mais altos que a floresta de referência. Esse resultado reforça o papel do NPQ como um importante indicador ecofisiológico da resposta das plantas às condições abióticas (Guimarães *et al.*, 2022; Kalaji *et al.*, 2014; Shuang *et al.*, 2022; Zuo, 2025). A capacidade máxima de dissipação não fotoquímica tende a aumentar em espécies perenes de crescimento lento expostas a maior intensidade luminosa durante o desenvolvimento (Demmig-Adams *et al.*, 2022). No caso da Área 2, as condições microclimáticas apresentaram contrastes mais marcantes entre os sistemas de restauração e a floresta de referência: esta última apresentou menor temperatura acumulada, maior umidade relativa e menor DPV, além de menores temperaturas mínimas noturnas. Essas diferenças indicam que os tratamentos semeadura direta, alta diversidade e consórcio madeira e lenha podem

estar submetidos a condições mais severas de estresse térmico e hídrico. Assim, o aumento do NPQ nos sistemas de restauração possivelmente reflete uma resposta adaptativa das espécies a um ambiente mais desafiador.

Como mecanismo primário de dissipação do excesso de energia luminosa absorvida, o NPQ protege o aparato fotossintético reduzindo o risco de fotoinibição e de danos ao PSII (Demmig-Adams *et al.*, 2022; Goss e Lepetit, 2015; Shuang *et al.*, 2022). Ainda que a interceptação de luz (inferência a partir do IAF) em alguns tratamentos da área de restauração como o de alta diversidade e semeadura direta seja inferior à da floresta de referência, o maior valor de NPQ pode ter sido estimulado por outros estressores, como a demanda evapotranspirativa mais pronunciada, indicado pelo DPV (Demmig-Adams *et al.*, 2022). Dessa forma, os valores mais elevados de NPQ observados nas áreas de restauração sugerem que as espécies estão empregando ativamente mecanismos fotoprotetores como parte de sua estratégia ecofisiológica de tolerância às condições de estresse ambiental.

A ausência de diferenças significativas nos valores de NPQ entre os tratamentos de restauração, apesar de suas distintas características estruturais, como o IAF total mais próximo da referência no consórcio madeira e lenha e os valores mais baixos no plantio de alta diversidade e semeadura direta, sugere que, embora todos estejam expostos a maior entrada de luz do que a floresta de referência, o nível de estresse ecofisiológico enfrentado pelas plantas pode ser comparável entre os tratamentos ou ter atingido um ponto de saturação. Nessas circunstâncias, as respostas fotoprotetoras via NPQ parecem ter convergido para um mesmo patamar de ativação, refletindo uma resposta integrada das espécies aos desafios ambientais (Shuang *et al.*, 2022).

Embora o conteúdo volumétrico de água no solo tenha sido, em média, maior nas áreas de restauração em relação à referência, o microclima dessas áreas foi significativamente mais quente e com maior demanda evaporativa. Esse cenário indica um estresse atmosférico mais intenso, que pode sobrepor os possíveis benefícios do maior conteúdo de água no solo. A NPQ, ao atuar como uma “válvula de segurança” frente ao excesso de energia luminosa, desempenha papel essencial em ambientes de alta luminosidade associada à limitação hídrica, prevenindo danos foto-oxidativos e fotoinibição (Demmig-Adams *et al.*, 2022; Goss e Lepetit, 2015; Shuang *et al.*, 2022; Zuo, 2025). Assim, os níveis mais elevados de NPQ nos sistemas de restauração da Área 2 podem indicar a ativação bem-sucedida de mecanismos ecofisiológicos de aclimação e tolerância ao estresse ambiental.

#### **4.2.1. Potencial hídrico foliar ao meio-dia**

A análise do  $\Psi_{\text{midday}}$  revelou respostas distintas entre as espécies e entre as áreas de estudo, mas com alguns padrões interessantes. Nas espécies do gênero *Trichilia*, *T. clausenii* e *T. pallida*, observamos  $\Psi_{\text{midday}}$  menos negativos nos sistemas de restauração, indicando menor estresse hídrico em relação à floresta de referência. Essa resposta, embora à primeira vista contraditória frente as condições microclimáticas mais demandante nos sistemas de restauração, com maiores temperaturas, DPV e menor umidade relativa, pode ser explicada pela maior disponibilidade de água no solo nessas áreas, conforme indicado pelos valores de conteúdo volumétrico de água no solo.

Na Área 2, os sistemas de restauração apresentaram conteúdo volumétrico de água no solo 16% a 30% maiores que a floresta de referência, apesar de exibirem maior DPV (até 5,45 kPa no SEM, 40% acima da floresta de referência). Esse padrão sugere que, mesmo com uma atmosfera mais seca, o balanço hídrico permaneceu

favorável para *Trichilia*, o que pode ter permitido manter  $\Psi_{\text{midday}}$  menos negativos. Em contraste, *C. sylvestris* exibiu comportamento mais conservador, com  $\Psi_{\text{midday}}$  mais negativos com relação a *T. claussoni* na Área 1 (particularmente nos tratamentos semeadura direta e alta diversidade) e valores semelhantes entre os diferentes tratamentos. Essa estabilidade fisiológica, mesmo diante de variações nas condições microclimáticas e na estrutura da vegetação, pode indicar menor plasticidade hidráulica (Alon *et al.*, 2023).

De acordo com Chen *et al.* (2022), espécies com menor flexibilidade na regulação estomática, típicas de estratégias isohídricas, mantêm  $\Psi_{\text{midday}}$  relativamente estáveis (menos negativos), evitando quedas acentuadas no potencial hídrico e reduzindo o risco de falha hidráulica. Essa regulação conservadora está associada a margens de segurança hidráulica amplas, pois o fechamento estomático precoce impede que o potencial foliar se aproxime do limiar de disfunção do xilema ( $P_{50}$ ). Assim, o comportamento de *C. sylvestris* pode refletir uma estratégia de limitação do transporte hídrico em troca de maior segurança xilemática, consistente com a definição de estratégia conservativa em ambientes heterogêneos (Simioni *et al.*, 2023; Chen *et al.*, 2022).

As diferenças entre as áreas também podem ter contribuído para a resposta observada. Na Área 1, o IAF total foi maior nos tratamentos da área de restauração (até +30% no consórcio madeira e lenha e semeadura direta), mas o IAF do sub-bosque foi significativamente menor em relação à floresta de referência. Essa configuração estrutural mais aberta no estrato inferior pode favorecer a dissipação de calor e a perda de umidade por evaporação, resultando em valores mais altos de DPV, mesmo sob maior cobertura total. Ainda assim, o conteúdo volumétrico de água no solo não diferiu entre os tratamentos, o que sugere que o solo argiloso da região pode

ter mantido uma disponibilidade hídrica relativamente uniforme. Já na Área 2, com solo mais arenoso, o conteúdo volumétrico de água no solo foi maior nos sistemas de restauração que a floresta de referência. Essa diferença foi decisiva para explicar os menores valores de  $\Psi_{\text{midday}}$  na floresta de referência, mesmo sob menor demanda evaporativa atmosférica.

A estrutura da vegetação pode exercer efeitos contrastantes sobre o microclima e a disponibilidade hídrica, dependendo do contexto edáfico e estrutural (Davis *et al.*, 2019). Na Área 2, o elevado IAF total da floresta de referência ( $7,02 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ ), possivelmente aumentou a interceptação de chuvas e a competição radicular por água, reduzindo a umidade disponível no solo. Esse mecanismo pode explicar o  $\Psi_{\text{midday}}$  mais negativo observado nessa condição, especialmente em *T. pallida*. Por outro lado, os sistemas de restauração, embora apresentassem atmosfera mais seca, mantiveram maior disponibilidade hídrica no solo, o que pode ter favorecido espécies com maior capacidade de absorção de água e regulação funcional (Tavares *et al.*, 2023; Simioni *et al.*, 2023). Essa condição reforça a importância da coordenação entre traços hidráulicos e anatômicos para sustentar um balanço hídrico positivo em contextos edáficos contrastantes, conforme destacado por Simioni *et al.* (2023).

Interessante de se observar é que o  $\Psi_{\text{midday}}$  de *Casearia sylvestris* manteve valores estáveis entre os diferentes tratamentos e entre as duas áreas estudadas, mesmo diante de expressivas variações em temperatura, DPV e umidade relativa. Essa estabilidade fisiológica sugere a atuação de mecanismos funcionais que favorecem sua adaptação a uma ampla gama de condições microambientais. Conforme discutido por Alon *et al.* (2023) espécies que mantêm estabilidade no potencial hídrico foliar sob variações ambientais tendem a apresentar forte regulação estomática, característica associada a estratégias conservadoras de evitação da seca

e maior resiliência ao estresse hídrico. De modo complementar, Song *et al.* (2024) demonstraram que espécies com traços hidráulicos mais estáveis e maior segurança xilemática exibem menor mortalidade e maior persistência populacional ao longo de gradientes ambientais. Assim, a constância de  $\Psi_{\text{midday}}$  em *C. sylvestris* pode estar associada à sua elevada frequência nos diversos ambientes, inclusive áreas em restauração.

#### 4.3. INTERPRETAÇÃO INTEGRADA DAS RESPOSTAS ECOFISIOLÓGICAS ENTRE OS TRATAMENTOS

Os resultados evidenciam padrões ecofisiológicos distintos entre as áreas e entre os tratamentos avaliados, revelando respostas específicas ao contexto microclimático e estrutural local. Na Área 1 as respostas foram mais discretas, possivelmente associadas às limitações impostas pelas condições edáficas e microclimáticas locais, enquanto na Área 2 as plantas apresentaram respostas fisiológicas mais pronunciadas, com destaque para os valores mais altos de  $Y(II)$ , NPQ e  $\Psi_{\text{midday}}$  (menos negativo) nos sistemas de restauração. O solo mais arenoso com menor capacidade de retenção hídrica nesta área, podem ter amplificado o estresse hídrico durante a estação seca, restringindo o desempenho fisiológico das espécies e resultando em maior variação entre os tratamentos.

Ainda na Área 2, os valores mais altos de  $Y(II)$  nos sistemas de restauração (especialmente em *T. pallida*) indicam maior eficiência na conversão da energia luminosa em energia química, refletindo funcionamento fotossintético mais eficaz em comparação à floresta de referência. Essa eficiência pode estar relacionada à aclimação ao ambiente de maior luminosidade, no qual a planta ajusta o uso da energia fotossintética, mantendo altos níveis de desempenho mesmo sob maior irradiância. Paralelamente, os valores mais altos de NPQ sugerem ativação

simultânea de mecanismos fotoprotetores, que dissipam o excesso de energia luminosa como calor para prevenir danos ao aparato fotossintético (Demmig-Adams *et al.*, 2022; Zuo, 2025). Tais padrões são compatíveis com a estrutura da vegetação observada: os sistemas de restauração apresentaram IAF total e IAF sem sub-bosque inferiores à floresta de referência, o que indica maior incidência luminosa no sub-bosque (Von Arx *et al.*, 2013). Essa maior exposição à luz, combinada a valores mais altos de DPV e mais baixos de umidade relativa, provavelmente impôs desafios termohídricos às plantas, favorecendo tanto a ativação de mecanismos fotoprotetores quanto a manutenção de um desempenho fotoquímico eficiente por aclimação fisiológica.

Apesar dessas condições potencialmente mais limitantes na Área 2, os valores de Fv/Fm mantiveram-se dentro da faixa considerada adequada para tecidos fotossinteticamente ativos ( $\approx 0,75\text{--}0,80$ ), indicando ausência de fotoinibição crônica. A coexistência de valores relativamente mais altos de Y(II) (apesar de baixo por motivos discutidos anteriormente, mas mais alto nos sistemas de restauração) e alto NPQ nos sistemas de restauração sugerem que o aparato fotossintético permaneceu funcional, com proteção via dissipação térmica (Zuo, 2025). . Esse padrão é coerente com o discutido por Demmig-Adams *et al.* (2022), que demonstraram que, sob alta carga luminosa, plantas podem preservar a eficiência do PSII por meio da ativação coordenada de mecanismos fotoprotetores, como o aumento da dissipação não fotoquímica, sem comprometer o desempenho fotoquímico. A coexistência de maior Y(II) e alta NPQ, especialmente em *T. pallida*, leva a hipótese de que a dissipação ocorreu majoritariamente por mecanismos de quenching energético reversível (qE), e não por quenching fotoinibitório (qI), que indicaria dano. O quenching energético (qE) consiste em uma resposta dinâmica e rapidamente reversível que dissipa o excesso

de energia absorvida como calor, protegendo o fotossistema II de sobrecarga. Já o quenching fotoinibitório (qi) está associado a danos acumulativos às proteínas do PSII, resultando em queda persistente da eficiência fotossintética e, portanto, mais difícil de reverter.

O padrão observado em *Trichilia pallida*, com simultânea manutenção da eficiência fotoquímica e ativação de mecanismos dissipativos, contrasta parcialmente com o comportamento esperado para uma espécie tipicamente associada ao sub-bosque. Em princípio, supunha-se que *T. pallida* apresentaria sensibilidade à luz excessiva e, portanto, reduziria a eficiência fotoquímica sob alta luminosidade, priorizando mecanismos de sombreamento e uso moderado de luz. No entanto, os resultados indicam que a espécie ajusta seu funcionamento fotossintético de forma plástica às condições locais de luz e demanda evaporativa, mantendo o aparato fotossintético funcional mesmo sob condições microclimáticas mais secas e iluminadas (inferência pelo IAF). Esses ajustes não refletem necessariamente maior eficiência, mas sim a capacidade de regular o balanço entre uso e dissipação de energia conforme as condições ambientais, evitando fotoinibição e desequilíbrios hídricos. Essa resposta adaptativa evidencia uma amplitude ecológica grande permitindo-lhe tolerar gradientes microclimáticos característicos das áreas em restauração. Em contraste, *Casearia sylvestris*, espécie característica de estágios iniciais da sucessão, manteve desempenho fisiológico estável entre os tratamentos, o que se mostrou contraintuitivo diante das condições ambientais observadas. Esperávamos que *C. sylvestris*, por seu perfil heliotolerante e aquisitivo, apresentasse maior desempenho nos sistemas de restauração, mais abertos e com maior demanda evaporativa. No entanto, *C. sylvestris* manteve estabilidade funcional mesmo na floresta de referência, onde o conteúdo de água no solo era menor e as condições de

luz mais restritivas, sugerindo amplitude fisiológica e eficiente controle do balanço hídrico sob diferentes contextos microclimáticos. Essa resposta pode indicar que *C. sylvestris* é capaz de se manter com eficiência tanto em ambientes abertos quanto sob sombreamento moderado, reforçando sua plasticidade no uso de recursos e sua resiliência a flutuações ambientais. Outra hipótese é que, embora a floresta de referência apresente estrutura mais homogênea em comparação aos sistemas de restauração, sua heterogeneidade interna ainda cria microambientes com maior entrada de luz, nos quais *C. sylvestris* pode se manter, explorando clareiras e variações locais de luminosidade. Esses resultados indicam, portanto, que *Trichilia pallida* e *Casearia sylvestris* exploram estratégias fisiológicas distintas, mas que se complementam funcionalmente frente aos gradientes microclimáticos: *T. pallida* ajusta dinamicamente sua eficiência fotoquímica diante da variação de luz e DPV, enquanto *C. sylvestris* mantém estabilidade fisiológica mesmo sob restrições hídricas e luminosidade reduzida. Essa complementaridade funcional é ecologicamente relevante, pois contribui para a resiliência fisiológica e estabilidade funcional das comunidades em restauração, nas quais coexistem microclimas contrastantes em pequena escala.

Na Área 1, tanto Y(II) quanto NPQ não apresentaram diferenças significativas entre os tratamentos, e os valores de Y(II) permaneceram baixos ( $< 0,04$ ) em todos os ambientes, mesmo com Fv/Fm em níveis considerados adequados. Esse padrão sugere que os centros de reação do PSII preservaram sua integridade estrutural, mas com limitação funcional na conversão fotoquímica da energia luminosa. As folhas mantiveram a capacidade de recombinação fotoquímica do PSII, refletida em valores de Fv/Fm próximos ao ótimo, porém com menor eficiência operacional sob condições microclimáticas potencialmente mais restritivas. Nesses contextos, parte da energia

luminosa absorvida pode estar sendo desviada para mecanismos de dissipação térmica, como o NPQ, que atuam na proteção do aparato fotossintético contra sobreexcitação e danos foto-oxidativos. Assim, torna-se fundamental avaliar múltiplos parâmetros fotoquímicos para compreender o desempenho funcional das plantas (Demmig-Adams *et al.*, 2022; Goss e Lepetit, 2015; Zuo, 2025), uma vez que, por exemplo, valores elevados de  $F_v/F_m$  podem coexistir com baixa eficiência real de utilização da energia absorvida. A menor heterogeneidade estrutural da vegetação possivelmente resultou em estabilidade do conteúdo volumétrico de água no solo. Essa homogeneidade estrutural e hídrica, ao limitar a formação de gradientes ambientais, pode ter reduzido os estímulos para respostas fisiológicas detectáveis, padrão consistente com os efeitos de tamponamento microclimático para florestas com balanço hídrico estável (Davis *et al.*, 2019).

Entretanto, é importante considerar que os baixos valores de  $Y(II)$  também podem refletir limitações metodológicas. O tempo relativamente curto de exposição à luz durante as medições (aproximadamente dois minutos) pode não ter sido suficiente para que o aparato fotossintético atingisse um estado fotoestacionário sob iluminação contínua, levando à subestimação da eficiência quântica efetiva do PSII (Kalaji *et al.*, 2014). Assim, parte da baixa eficiência observada pode decorrer tanto de restrições fisiológicas associadas às condições ambientais quanto de limitações experimentais, reforçando a necessidade de interpretar os resultados de fluorescência de clorofila de forma integrada e contextualizada.

A análise do  $\Psi_{\text{midday}}$  revelou padrões também distintos entre as áreas. Na Área 2, *T. pallida* apresentou valores mais negativos de  $\Psi_{\text{midday}}$  na floresta de referência em comparação aos sistemas de restauração (alta diversidade, consórcio madeira e lenha e semeadura direta), ainda que estes apresentassem condições microclimáticas mais

secas e quentes. Esse resultado, à primeira vista paradoxal, uma vez que a floresta de referência exibiu condições microclimáticas mais amenas, pode estar relacionado à maior disponibilidade hídrica superficial (0 – 20 cm) no solo nos sistemas de restauração, onde o conteúdo volumétrico de água no solo foi até 30% superior. Em solos arenosos, como o da Área 2, caracterizados por baixa capacidade de retenção de água, a disponibilidade imediata de água no solo superficial pode ter efeito mais direto sobre o  $\Psi_{\text{midday}}$  do que as variáveis atmosféricas (Ziegler *et al.*, 2019). Nesse contexto, como discutido por Oliveira *et al.* (2021), a distribuição vertical da água no solo e a dinâmica de recarga superficial são determinantes para o acesso hídrico e para o equilíbrio do potencial hídrico foliar, sobretudo sob condições de maior demanda evaporativa. Assim, a maiores valores de  $\Psi_{\text{midday}}$  (menos negativo) nos sistemas de restauração pode refletir a maior disponibilidade efetiva de água explorável no perfil superficial, mesmo em ambientes com maior carga evaporativa. Esse padrão reforça a ideia de que, em solos de baixa retenção, a umidade superficial recente tem papel preponderante na regulação do estado hídrico das folhas, superando temporariamente os efeitos da demanda atmosférica sobre o sistema hidráulico da planta.

*C. sylvestris* demonstrou estabilidade no potencial hídrico foliar ( $\Psi_{\text{midday}}$ ) em todos os tratamentos e locais, padrão associado a estratégias conservadoras de regulação hídrica (Chen *et al.*, 2022). Essa estabilidade pode estar relacionada aos mecanismos baseados em fechamento estomático precoce, que preservam a integridade hidráulica sob variações ambientais (Delzon e Cochard, 2014). A compatibilidade dessa resposta com ambientes heterogêneos foi discutida em cenários de restauração por espécies que mantêm margens de segurança hídrica positivas, mesmo em contextos de forte variabilidade microclimática (Song *et al.*,

2024), característica central das estratégias "*slow-safe*" descritas por Oliveira *et al.* (2021), que privilegiam a segurança e a sobrevivência em detrimento da eficiência de uso da água e do crescimento rápido, favorecendo a persistência em ambientes restaurados que são, no geral, estrutural e microclimaticamente heterogêneos. Esses autores destacam que espécies com alta segurança hidráulica tendem a apresentar crescimento mais lento, mas também maior resiliência à seca, compondo um eixo funcional crítico em florestas tropicais. Esse padrão é especialmente relevante em solos de baixa fertilidade, como o solo da Área 2, onde estratégias mais conservadoras são favorecidas e a plasticidade funcional tende a ser limitada (Oliveira *et al.*, 2021). Tais evidências se alinham à proposta de coordenação funcional entre traços, segundo a qual o desempenho e a persistência das espécies resultam de *trade-offs* entre eficiência e segurança fisiológica (Laughlin, 2020; Oliveira *et al.*, 2021).

Adicionalmente, a dissociação entre estrutura e função observada na Área 1, onde IAFs mais altos não resultaram em menor NPQ ou valores mais altos de Y(II), reforça as proposições de Poorter *et al.* (2021) de que a estrutura do dossel, por si só, não determina o desempenho fisiológico, sendo necessária uma análise integrada dos componentes estruturais, microclimáticos e funcionais. Em áreas como a Área 1, onde o solo mais argiloso e os altos IAFs não implicaram em vantagens fisiológicas evidentes nas plantas que se desenvolvem no sub-bosque, sugerindo que fatores não medidos (e.g., alocação de carbono, composição do sub-bosque, qualidade da luz) podem estar influenciando os resultados. Cabe aqui uma ressalva que o padrão esperado de maior IAF na floresta de referência não foi observado na Área 1, provavelmente porque, embora tenha sido usada como referência, essa floresta apresenta dominância e baixa diversidade de espécies de dossel, o que pode ter

limitado o desenvolvimento estrutural vertical e, conseqüentemente, afetado a interpretação dos valores de IAF total e do dossel.

Por fim, os valores mais altos de NPQ observados nos sistemas de restauração da Área 2, sob condições de maior entrada de luz e alto déficit de pressão de vapor, corroboram o papel central da dissipação térmica como estratégia de fotoproteção (Goss e Lepetit, 2015). O aumento de NPQ sob condições microclimáticas mais exigentes indica um ajuste fotoprotetor que contribui para a manutenção da integridade do PSII ( $F_v/F_m$ ) e da eficiência fotoquímica ( $Y(II)$ ). Essa resposta representa um comportamento plástico adaptativo típico de espécies tropicais tolerantes ao estresse (Zhang *et al.*, 2021). Essa a plasticidade funcional observada em *T. pallida*, embora revele elevada capacidade de aclimação, não corrobora integralmente a expectativa inicial para a espécie, cuja resposta prevista seria mais conservadora e restrita sob condições de maior luminosidade. O padrão observado, por sua vez, aproxima-se daquele esperado para *C. sylvestris*, espécie reconhecida por sua resiliência fisiológica e pela coordenação eficiente entre fotoproteção e fotossíntese (Zhang *et al.*, 2021), atributos associados a maior segurança hidráulica e adaptabilidade a ambientes microclimaticamente variáveis.

Entretanto, algumas limitações metodológicas devem ser reconhecidas. A ausência de dados contínuos de irradiância (medições contínuas de luz incidente ao longo do dia) dificulta a identificação precisa dos fatores limitantes da fotossíntese, enquanto a não quantificação dos componentes do NPQ impede distinguir respostas adaptativas ( $q_E$ ) de danos cumulativos ( $q_I$ ) (Zuo, 2025). Ainda, respostas fisiológicas pontuais podem não refletir plenamente padrões sazonais ou interanuais (Demmig-Adams *et al.*, 2022).

Portanto, a análise integrada aqui proposta, ao reunir parâmetros hidráulicos e fotoquímicos sob diferentes contextos ambientais, reforça a importância de considerar múltiplos traços funcionais para compreender o sucesso ecológico das espécies em restauração. Na Área 2, onde o solo arenoso ampliou a sensibilidade fisiológica à disponibilidade hídrica, a resposta das plantas foi marcadamente influenciada pelo conteúdo de água no solo. Em contraste, na Área 1, a homogeneidade edáfica e ausência de distinção estrutural clara reduziu os contrastes fisiológicos. Ainda assim, como enfatiza Poorter *et al.* (2021), a abundância e o recrutamento das espécies não dependem apenas da eficiência fotossintética ou da segurança hidráulica, mas da integração de múltiplos traços funcionais ao longo do tempo. Dessa forma, os padrões aqui observados, embora bastante informativos, devem ser interpretados como parte de uma rede mais ampla de interações ecológicas e fisiológicas. Por fim, a incorporação de respostas fisiológicas às avaliações de restauração oferece uma ferramenta poderosa para orientar decisões ecológicas mais eficientes e adaptadas às condições locais.

## 5. CONCLUSÕES

*(1) Os diferentes sistemas de restauração e a floresta de referência diferem significativamente em estrutura e condições microclimáticas?*

Os sistemas de restauração e a floresta de referência exibiram padrões distintos em estrutura e microclima durante o período seco. Na Área 1, de solo eutrófico, o sistema de semeadura direta e o consórcio de espécies para madeira e lenha apresentaram índice de área foliar total 26-30% superior ao da floresta de referência, enquanto a referência registrou maior índice de área foliar no sub-bosque (IAF 20-25% superior) e condições microclimáticas mais amenas na época seca (valores médios de temperatura mais baixos e umidade relativa mais elevada). Na

Área 2, solo distrófica, a floresta de referência manteve índice de área foliar total 28-35% mais elevado e condições microclimáticas consistentemente mais amenas, com temperaturas mínimas inferiores em aproximadamente 5,6°C a 5,9°C em relação aos sistemas de restauração, contrastando com o conteúdo de água no solo 16-30% superior nestes últimos, embora a amplitude térmica diária tenha sido maior que nos sistemas de restauração. Esta configuração revela que: (i) florestas maduras mantêm microclimas mais amenos na estação seca independentemente do solo, ainda que a estabilidade térmica varie entre locais; (ii) a regulação das condições microclimáticas está condicionada não apenas à densidade da cobertura vegetal, mas também ao tipo de solo, sistema de plantio e ao estágio sucessional do ecossistema.

*(2) Ambientes mais complexos estruturalmente e com condições microclimáticas mais amenas conferem menor estresse às espécies regenerantes?*

Não observamos associação direta e consistente entre maior complexidade estrutural e melhor desempenho ecofisiológico das espécies regenerantes. A eficiência quântica máxima do fotossistema II ( $F_v/F_m$ ) foi semelhante entre tratamentos e espécies, enquanto o rendimento quântico efetivo ( $Y(II)$ ) foi maior nos sistemas de restauração em relação à floresta de referência apenas na Área 2, um padrão atribuído à maior penetração de luz e à disponibilidade de água no solo, e não a uma estrutura mais densa ou a condições microclimáticas mais amenas. A dissipação não fotoquímica (NPQ) também foi maior nesses tratamentos, refletindo a ativação de mecanismos fotoprotetores sob estresse térmico e luminoso, em conformidade com as expectativas. Quanto ao potencial hídrico foliar ao meio-dia ( $\Psi_{\text{midday}}$ ), observamos que, em ambos os locais, as espécies do gênero *Trichilia* apresentaram valores consistentemente menos negativos nos sistemas de restauração, indicando que, na época seca, a disponibilidade hídrica no solo

possivelmente exerce papel mais determinante do que as condições microclimáticas atmosféricas ou a cobertura do dossel sobre as respostas fisiológicas observadas.

Em síntese, concluímos que (i) o maior Y(II) nos sistemas de restauração da Área 2 possivelmente está vinculado à disponibilidade de luz e água no solo, e não à complexidade do dossel ou a condições microclimáticas amenas na época seca; (ii) a água no solo possivelmente exerce maior influência sobre o status hídrico das plantas do que as condições microclimáticas atmosféricas propriamente ditas na época seca; e (iii) a elevação de NPQ em ambientes mais abertas e quentes da Área 2 confirma a plasticidade fotoprotetora das plantas sob condições de estresse térmico e luminoso. Dessa forma, a hipótese de que maior complexidade estrutural (representada pelo IAF) e condições microclimáticas mais amenos garantem, por si só, menor estresse fisiológico não se sustenta integralmente nas condições avaliadas da estação seca.

*(3) As espécies respondem de forma diferenciada às condições ambientais, refletindo estratégias ecofisiológicas próprias?*

As espécies apresentaram respostas ecofisiológicas contrastantes, evidenciando estratégias funcionais distintas frente às condições impostas pelos tratamentos.

*Trichilia claussenii* e *T. pallida* beneficiaram-se da maior disponibilidade hídrica no solo nos sistemas de restauração, com valores de  $\Psi_{\text{midday}}$  menos negativos e menor variação em NPQ, sugerindo maior eficiência no uso da água. Já *Casearia sylvestris* apresentou menor variação entre tratamentos e valores consistentemente elevados de NPQ, indicando maior investimento em fotoproteção e tolerância à alta luminosidade. Essas diferenças refletem a atuação da filtragem ambiental sobre atributos ecofisiológicos específicos, modulando o desempenho e a persistência das

espécies segundo suas estratégias funcionais. Assim, confirma-se que a diversidade funcional, expressa por múltiplos traços hidráulicos e fotoquímicos, é determinante para o sucesso das espécies sob condições contrastantes de condições microclimáticas e solo.

### **Síntese geral e implicações para a restauração ecológica**

Em conjunto, os resultados indicam que o sucesso fisiológico e a estabilidade funcional das espécies regenerantes em áreas de restauração não dependem apenas da estrutura do dossel ou das condições microclimáticas, mas resultam da integração entre disponibilidade hídrica, atributos funcionais e plasticidade ecofisiológica das espécies. Embora os achados sejam restritos a três espécies e a um período seco, eles evidenciam que a incorporação de indicadores fisiológicos às avaliações de restauração ecológica constitui uma ferramenta robusta e promissora para compreender a resistência e resiliência das comunidades vegetais, bem como para orientar decisões de manejo mais eficazes e adaptadas às condições locais.

A abordagem integrada entre traços fotoquímicos e hidráulicos permite antecipar limitações fisiológicas, ajustar práticas de manejo hídrico e auxiliar na seleção de conjuntos florísticos mais resistentes e resilientes a estresses térmicos e hídricos sazonais, aprimorando o planejamento e o monitoramento da restauração de ecossistemas tropicais sazonalmente secos da Mata Atlântica.

## 6. REFERÊNCIAS

- ALMEIDA, D. R. A.; ALMEYDA ZAMBRANO, A. M.; BROADBENT, E. N. et al. Detecting successional changes in tropical forest structure using GatorEye drone-borne lidar. *Biotropica*, v. 52, p. 1155–1167, 2020.
- ALON, A.; COHEN, S.; BURLETT, R. et al. Acclimation limits for embolism resistance and osmotic adjustment accompany the geographic dry edge of Mediterranean species. *Dryad Digital Repository*, 2023.
- ALVARES, C. A.; STAPE, J. L.; SENTELHAS, P. C. et al. Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift*, v. 22, p. 711–728, 2013.
- AUSSENAC, G. Interactions between forest stands and microclimate: Ecophysiological aspects and consequences for silviculture. *Annals of Forest Science*, v. 57, p. 287–301, 2000.
- ÁVILA-LOVERA, E.; URICH, R.; CORONEL, I. et al. Ecophysiological traits change little along a successional gradient in a tropical dry deciduous woodland from Margarita Island, Venezuela. *Frontiers in Forest and Global Change*, v. 6, 1043574, 2023.
- BAKER, T. P.; JORDAN, G. J.; STEEL, E. A. et al. Microclimate through space and time: Microclimatic variation at the edge of regeneration forests over daily, yearly and decadal time scales. *Forest Ecology and Management*, v. 334, p. 174–184, 2014.
- BIZUTI, D.; TANIWAKI, R.; SILVA, R. Influência da composição de espécies florestais no microclima de sub-bosque de plantios jovens de restauração. *Scientia Forestalis*, v. 44, p. 971–978, 2016.
- BONAN, G. *Ecological Climatology*. 3. ed. New York: Cambridge University Press, 2016.
- CAMPANY, C. E.; MARTIN, L.; WATKINS JR., J. E. Convergence of ecophysiological traits drives floristic composition of early lineage vascular plants in a tropical forest floor. *Annals of Botany*, v. 123, n. 5, p. 793–803, 2019.
- CHEN, Z.; LI, S.; WAN, X.; LIU, S. Strategies of tree species to adapt to drought from leaf stomatal regulation and stem embolism resistance to root properties. *Frontiers in Plant Science*, v. 13, 926535, 2022.
- CHOAT, B.; BRODRIBB, T. J.; BRODERSEN, C. R. et al. Triggers of tree mortality under drought. *Nature*, v. 558, p. 531–539, 2018.

- CLARK, D. B.; OBERBAUER, S. F.; CLARK, D. A. et al. Physical structure and biological composition of canopies in tropical secondary and old-growth forests. *PLoS ONE*, v. 16, e0256571, 2021.
- COOMES, D. A.; ALLEN, R. B. Mortality and tree-size distributions in natural mixed-age forests. *Journal of Ecology*, v. 95, p. 27–40, 2007.
- DAVIS, K. T.; DOBROWSKI, S. Z.; HOLDEN, Z. A. et al. Microclimatic buffering in forests of the future: the role of local water balance. *Ecography*, v. 42, p. 1–11, 2019.
- DEMMIG-ADAMS, B.; POLUTCHKO, S. K.; STEWART, J. J. et al. History of excess-light exposure modulates extent and kinetics of fast-acting non-photochemical energy dissipation. *Photosynthesis Research*, v. 154, p. 171–183, 2022.
- DELZON, S.; COCHARD, H. Recent advances in tree hydraulics highlight the ecological significance of the hydraulic safety margin. *New Phytologist*, v. 203, p. 355–358, 2014.
- DOS SANTOS, V. A. H. F.; NELSON, B. W.; RODRIGUES, J. V. F. C. et al. Fluorescence parameters among leaf photosynthesis-related traits are the best proxies for CO<sub>2</sub> assimilation in Central Amazon trees. *Brazilian Journal of Botany*, v. 42, p. 239–247, 2019.
- DOS SANTOS, V. A. H. F.; FERREIRA, M. J. Are photosynthetic leaf traits related to the first-year growth of tropical tree seedlings? A light-induced plasticity test in a secondary forest enrichment planting. *Forest Ecology and Management*, v. 460, 117900, 2020.
- DUARTE, M. M.; MORAL, R. A.; GUILLEMOT, J. et al. High tree diversity enhances light interception in tropical forests. *Journal of Ecology*, v. 109, p. 2597–2611, 2021.
- ENGEL, V. L.; PARROTTA, J. A. Definindo a restauração ecológica: tendências e perspectivas mundiais. In: KAGEYAMA, P. Y. et al. *Restauração ecológica de ecossistemas naturais*. Botucatu: Fundação de Estudos e Pesquisas Agrícolas e Florestais, 2008.
- FIGUEIREDO, L. P. I. *A comunidade regenerante em diferentes sistemas de restauração ecológica na floresta estacional semidecidual*. 2018. Dissertação (Mestrado) - Universidade Estadual Paulista, Botucatu, 2018.
- FONTES, C. G.; FINE, P. V. A.; WITTMANN, F. et al. Convergent evolution of tree hydraulic traits in Amazonian habitats: implications for community assemblage and vulnerability to drought. *New Phytologist*, v. 228, p. 106–120, 2020.

- FRANCO, J. R.; DAL PAI, E.; CONTES CALÇA, M. V. et al. Atualização da normal climatológica e classificação climática de Köppen para o município de Botucatu-SP. *Irriga*, v. 28, n. 1, p. 77–92, 2023.
- FREY, S. J. K.; HADLEY, A. S.; JOHNSON, S. L. et al. Spatial models reveal reveal the microclimatic buffering capacity of old-growth forests. *Science Advances*, v. 2, n. 4, e1501392, 2016.
- GANN, G.; MCDONALD, T.; WALDER, B. et al. *International principles and standards for the practice of ecological restoration*. 2. ed. Washington, D.C.: Society for Ecological Restoration, 2019.
- GAVITO, M. E.; PAZ, H.; BARRAGÁN, F. et al. Indicators of integrative recovery of vegetation, soil and microclimate in successional fields of a tropical dry forest. *Forest Ecology and Management*, v. 479, 0378-1127, 2021.
- GEIGER, R.; ARON, R. H.; TODHUNTER, P. *The Climate Near the Ground*. 5. ed. Michigan: Harvard University Press, 1995.
- GENTY, B.; BRIANTAIS, J.-M.; BAKER, N. R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta*, v. 990, p. 87–92, 1989.
- GERST, K. L.; SHARIFI, M. R.; PRIGGE, B. et al. Distribution and photosynthetic assimilation of rosulate aroid epiphytes in a Costa Rican lowland rainforest. *Flora*, v. 279, 151830, 2021.
- GONZÁLEZ DEL PLIEGO, P.; SCHEFFERS, B. R.; BASHAM, E. W. et al. Thermally buffered microhabitats recovery in tropical secondary forests following land abandonment. *Biological Conservation*, v. 201, p. 385–395, 2016.
- GOSS, R.; LEPETIT, B. Biodiversity of NPQ. *Journal of Plant Physiology*, v. 172, p. 13–32, 2015.
- GÖTZENBERGER, L.; DE BELLO, F.; BRÅTHEN, K. A. et al. Ecological assembly rules in plant communities-approaches, patterns and prospects. *Biological Reviews*, v. 87, p. 111–127, 2012.
- GRISCOM, H. P.; ASHTON, M. S. Restoration of dry tropical forests in Central America: A review of pattern and process. *Forest Ecology and Management*, v. 261, p. 1564–1579, 2011.

- GUIMARÃES, Z. T. M.; DOS SANTOS, V. A. H. F.; FERREIRA, M. J. Chlorophyll a fluorescence parameters are related to the leaf economics spectrum of tropical tree species in a mixed plantation. *Trees*, v. 36, p. 763–775, 2022.
- HAMBERG, L. J.; FISHER, J. B.; RUPPERT, J. et al. Assessing and modeling diurnal temperature buffering and evapotranspiration dynamics in forest restoration using ECOSTRESS thermal imaging. *Remote Sensing of Environment*, v. 280, 113178, 2022.
- HASSELQUIST, N. J.; BENEGAS, L.; ROUPSARD, O. et al. Canopy cover effects on local soil water dynamics in a tropical agroforestry system: Evaporation drives soil water isotopic enrichment. *Hydrological Processes*, v. 32, n. 8, p. 994–1004, 2018.
- HEITHECKER, T. D.; HALPERN, C. B. Variation in microclimate associated with dispersed-retention harvests in coniferous forests of western Washington. *Forest Ecology and Management*, v. 226, p. 60–71, 2006.
- HILDERBRAND, R. H.; WATTS, A. C.; RANDLE, A. M. The myths of restoration ecology. *Ecology and Society*, v. 10, n. 1, p. 19, 2005.
- HOLL, K. D. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate, and soil. *Biotropica*, v. 31, p. 229–242, 1999.
- IBGE. *Manual Técnico da Vegetação Brasileira*. Rio de Janeiro, Brasil: Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, 2012.
- KALAJI, H. M.; SCHANSKER, G.; LADLE, R. J. et al. Frequently asked questions about in vivo chlorophyll fluorescence: practical issues. *Photosynthesis Research*, v. 122, n. 121, p. 121–158, 2014.
- KITAJIMA, K.; MULKEY, S. S.; WRIGHT, S. J. Variation in crown light utilization characteristics among tropical canopy trees. *Annals of Botany*, v. 95, p. 535–547, 2005.
- KRAFT, N. J. B.; ADLER, P. B.; GODOY, O. et al. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology*, v. 29, p. 592–599, 2015.
- LAUGHLIN, D. C. Hydraulic safety margin explains species climatic limits in temperate rainforest trees. *New Phytologist*, v. 226, p. 727–740, 2020.
- LEBRIJA-TREJOS, E.; PÉREZ-GARCÍA, E. A.; MEAVE, J. A. et al. Environmental changes during secondary succession in a tropical dry forest in Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, v. 27, p. 477–489, 2011.

- LE DANTEC, V.; DUFRÊNE, E.; SAUGIER, B. Interannual and spatial variation in maximum leaf area index of temperate deciduous stands. *Forest Ecology and Management*, v. 134, p. 71–81, 2000.
- LOURENÇO JR., J.; NEWMAN, E. A.; VENTURA, J. A. et al. Soil-associated drivers of plant traits and functional composition in Atlantic Forest coastal tree communities. *Ecosphere*, v. 12, n. 7, e03629, 2021.
- MARIMON-JUNIOR, B. H.; HAY, J. D. V.; OLIVERAS, I. et al. Soil water-holding capacity and monodominance in Southern Amazon tropical forests. *Plant and Soil*, v. 442, p. 287–304, 2019.
- MARTIN-STPAUL, N.; DELZON, S.; COCHARD, H. Plant resistance to drought depends on timely stomatal closure. *Ecology Letters*, v. 20, p. 1437–1447, 2017.
- MATSUO, T.; MARTÍNEZ-RAMOS, M.; BONGERS, F. et al. Forest structure drives changes in light heterogeneity during tropical secondary forest succession. *Journal of Ecology*, v. 109, p. 2871–2884, 2021.
- MEINZER, F. C.; ANDRADE, J. L.; GOLDSTEIN, G. et al. Partitioning of soil water among canopy trees in a seasonally dry tropical forest. *Oecologia*, v. 121, p. 293–301, 1999.
- MEINZER, F. C.; JOHNSON, D. M.; LACHENBRUCH, B. et al. Xylem hydraulic safety margins in woody plants: coordination of stomatal control of xylem tension with hydraulic capacitance. *Functional Ecology*, v. 23, p. 922–930, 2009.
- MIELKE, M. S.; OLIVEIRA, L. A.; SANTOS, M. S. et al. Photochemical efficiency and lethal leaf dehydration in seedlings of nine tropical tree species. *New Forests*, v. 55, p. 505–521, 2024.
- NOGUEIRA JUNIOR, L. R. Caracterização de solos degradados pela atividade agrícola e alterações biológicas após reflorestamentos com diferentes associações de espécies da Mata Atlântica. Dissertação (Mestrado em Ciências) - Universidade de São Paulo, São Paulo, 2000.
- NOGUEIRA JUNIOR, L. R.; ENGEL, V. L.; PARROTTA, J. A. et al. Allometric equations for estimating tree biomass in restored mixed-species Atlantic Forest stands. *Biota Neotropica*, v. 14, p. 1–9, 2014.
- OLIVEIRA, R. S.; ELLER, C. B.; BARROS, F. V. et al. Linking plant hydraulics and the fast-slow continuum to understand resilience to drought in tropical ecosystems. *New Phytologist*, v. 0, p. 904–923, 2021.

- PONTES, D. M. F.; ENGEL, V. L.; PARROTTA, J. A. Forest structure, wood standing stock, and tree biomass in different restoration systems in the Brazilian Atlantic forest. *Forests*, v. 10, p. 1–18, 2019.
- POORTER, L.; VAN DER SANDE, M. T.; ARETS, E. J. M. M. et al. Biodiversity and climate determine the functioning of Neotropical forests. *Global Ecology and Biogeography*, v. 26, n. 12, p. 1423–1434, 2017.
- POORTER, L.; ROZENDAAL, D. M. A.; BONGERS, F. et al. Functional recovery of secondary tropical forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, v. 118, e2003405118, 2021.
- R CORE TEAM. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2024.
- REY BENAYAS, J. M.; NEWTON, A. C.; DIAZ, A. et al. Enhancement of biodiversity and ecosystem services by ecological restoration: a meta-analysis. *Science*, v. 325, p. 1121–1124, 2009.
- SIMIONI, P. F.; EMILIO, T.; GILES, A. L. et al. Anatomical traits related to leaf and branch hydraulic functioning on Amazonian savanna plants. *AoB Plants*, v. 15, n. 3, plad018, 2023.
- SHUANG, S.-P.; ZHANG, J.-Y.; CUN, Z. et al. A comparison of photoprotective mechanism in different light-demanding plants under dynamic light conditions. *Frontiers in Plant Science*, v. 13, 819843, 2022.
- SONG, C.; FU, Y.; ZHU, S. et al. Linkages between stem vulnerability curves and tree demography and their implications for plant physiological modeling. *Tree Physiology*, v. 44, tpae078, 2024.
- SUGANUMA, M. S.; DURIGAN, G. Indicators of restoration success in riparian tropical forests using multiple reference ecosystems. *Restoration Ecology*, v. 23, p. 238–251, 2015.
- TANG, H.; DUBAYAH, R.; SWATANTRAN, A. et al. Retrieval of vertical LAI profiles over tropical rain forests using waveform lidar at La Selva, Costa Rica. *Remote Sensing of Environment*, v. 124, p. 242–250, 2012.
- TANIOKA, Y.; CAI, Y.; IDA, H. et al. A spatial relationship between canopy and understory leaf area index in an old-growth cool-temperate deciduous forest. *Forests*, v. 11, 1037, 2020.

- TAVARES, J. V.; OLIVEIRA, R. S.; MENCUCCINI, M. et al. Basin-wide variation in tree hydraulic safety margins predicts the carbon balance of Amazon forests. *Nature*, v. 617, p. 111–117, 2023.
- TIWARI, R.; GLOOR, E.; DA CRUZ, W. J. A. et al. Photosynthetic quantum efficiency in south-eastern Amazonian trees may be already affected by climate change. *Plant, Cell & Environment*, v. 43, p. 1490–1501, 2020.
- TRIPATHI, S.; BHADOURIA, R.; SRIVASTAVA, P. et al. Effects of light availability on leaf attributes and seedling growth of four tree species in tropical dry forest. *Ecological Processes*, v. 9, p. 2, 2020.
- VON ARX, G.; PANNATIER, E. G.; THIMONIER, A. et al. Microclimate in forests with varying leaf area index and soil moisture: potential implications for seedling establishment in a changing climate. *Journal of Ecology*, v. 101, p. 1201–1213, 2013.
- WALLACE, K. J.; LAUGHLIN, D. C.; CLARKSON, B. D. Exotic weeds and fluctuating microclimate can constrain native plant regeneration in urban forest restoration. *Ecological Applications*, v. 27, p. 1268–1279, 2017.
- WANDERLEY, R. L. N.; DOMINGUES, L. M.; JOLY, C. A. et al. Relationship between land surface temperature and fraction of anthropized area in the Atlantic forest region, Brazil. *PLoS ONE*, v. 14, e0225443, 2019.
- WERDEN, L. K.; CALDERÓN-MORALES, E.; ALVARADO, J. P. et al. Using large-scale tropical dry forest restoration to test successional theory. *Ecological Applications*, v. 30, e02116, 2020.
- YAMASHITA, N.; ISHIDA, A.; KUSHIMA, H. et al. Acclimation to sudden increase in light favoring an invasive over native trees in subtropical islands, Japan. *Oecologia*, v. 125, p. 412–419, 2000.
- ZHANG, Q. W.; ZHU, S. D.; JANSEN, S. et al. Topography strongly affects drought stress and xylem embolism resistance in woody plants from a karst forest in Southwest China. *Functional Ecology*, v. 35, p. 566–577, 2021.
- ZIEGLER, C.; COSTE, S.; STAHL, C. et al. Large hydraulic safety margins protect neotropical canopy rainforest tree species against hydraulic failure during drought. *Annals of Forest Science*, v. 76, 115, 2019.

ZUO, G. Non-photochemical quenching (NPQ) in photoprotection: insights into NPQ levels required to avoid photoinactivation and photoinhibition. *New Phytologist*, v. 246, p. 1967–1974, 2025.

## CAPÍTULO 2

### TRAÇOS ECOFISIOLÓGICOS PREDITORES DA ABUNDÂNCIA DE ESPÉCIES PRESENTES NA REGENERAÇÃO NATURAL EM ÁREAS RESTAURADAS NA MATA ATLÂNTICA

#### RESUMO

A restauração ecológica de florestas tropicais frequentemente favorece o recrutamento natural de espécies, mas os mecanismos ecofisiológicos que determinam a abundância de regenerantes ainda são pouco compreendidos. Com base na hipótese de que atributos funcionais modulam o sucesso da regeneração, investigamos se atributos ecofisiológicos associados ao uso da água e da luz predizem a abundância de regenerantes em duas áreas contrastantes: um remanescente florestal conservado e uma área restaurada há aproximadamente 27 anos. Ambas estão localizadas sob domínio da Floresta Estacional Semidecidual da Mata Atlântica. Seleccionamos duas espécies arbóreas não plantadas e presentes na regeneração natural, com ampla ocorrência regional: *Casearia sylvestris* e *Trichilia pallida*. Avaliamos seis atributos:  $\Psi_{\text{midday}}$ ,  $P_{50}$ , margem de segurança hidráulica,  $F_v/F_m$ ,  $Y(II)$  e NPQ. Em análises de correlação de Pearson, a abundância total de regenerantes apresentou associações significativas com  $P_{50}$ , margem de segurança hidráulica e NPQ. Em modelos lineares por espécie, apenas a NPQ apresentou efeito significativo sobre a abundância, exclusivamente em *T. pallida*, indicando que indivíduos mais abundantes dissipam mais energia excedente por mecanismos não fotoquímicos. A análise de componentes principais (PCA) indicou que o primeiro eixo (PC1) representa um gradiente funcional predominantemente hidráulico, associado positivamente à margem de segurança hidráulica e negativamente ao  $P_{50}$ . Esse

gradiente apresentou associação negativa com a abundância total de regenerantes, sugerindo que os indivíduos mais abundantes tendem a exibir maior resistência ao embolismo, embora operem com margens de segurança hidráulica mais estreitas. A interação entre PC1 e identidade da espécie foi não significativa, indicando que esse padrão funcional é consistente entre as espécies. Os resultados sugerem que traços relacionados à fotoproteção e à resistência hidráulica explicam parte da variação na abundância de regenerantes em florestas em restauração, o que reforça a relevância de abordagens funcionais na compreensão dos filtros ambientais atuantes em estágios avançados de sucessão florestal.

Palavras-chave: margem de segurança hidráulica, ecologia funcional, filtros ambientais, ecofisiologia vegetal,  $P_{50}$ , NPQ, restauração florestal, abundância.

## ABSTRACT

Ecological restoration of tropical forests often promotes the natural recruitment of species, yet the ecophysiological mechanisms underlying the abundance of regenerating individuals remain poorly understood. Based on the hypothesis that functional traits modulate regeneration success, we investigated whether ecophysiological attributes related to water and light use predict the abundance of regenerants in two contrasting areas: a well-preserved forest remnant and a site restored approximately 27 years ago. Both areas are located within the domain of the Atlantic Forest Seasonal Semideciduous Forest. We selected two naturally regenerating, non-planted tree species with wide regional distribution: *Casearia sylvestris* and *Trichilia pallida*. Six attributes were evaluated:  $\Psi_{\text{midday}}$ ,  $P_{50}$ , hydraulic safety margin,  $F_v/F_m$ ,  $Y(II)$ , and NPQ. Pearson correlation analyses revealed significant associations between total regenerating abundance and  $P_{50}$ , hydraulic safety

margin, and NPQ. In species-specific linear models, only NPQ showed a significant effect on abundance, exclusively in *T. pallida*, indicating that more abundant individuals dissipate greater excess energy through non-photochemical mechanisms. Principal component analysis (PCA) indicated that the first axis (PC1) represents a predominantly hydraulic functional gradient, positively associated with the hydraulic safety margin and negatively with  $P_{50}$ . This gradient showed a negative association with total regenerant abundance, suggesting that more abundant individuals tend to exhibit greater resistance to xylem embolism while operating with narrower hydraulic safety margins. The interaction between PC1 and species identity was not significant, indicating that this functional pattern is consistent across species. Overall, our results suggest that traits related to photoprotection and hydraulic resistance explain part of the variation in regenerant abundance in restored forests, reinforcing the relevance of functional approaches for understanding environmental filters acting at advanced stages of forest succession.

Keywords: hydraulic safety margin, functional ecology, environmental filters, plant ecophysiology,  $P_{50}$ , NPQ, forest restoration, abundance.

## 7. INTRODUÇÃO

A regeneração de espécies arbóreas em florestas restauradas depende da interação entre fatores ambientais e atributos funcionais que determinam o sucesso de recrutamento (Toledo-Aceves *et al.*, 2021; Manhães *et al.*, 2024). Em áreas em processo de restauração ecológica, ainda sujeitas a variações estruturais e microclimáticas, sendo assim, compreender os mecanismos fisiológicos que sustentam o estabelecimento das espécies é crucial para prever a trajetória da comunidade. Nesse contexto, atributos ecofisiológicos que refletem tolerância ao

estresse hídrico e à intensidade luminosa despontam como potenciais preditores da abundância relativa das espécies regenerantes (Simioni *et al.*, 2023) e que diferentes espécies promovem variações microclimáticas, o que pode influenciar indiretamente a regeneração (Bizuti *et al.*, 2016).

A estrutura da vegetação modula o ambiente físico por meio de alterações no microclima, que afetam diretamente o status hídrico e a eficiência fotossintética das plantas jovens (Von Arx *et al.*, 2013; Lebrija-Trejos *et al.*, 2011). No entanto, embora o papel da estrutura da vegetação na determinação de gradientes ambientais seja bem documentado (Davis *et al.*, 2019), sua associação direta com a abundância de regenerantes e atributos fisiológicos ainda carece de investigação. É justamente essa conexão, entre condições abióticas moduladas pela vegetação e os mecanismos fisiológicos que regulam o desempenho das plantas, que pode elucidar padrões de montagem de comunidade em florestas em restauração.

A resposta ecofisiológica dos regenerantes à variação microambiental pode ser avaliada por indicadores como o potencial hídrico foliar ao meio-dia ( $\Psi_{\text{midday}}$ ), a resistência do xilema ao embolismo ( $P_{50}$ ) e a margem de segurança hidráulica. Esses atributos indicam a capacidade das espécies em manter a condução hídrica sob estresse, sendo determinantes da sobrevivência e do recrutamento em condições adversas (Pereira *et al.*, 2020; Tavares *et al.*, 2023). Estudos em florestas tropicais sugerem que espécies com margens hidráulicas mais amplas são menos vulneráveis à seca e, por isso, tendem a ter maior persistência em ambientes restaurados (Tavares *et al.*, 2023; Simioni *et al.*, 2023).

Além dos mecanismos hidráulicos, a fotoproteção e a eficiência na dissipação de energia luminosa também influenciam a capacidade das plantas em colonizar ambientes sob alta luminosidade. A fluorescência da clorofila *a* permite inferir

parâmetros como a eficiência quântica máxima do fotossistema II ( $F_v/F_m$ ), o rendimento quântico efetivo ( $Y(II)$ ) e a dissipação não fotoquímica (NPQ), os quais têm sido associados ao uso eficiente de recursos e à tolerância ao estresse lumínico (Guimarães *et al.*, 2022). A avaliação de múltiplas respostas fisiológicas possibilita uma análise mais completa e realista do desempenho da planta. Em indivíduos juvenis plantados, avaliados 15 meses após o plantio na Amazônia Central, valores mais altos de  $F_v/F_m$  e de índices de desempenho fotossintético estiveram positivamente associados à eficiência no uso da água e de nutrientes, indicando vantagem competitiva sob condições limitantes (Guimarães *et al.*, 2022). De forma complementar, o  $P_{50}$ , indicador de resistência hidráulica, está ligado à distribuição das espécies em gradientes hidro-topográficos e à tolerância a solos pobres em fósforo, caracterizando uma adaptação coordenada a múltiplos estresses. No entanto, tais relações ainda são pouco exploradas em indivíduos ou populações provenientes da regeneração natural, o que reforça a relevância deste estudo ao investigar esses mecanismos em um contexto ecológico mais complexo e menos controlado.

Apesar do avanço no uso de atributos funcionais em estudos ecofisiológicos, poucos trabalhos avaliaram como traços fisiológicos de espécies arbóreas se relacionam com sua abundância em comunidades florestais. Estudos recentes como os de Poorter *et al.* (2021) e Song *et al.* (2024) demonstram o potencial dos traços médios da comunidade e dos atributos hidráulicos para explicar padrões estruturais e de recrutamento, ainda que com foco em espécies adultas e traços morfológicos ou hidráulicos. Tal abordagem é promissora para avaliar a eficácia funcional dos tratamentos de restauração no suporte ao recrutamento regenerativo.

A identificação de traços ecofisiológicos associados à maior abundância de regenerantes sob diferentes condições microambientais representa um avanço para

integrar abordagens mecanicistas e aplicadas na restauração ecológica. Ao evidenciar como atributos como maior eficiência fotossintética, maior segurança hidráulica ou maior tolerância ao estresse hídrico e luminoso influenciam o desempenho das espécies, especialmente em contextos ambientais mais limitantes, como secas, este estudo oferece subsídios concretos para o planejamento funcional da restauração. Tais informações permitem otimizar a seleção e o arranjo espacial das espécies, alocando aquelas com atributos mais favoráveis a ambientes mais exigentes, com vistas à formação de comunidades mais resilientes, estáveis e adaptadas às condições locais. Nesse sentido, a resposta fisiológica da comunidade atua como um elo entre os filtros abióticos impostos pelos diferentes sistemas de restauração e os mecanismos de montagem ecológica mediados por atributos funcionais. Ao integrar padrões de abundância com respostas fisiológicas, este trabalho contribui para uma compreensão mais precisa dos processos que estruturam as comunidades em florestas em restauração e fortalece a interface entre ecologia funcional e prática na restauração de ecossistemas florestais.

Neste estudo investigamos como atributos ecofisiológicos relacionados à regulação hídrica e ao uso da luz ( $\Psi_{\text{midday}}$ ,  $P_{50}$ , margem de segurança hidráulica,  $F_v/F_m$ ,  $Y(II)$  e NPQ) se correlacionam com a abundância de espécies regenerantes. Partimos da premissa de que a abundância está relacionada a atributos que conferem maior tolerância ao estresse abiótico. Para isso testamos as seguintes hipóteses: (i) espécies com maior abundância apresentam atributos fisiológicos associados à maior tolerância ao estresse ambiental, tais como maior dissipação de energia luminosa (NPQ elevado), menor suscetibilidade ao embolismo ( $P_{50}$  mais negativo), maior margem de segurança hidráulica e manutenção de um potencial hídrico foliar menos negativo ao meio-dia ( $\Psi_{\text{midday}}$  menos negativo); e (ii) a relação entre esses atributos e

a abundância é consistente entre espécies, indicando que certos traços fisiológicos funcionam como preditores robustos da abundância de regenerantes, independentemente da identidade taxonômica. Ao explorar essa relação, pretendemos avançar na compreensão dos mecanismos que vinculam filtros abióticos às respostas funcionais das espécies regenerantes, com implicações diretas para a seleção de espécies e o delineamento espacial de projetos de restauração, em consonância com a perspectiva de Chazdon (2014), que ressalta o papel central das florestas secundárias e da regeneração natural como componentes estratégicos para a conservação da biodiversidade e para o sucesso de programas de restauração em larga escala. Assim, avançamos não apenas no entendimento teórico da montagem de comunidades, mas também na construção de diretrizes técnicas mais robustas e eficazes para orientar decisões em projetos de restauração. Em última instância, esses avanços oferecem bases práticas para a seleção de espécies e o delineamento espacial de projetos de restauração.

## **8. MATERIAL E MÉTODOS**

### **8.1. LOCALIZAÇÃO E CARACTERIZAÇÃO DA ÁREA DE ESTUDO**

Conduzimos este estudo em parcelas implementadas pelo projeto “Restauração da Mata Atlântica em Áreas Degradadas no Estado de São Paulo”, implantado em 1997. A área de estudo situa-se na Fazenda Experimental Edgárdia, vinculada à UNESP, câmpus de Botucatu, região centro-sul do estado de São Paulo. Avaliamos dois ambientes contrastantes: uma área em processo de restauração e um remanescente florestal conservado adjacente (floresta conservada), localizada a menos de 50 m da área restaurada, com estrutura mais desenvolvida, ausência de perturbações recentes e estratificação bem definida, representando um remanescente mais conservado de Floresta Estacional Semidecidual da Mata Atlântica.

A área restaurada possui cerca de 27 anos desde sua implantação e está estabelecida sobre Argissolo Vermelho-Amarelo distrófico, de textura arenosa, baixa fertilidade natural e relevo suave a ondulado (Pontes; Engel; Parrotta, 2019). O histórico de uso do solo inclui o cultivo de *Citrus* sp. seguido por pastagens de *Urochloa decumbens* Stapf.

De acordo com a nova normal climatológica (1991–2020) para o município de Botucatu, o clima local é do tipo Aw, segundo a classificação de Köppen, caracterizando uma savana tropical com verões quentes e úmidos e invernos secos e frios (Franco *et al.*, 2023). A precipitação média anual é de 1534,47 mm, concentrada entre outubro e março, e a temperatura média anual é de 21,34°C, sendo julho o mês de mínimas e fevereiro de máximas temperaturas (Franco *et al.*, 2023). A vegetação corresponde à Floresta Tropical Estacional Semidecidual (IBGE, 2012).

## 8.2. DELINEAMENTO EXPERIMENTAL

Utilizamos três parcelas na floresta de referência e nove parcelas na área de restauração. As parcelas possuem 50 m × 50 m. As avaliações foram conduzidas prioritariamente na porção central das parcelas em subáreas úteis de 30 m × 30 m, de modo a minimizar os efeitos de borda.

### 8.2.1. Espécies Selecionadas

As espécies foram definidas com base em sua frequência, abundância e independência em relação ao plantio experimental, de forma a representar exclusivamente a regeneração natural. Selecionamos as espécies *Trichilia pallida* Sw. (Meliaceae) e *Casearia sylvestris* Sw. (Salicaceae), presentes na área restaurada e no remanescente florestal conservado, para permitir comparações diretas entre os dois ambientes. Optamos por espécies pertencentes a ordens

distintas, a fim de evitar vieses filogenéticos nas análises. Seleccionamos quatro indivíduos de *C. sylvestris* e cinco de *T. pallida* na floresta conservada, e nove indivíduos de *C. sylvestris* e sete de *T. pallida* na área restaurada.

Consideramos como regenerantes indivíduos juvenis com diâmetro à altura do peito (DAP) menor ou igual a 5 cm e altura superior a 1,30 m, faixa em que as plantas já superaram o estágio de plântula.

### 8.3.DENSIDADE DE *Casearia sylvestris* E *Trichilia pallida* NA REGENERAÇÃO NATURAL

O inventário dos regenerantes foi realizado na área de estudo, abrangendo indivíduos de *Trichilia pallida* e *Casearia sylvestris*. As coletas ocorreram em três parcelas permanentes de 30 × 15 m (450 m<sup>2</sup>) na floresta de referência e sete parcelas na restauração. Foram registrados todos os indivíduos que cumpriam os critérios de inclusão para regenerantes, DAP inferior a 5 cm e altura superior a 1,3 m). A densidade absoluta (indivíduos ha<sup>-1</sup>) foi estimada para cada espécie com base na área total amostrada.

### 8.4.ATRIBUTOS ECOFISIOLÓGICOS

Avaliamos os atributos ecofisiológicos durante a estação seca de 2024 (junho a agosto), período em que o estresse hídrico é mais intenso na região sudeste brasileira. Durante esse período, o Brasil enfrentou condições climáticas excepcionais, que amplificaram os efeitos da seca. Para ilustrar a intensidade do evento, nos meses subsequentes, o país, infelizmente, registrou um dos maiores episódios de queimadas de sua história (MAPBIOMAS, 2024). Esse contexto reforça o caráter excepcionalmente seco e quente do período de coleta, condição crítica para a resposta das plantas ao estresse ambiental.

Os parâmetros analisados foram relacionados à disponibilidade de luz (parâmetros da atividade fotoquímica) e água (potencial hídrico foliar, a resistência do xilema ao embolismo e a margem de segurança hidráulica do xilema). Todas as coletas foram feitas em campo, nas mesmas plantas descritas anteriormente.

Os parâmetros analisados, coletados em campo nas mesmas plantas descritas anteriormente, foram relacionados à disponibilidade de luz (parâmetros da atividade fotoquímica) e de água (potencial hídrico foliar ao meio-dia,  $P_{50}$  e margem de segurança hidráulica do xilema). A amostragem seguiu protocolo de Pérez-Harguindeguy *et al.*, (2016) de ecofisiologia e de medição de traços funcionais.

A atividade fotoquímica foi estimada com base em parâmetros de fluorescência da clorofila *a* utilizando o fluorômetro PAM-Jr (WALZ, Alemanha) aplicando-se pulso de luz saturante sobre folhas iluminadas por  $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  de luz actínica, por um período de dois minutos, na antemã (Guimarães *et al.*, 2022; Kalaji *et al.*, 2014). Os parâmetros avaliados foram: a eficiência quântica máxima do fotossistema II (**Fv/Fm**), rendimento quântico efetivo do fotossistema II (**Y(II)**) e dissipação não fotoquímica (**NPQ**). As medições foram efetuadas utilizando a função *Act + Yield*. Para cada planta, medimos inicialmente duas folhas; quando os valores dessas duas folhas se mostraram muito discrepantes, indicando possível anomalia foliar, incluímos uma terceira medição e calculamos a mediana dos três valores, de modo a reduzir o impacto de leituras atípicas.

O potencial hídrico foliar ao meio-dia ( $\Psi_{\text{midday}}$ ) foi medido entre 11h e 13h, usando câmara de pressão tipo Scholander (modelo 1505D-EXP, PMS Instruments), utilizando três folhas por indivíduo. As folhas foram coletadas em campo, imediatamente armazenadas em sacos plásticos vedados, com gelo, e mensuradas poucos minutos após a coleta, evitando variações por desidratação.

As medições foram realizadas entre os dias 26 de julho e 02 de agosto de 2024.

Determinamos a resistência do xilema ao embolismo por meio do método pneumático, conforme descrito em Pereira *et al.* (2020). A partir da relação entre a descarga de ar e o potencial hídrico, construímos curvas de vulnerabilidade ao embolismo e estimamos o valor de **P<sub>50</sub>** (potencial hídrico associado a 50% de perda de condutividade hidráulica) (Figura 17; APÊNDICE D e APÊNDICE E). Utilizamos apenas ramos, cuja resposta se espera ser representativa e análoga ao comportamento do xilema secundário dos caules (Pereira *et al.* 2020).

**Figura 17 - Determinação da vulnerabilidade ao embolismo xilemático com base no potencial hídrico correspondente a 50% de perda de condutividade (P<sub>50</sub>). (A) Plantas acopladas ao equipamento Pneumatron para medição automatizada da descarga de ar. (B) Câmara de pressão de Scholander empregada para determinação do potencial hídrico foliar durante o experimento, permitindo a correlação com a descarga de ar e a estimativa do P<sub>50</sub>. (C) Interface computacional conectada ao Pneumatron para aquisição de dados e geração das curvas de vulnerabilidade hidráulica.**



A margem de segurança hidráulica (MSH) foi estimada pela diferença entre o valor de  $\Psi_{\text{midday}}$  e o valor de P<sub>50</sub> (Equação 1), conforme proposto por Choat *et al.* (2012). Este indicador nos permite estimar o quão distante a planta opera de um colapso hidráulico em condições naturais de seca. O cálculo foi realizado conforme a equação a seguir:

**Equação 1. Cálculo da margem de segurança hidráulica.**

$$\text{margem de segurança hidráulica} = \Psi_{\text{midday}} - P_{50}$$

### 8.1. ANÁLISE DE DADOS

A análise estatística foi conduzida com o objetivo de identificar quais atributos ecofisiológicos das espécies arbóreas estão associados à sua abundância. Todas as análises foram realizadas no ambiente de programação R (R *Core Team*, 2024). Selecionamos as variáveis ecofisiológicas  $\Psi_{\text{midday}}$ , ( $P_{50}$ ), margem de segurança hidráulica,  $Y(II)$ , NPQ e  $F_v/F_m$ . A abundância foi expressa como número de indivíduos por hectare ( $\text{ind.ha}^{-1}$ ), sendo utilizada como variável-resposta em todos os modelos.

Inicialmente, realizamos uma análise exploratória de correlação de Pearson para avaliar a força e a direção das associações entre os atributos ecofisiológicos e a abundância, tanto de forma conjunta quanto individualmente para cada espécie. Para evitar inflar o erro tipo I devido às múltiplas comparações, a significância das correlações foi testada com valores ajustados para múltiplas comparações pelo método de Holm-Bonferroni. Os resultados foram visualizados por meio de matrizes de correlação com sobreposição dos valores- $p$  ajustados, utilizando a função `corr.test()` (pacote *psych*) e `corrplot()` para visualização. Essa abordagem preliminar teve como objetivo identificar potenciais relações entre as variáveis e fundamentar a seleção dos preditores para as análises subsequentes.

Posteriormente, testamos modelos completos com todas as variáveis ecofisiológicas disponíveis e, posteriormente, modelos simplificados foram comparados com base em desempenho estatístico, consistência biológica e significância dos coeficientes. Em seguida, foram testados modelos de regressão múltipla para cada espécie, com base em um conjunto reduzido de preditores selecionados por parcimônia.

Antes das análises multivariadas, todas as variáveis ecofisiológicas foram padronizadas (*z-score*) para garantir comparabilidade entre escalas. Para o atributo  $P_{50}$ , foi realizada a inversão de sinal ( $-1 \times P_{50}$ ) antes das análises multivariadas. Essa transformação foi adotada para alinhar a interpretação biológica: valores mais altos (mais baixos antes da inversão) de  $P_{50}$  (isto é, menor vulnerabilidade ao embolismo) são ecologicamente esperados em espécies mais abundantes, mantendo consistência de sentido com as demais variáveis (nas quais são esperados valores maiores associados a maior abundância). Outliers foram identificados por meio da distância de Cook e removidos quando apresentavam alta influência nos modelos e padrões desviantes em relação ao conjunto de dados.

Para explorar padrões multivariados e gradientes funcionais nas características fisiológicas das espécies, foi conduzida uma PCA, com centralização e padronização das variáveis (`prcomp()`, com `scale. = TRUE`). A variância explicada por cada componente foi avaliada, e os *loadings* das variáveis no primeiro componente (PC1) e segundo componente (PC2) foram extraídos para determinar os atributos que mais contribuíram para o gradiente funcional dominante. Os escores dos dois primeiros componentes (PC1 e PC2) foram utilizados como variáveis preditoras em um modelo linear com a abundância como resposta. A contribuição relativa de cada variável fisiológica à PC1 e PC2 foi avaliada a partir dos *loadings* e visualizada graficamente. Os atributos com maior contribuição ao PC1 e PC2 foram interpretados como indicativos do gradiente funcional dominante entre as espécies.

Para verificar a consistência dos padrões funcionais entre espécies, foram ajustados modelos lineares com interações entre os componentes principais (PC1 e PC2) e o fator espécie. Essas análises permitiram testar se as associações entre os gradientes funcionais (representados pelo eixo principal PC1 e secundário PC2) e a

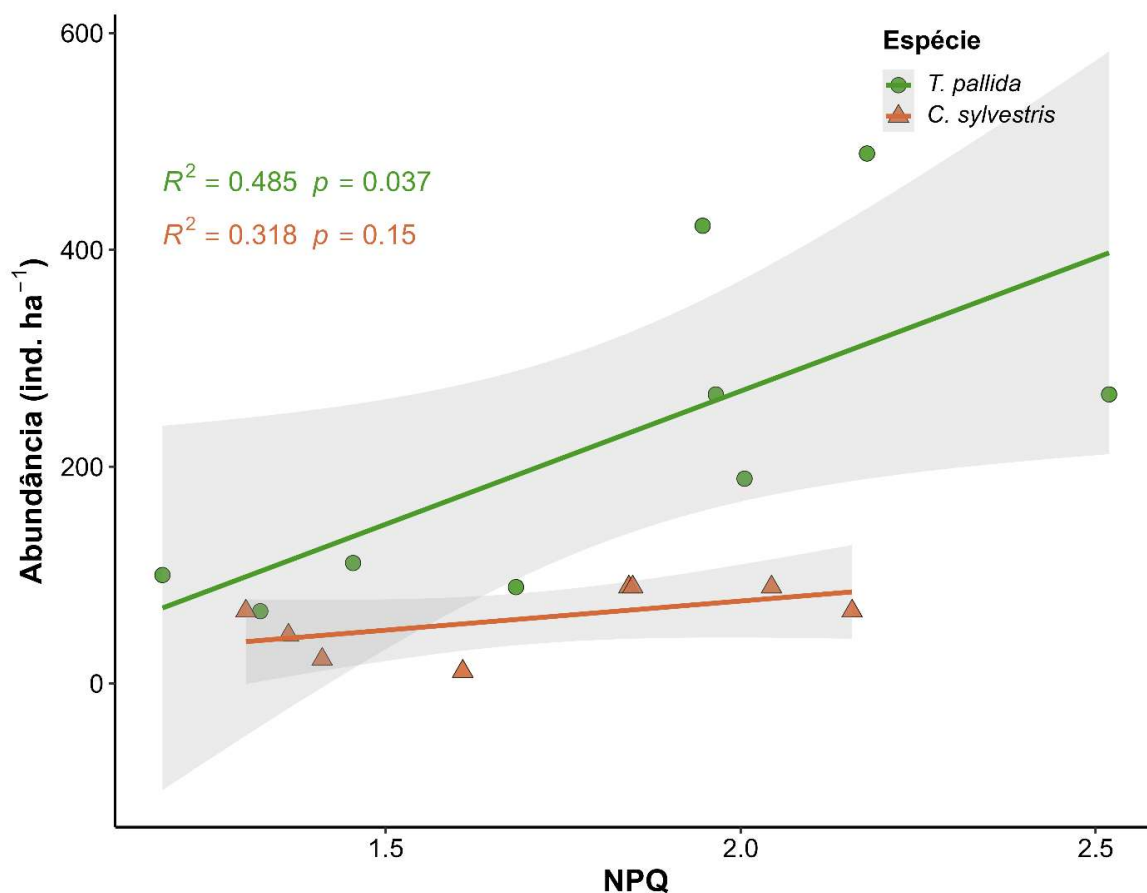
abundância variavam entre as espécies, ou se refletiam padrões ecofisiológicos compartilhados.

## 9. RESULTADOS

### 9.1. Associação entre respostas ecofisiológicas e abundância

Entre os seis atributos avaliados ( $\Psi_{\text{midday}}$ ,  $P_{50}$ , margem de segurança hidráulica,  $Y(II)$ , NPQ e  $F_v/F_m$ ), apenas a variável NPQ apresentou associação estatisticamente significativa com a abundância, e somente para a espécie *Trichilia pallida* ( $p = 0,037$ ). A NPQ explicou 48,5% da variação na abundância dessa espécie com efeito positivo ( $R^2 = 0,48$ ,  $\beta = 245,7$ ), indicando que maior dissipação não fotoquímica está associada a maiores densidades populacionais de *T. pallida* (Figura 18). Para os demais atributos ecofisiológicos em *T. pallida*, assim como para todos os atributos avaliados em *Casearia sylvestris*, não foram identificadas associações significativas com a abundância de indivíduos regenerantes ( $p > 0,05$ ).

**Figura 18 - Relação entre a dissipação não fotoquímica (NPQ) e a abundância (ind. ha<sup>-1</sup>) das espécies *Trichilia pallida* e *Casearia sylvestris*.**

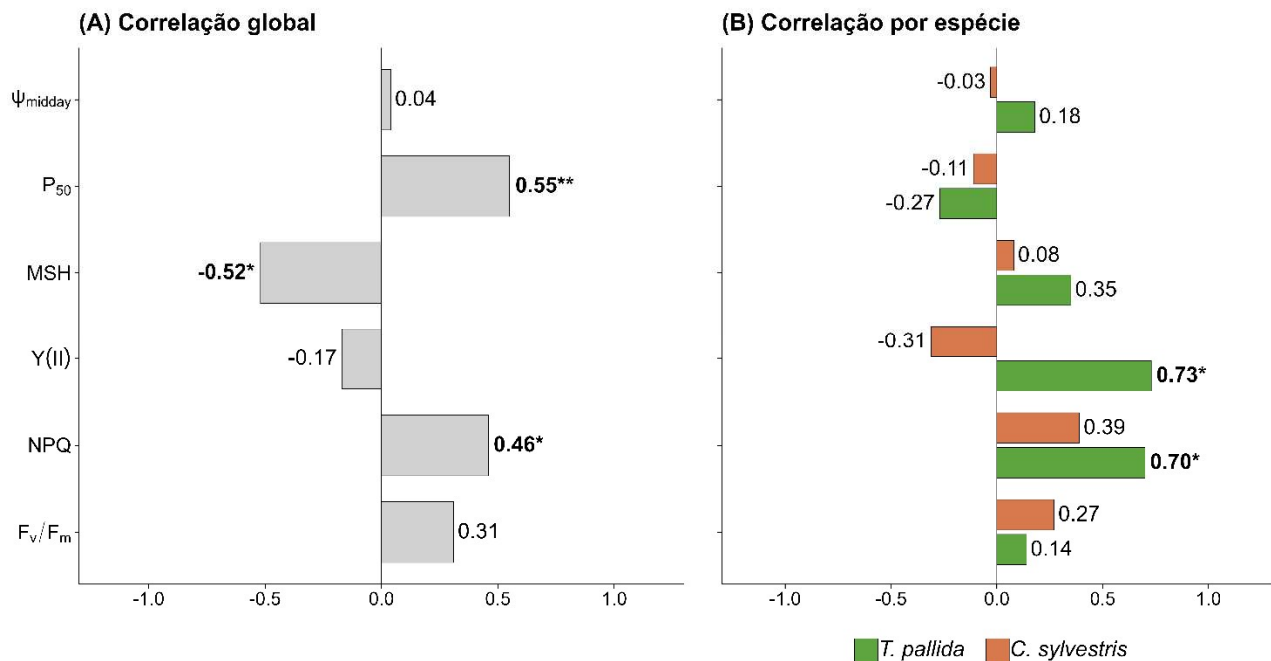


Na análise de correlação de Pearson considerando o conjunto total de indivíduos de *T. pallida* e *C. sylvestris*, observamos associação positiva significativa entre a abundância de regenerantes e os atributos P<sub>50</sub> ( $r = 0,55$ ;  $p = 0,01$ ) e NPQ ( $r = 0,46$ ;  $p = 0,04$ ), enquanto a margem de segurança hidráulica apresentou associação negativa ( $r = -0,52$ ;  $p = 0,02$ ) (Figura 19a). Quando analisadas individualmente, as espécies exibiram padrões distintos: em *T. pallida*, NPQ ( $r = 0,70$ ;  $p = 0,04$ ) e Y(II) ( $r = 0,73$ ;  $p = 0,02$ ) apresentaram correlações positivas mais pronunciadas com a abundância, embora apenas NPQ tenha permanecido significativo no modelo de regressão linear. Em *C. sylvestris*, o coeficiente de correlação para NPQ foi positivo ( $r = 0,39$ ), mas não significativo ( $p = 0,24$ ). Nenhum outro atributo apresentou correlação estatisticamente significativa (Figura 19b), o que é consistente com os resultados

obtidos nos modelos lineares, que tampouco indicaram efeitos significativos para essa espécie.

**Figura 19 - Correlação de Pearson entre atributos ecofisiológicos e abundância (ind. ha<sup>-1</sup>) das espécies. Barra verde = *T. pallida*, laranja = *C. sylvestris*.**

**Asterisco (\*) indica  $p < 0,05$ .**

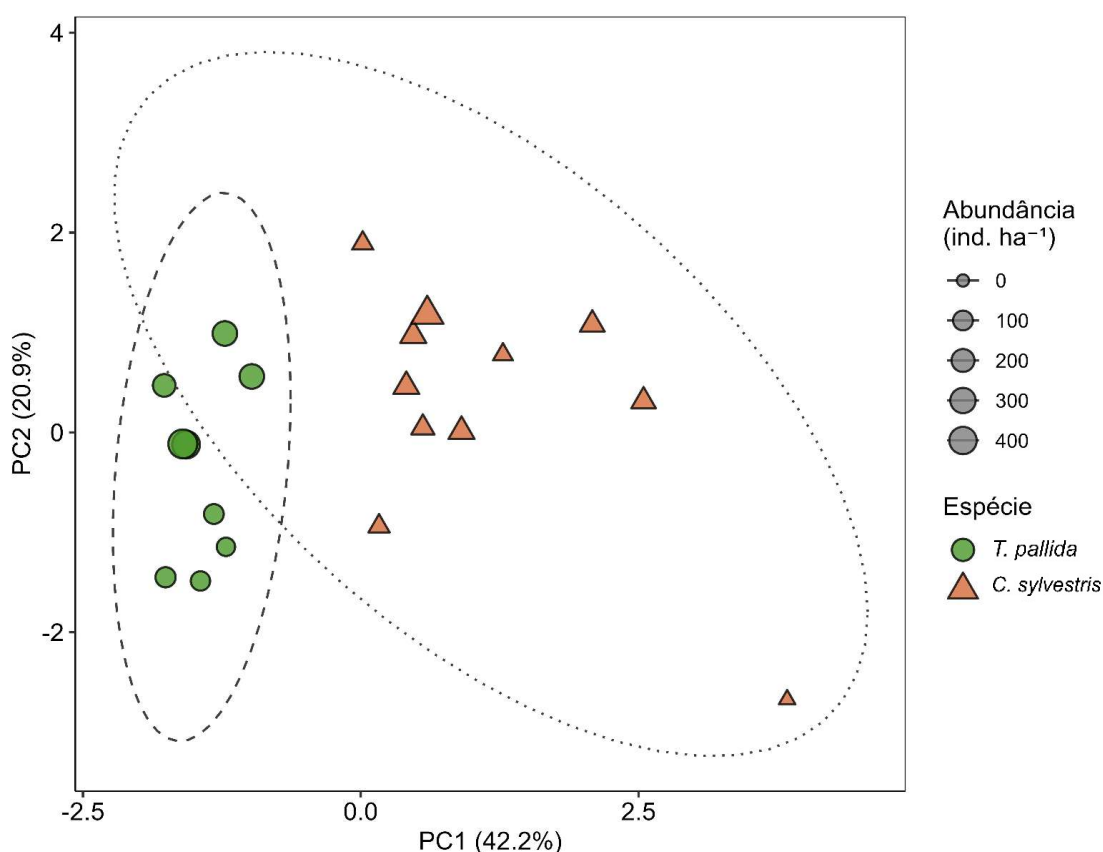


Em particular, a associação consistentemente positiva entre NPQ e abundância, globalmente e em ambas as espécies, sugere um papel funcional importante da dissipação não fotoquímica na tolerância ao estresse microclimático e no sucesso ecológico dos regenerantes. Por outro lado, a correlação negativa entre a margem de segurança hidráulica e abundância no conjunto global, contrário ao encontrado nas espécies de forma individualizada, reflete diferenças nas estratégias hidráulicas: *T. pallida* opera com margens de segurança hídrica mais reduzidas, enquanto *C. sylvestris* mantém valores mais elevados de margem de segurança hidráulica. Essa divergência acentua o efeito negativo dessa variável quando as espécies são analisadas em conjunto.

## 9.2. Gradiente funcional e PCA

A análise de componentes principais (PCA), aplicada aos seis atributos ecofisiológicos padronizados ( $\Psi_{\text{midday}}$ ,  $P_{50}$ , margem de segurança hidráulica,  $Y(\text{II})$ , NPQ e  $F_v/F_m$ ) dos regenerantes, mostrou que os dois primeiros componentes explicaram 63,1% da variância total (PC1 = 42,2%; PC2 = 20,9%) (Figura 20).

**Figura 20 - Distribuição dos indivíduos na PCA com base nos atributos ecofisiológicos. Os círculos verdes representam a espécie *Trichilia pallida* e os triângulos laranja representam *Casearia sylvestris*. O tamanho das figuras indica o gradiente de abundância (ind. ha<sup>-1</sup>), com tamanhos maiores correspondendo a maiores abundâncias.**

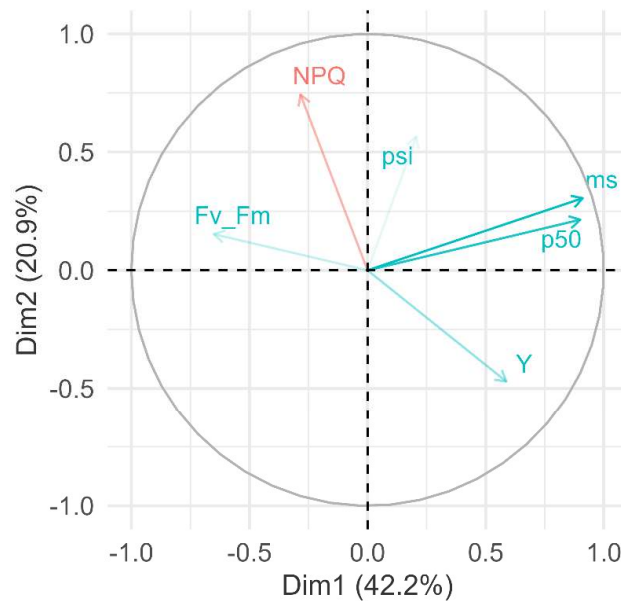


O PC1 sintetizou um gradiente funcional fortemente influenciado pela margem de segurança (loading = 0,572; contribuição: 32,7%) e  $P_{50}$  (0,566; 32,0%), seguidos por  $F_v/F_m$  (-0,409; 16,7%) e  $Y$  (0,369; 13,6%) (Figura 21). Isso evidencia que o PC1 representa um *trade-off* funcional entre resistência e eficiência hidráulica, com

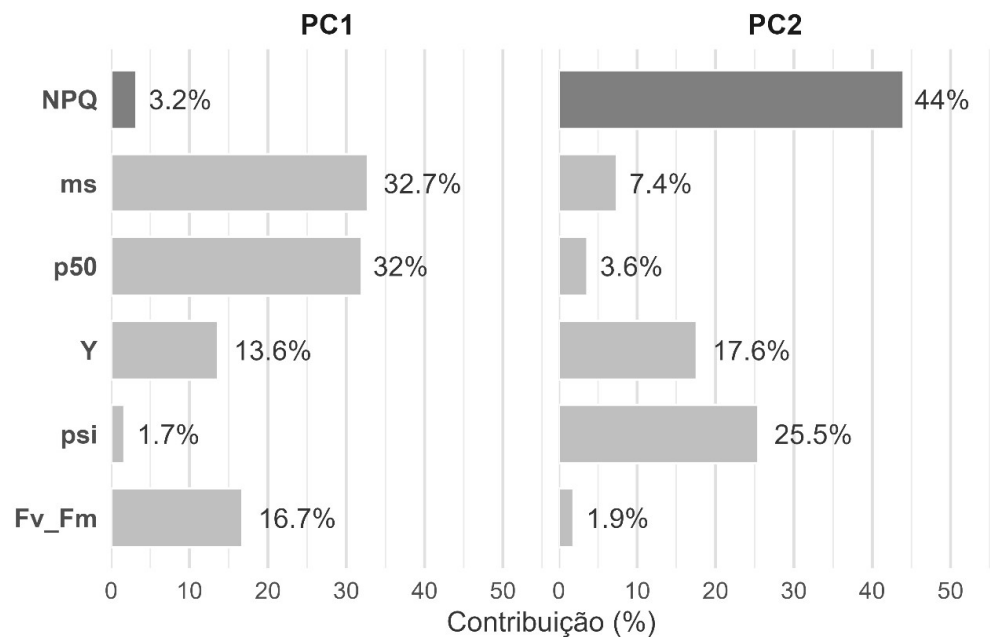
influência adicional de parâmetros fotossintéticos. Embora NPQ tenha sido um preditor consistente da abundância nas análises univariadas, ele não carregou fortemente em PC1, sua variação está mais representada nos outros eixos, como PC2, (Figura 21), cujo gradiente não se associou à abundância ( $\beta = +20,28$ ;  $p = 0,48$ ), indicando que NPQ tem relação direta e independente com a abundância, sem “competir” com outras variáveis em termos de variância conjunta.

**Figura 21 - Análise de Componentes Principais (PCA) baseada nos seis atributos ecofisiológicos avaliados. (A) Projeção das variáveis no plano definido pelos dois primeiros componentes principais (PC1 e PC2). (B) Contribuição percentual de cada atributo para a formação de PC1 e PC2. A variável NPQ está sutilmente destacada por sua relevância nos modelos de regressão.**

(A)



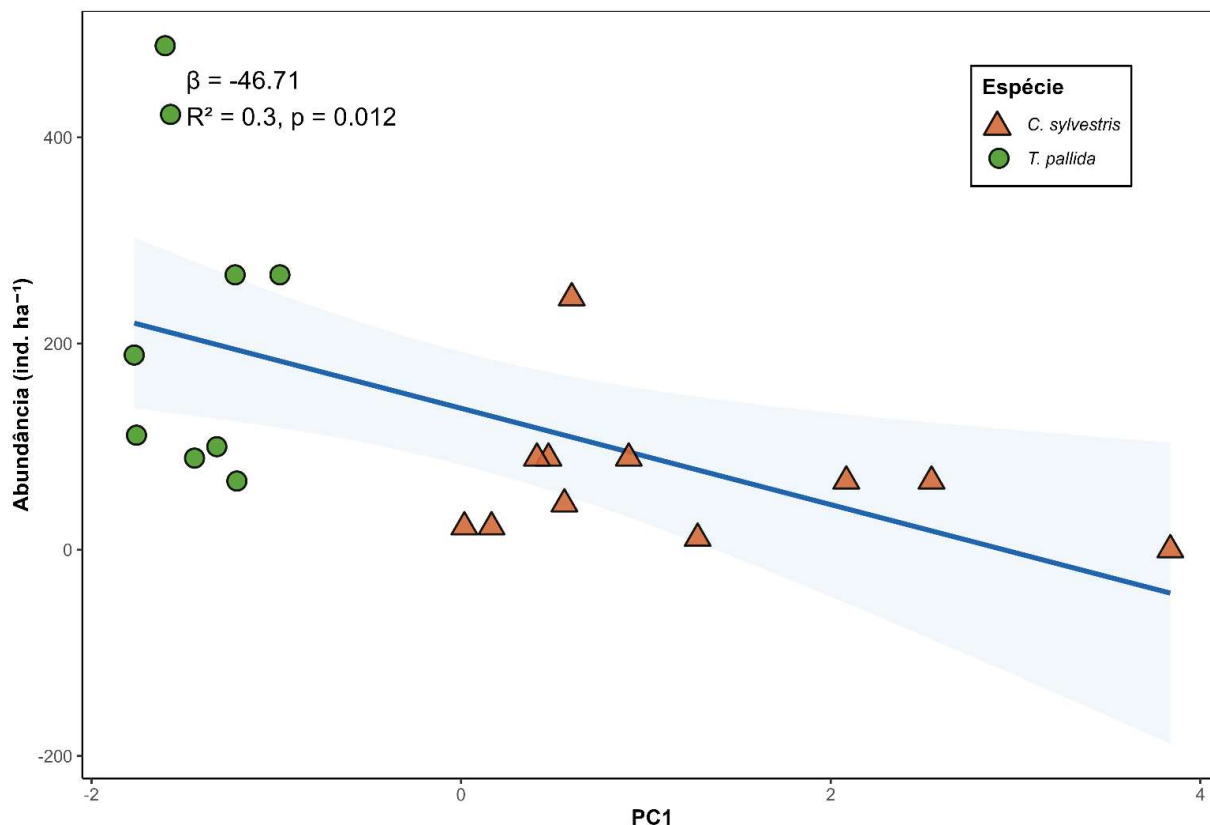
(B)



A regressão linear da abundância em função dos escores de PCA revelou que o PC1 foi significativamente associado à abundância das espécies ( $\beta = -46,71$ ,  $p =$

0,012,  $R^2 = 0,30$ ; Figura 22), enquanto o PC2 não foi significativo ( $\beta = +20,28$ ,  $p = 0,41$ ). Esse resultado indica que indivíduos com escores negativos de PC1, associados a valores mais baixos de  $P_{50}$  (isto é, menos negativos e, portanto, mais vulneráveis à embolia, considerando a inversão de sinal dessa variável na PCA) e menores valores de margem de segurança hidráulica, que dominaram a PC1 com 32% e 32,7% respectivamente (Figura 21b), tenderam a ocorrer em maior abundância nas parcelas estudadas. Por outro lado, o PC2 foi estruturado principalmente pela contribuição de NPQ (44%), seguido por  $\Psi_{\text{midday}}$  (25,5%) e  $Y(II)$  (17,6 %), refletindo um segundo gradiente funcional relacionado à dissipação de energia e estado hídrico foliar. Na PCA, o NPQ, que foi relevante nas análises univariadas, se destacou no segundo eixo (PC2), evidenciando maior associação a características fotossintéticas e menor relação com atributos hidráulicos agrupados no PC1. Tal padrão sugere que mecanismos relacionados à dissipação de energia térmica e à resistência ao embolismo contribuem de forma complementar para o desempenho das espécies, mas se manifestam de maneira independente no espaço multivariado da PCA, indicando que a abundância das espécies não pode ser explicada por poucas variáveis isoladas.

**Figura 22 - Relação linear entre o PC1 (gradiente funcional derivado da PCA) e a abundância (ind. ha<sup>-1</sup>) das espécies. Círculos verdes representam *Trichilia pallida* e triângulos laranja representam *Casearia sylvestris*.**



Investigamos a interação entre os componentes principais (PC1 e PC2) e a abundância de indivíduos das espécies *C. sylvestris* e *T. pallida*. Para *C. sylvestris*, não foram observadas relações estatisticamente significativas entre a abundância e os componentes principais PC1 ( $\beta = -15,28$ ,  $p = 0,42$ ,  $R^2 = 0,07$ ) e PC2 ( $\beta = 21,82$ ,  $p = 0,22$ ,  $R^2 = 0,16$ ). De forma semelhante, para *T. pallida*, não houve evidência de efeito significativo do PC1 sobre a abundância ( $\beta = -74,17$ ;  $p = 0,7378$ ;  $R^2 = 0,02$ ) e nem PC2 ( $\beta = 94,04$ ,  $p = 0,11$ ,  $R^2 = 0,32$ ). Apesar da ausência de significância estatística, esse último resultado sugere uma possível influência do gradiente ambiental representado por PC2 sobre a abundância de *T. pallida*, a ser melhor investigada em estudos com maior poder amostral, coerente com o que observamos na Figura 20.

### 9.2.1. Consistência entre espécies

Para avaliar se o gradiente funcional sintetizado em PC1 afeta a abundância de forma consistente entre as espécies, foi testada a interação entre PC1 e o fator espécie em modelo linear. A interação não foi significativa ( $p = 0,716$ ), indicando que a relação entre PC1 e abundância é semelhante para as espécies analisadas. O efeito principal de PC1 foi significativo ( $\beta = -46,71$ ;  $p = 0,012$ ;  $R^2$  ajustado = 0,26), enquanto o efeito principal do fator espécie não apresentou significância ( $p = 0,277$ ), evidenciando que o gradiente funcional sintetizado em PC1 explica a variação na abundância independentemente da identidade taxonômica, no caso deste estudo.

Em contraste, PC2 não se associou significativamente à abundância ( $p = 0,48$ ), e a interação PC2  $\times$  espécie também foi não significativa ( $p = 0,142$ ). Entretanto, o efeito principal da espécie foi significativo nesse modelo ( $p = 0,0014$ ), sugerindo variações interespecies na abundância independentes do gradiente funcional representado por PC2.

Esses resultados indicam que o gradiente funcional principal (PC1) exerce influência homogênea e consistente sobre a abundância das espécies, enquanto as variações capturadas por PC2 são divergentes entre espécies.

## 10. DISCUSSÃO

### 10.1. Papel funcional da dissipação não fotoquímica (NPQ) na abundância de regenerantes

A variável ecofisiológica que apresentou maior consistência e robustez nas análises foi a dissipação não fotoquímica, a NPQ, que se associou positivamente à abundância de regenerantes no conjunto geral de indivíduos e, de forma destacada, em *Trichilia pallida*. Essa associação foi estatisticamente significativa no modelo de

regressão linear para essa espécie, explicando 48,5% da variação em abundância. Esse padrão sugere que indivíduos com maior capacidade de dissipar o excesso de energia luminosa, por meio da NPQ, alcançam maior sucesso no estabelecimento. A NPQ é reconhecida como um mecanismo essencial de fotoproteção, atuando na preservação do aparato fotossintético sob alta irradiância e prevenindo danos oxidativos (Guimarães *et al.*, 2022). Parâmetros de fluorescência da clorofila *a*, como PIABS e PItotal, que se correlacionam funcionalmente com a NPQ, estão associados à capacidade fotossintética e à eficiência no uso de recursos como carbono, nutrientes e água (Guimarães *et al.*, 2022). Essa relação entre traços funcionais e sucesso no estabelecimento reforça a relevância de integrar tais conceitos na prática de restauração, orientando a seleção de espécies e o arranjo espacial das plantas para aumentar as chances de sucesso do projeto (Brançalion *et al.*, 2022).

Assim, a forte correlação positiva entre NPQ e abundância de *T. pallida* reforça a hipótese de que a fotoproteção eficiente confere vantagem adaptativa em ambientes sujeitos à maior variabilidade microclimática. A persistência dessa associação mesmo na análise global das espécies, mesmo com o número reduzido de espécies, reforça o papel funcional do NPQ como traço chave para o sucesso de regenerantes em áreas de restauração.

#### 10.2. Gradiente hidráulico e associação com abundância: o papel do PC1

A PCA aplicada aos seis atributos ecofisiológicos padronizados ( $\Psi_{\text{midday}}$ ,  $P_{50}$ , MS, Y(II), NPQ e Fv/Fm) revelou que os dois primeiros componentes explicaram conjuntamente 63,1% da variância total dos dados (PC1 = 42,2%; PC2 = 20,9%). Esse valor expressivo destaca a relevância dos traços selecionados para explicar o desempenho populacional dos regenerantes. O primeiro componente (PC1) sintetizou um gradiente funcional hidráulico, fortemente influenciado pela margem de segurança

hidráulica (MS; loading = 0,572; 32,7%) e pelo  $P_{50}$  (-0,566; 32,0%), além de incluir  $F_v/F_m$  e  $Y(II)$  com cargas menores.

A regressão da abundância em função do PC1 revelou uma associação negativa significativa, indicando que indivíduos com valores menos negativos de  $P_{50}$  (portanto mais vulneráveis à embolia) e menores margens de segurança hídrica tendem a ocorrer em maior abundância. Esse padrão sugere que, embora globalmente essas estratégias hidráulicas de maior risco estejam associadas a alta mortalidade (Anderegg *et al.*, 2016), neste contexto ecológico, estratégias menos conservadoras, que operam com margens hidráulicas estreitas, não apenas são viáveis, como parecem favorecer o sucesso demográfico local.

Apesar da expectativa de que maiores margens de segurança estariam associadas à maior sobrevivência, conforme demonstrado em estudos anteriores (Tavares *et al.*, 2023), os resultados observados indicam um padrão oposto, em especial para *T. pallida*, que opera com margem de segurança hidráulica reduzida. Isso corrobora o que foi apontado por Song *et al.* (2024), que discutem a variabilidade interespecies nas respostas a traços hidráulicos, e por Simioni *et al.* (2023), que observaram ampla variação funcional entre espécies coexistentes em savanas amazônicas.

### 10.3. Papel independente da NPQ no espaço funcional

O NPQ, que foi o destaque nas análises univariadas, apresentou carregamento mais relevante no segundo eixo da PCA (PC2), estruturado principalmente por NPQ (44%),  $\Psi_{\text{midday}}$  (25,5%) e  $Y(II)$  (17,6%), ou seja, NPQ compartilha menor covariância com os atributos hidráulicos dominantes na PC1, configurando um segundo gradiente funcional, possivelmente relacionado à capacidade de excesso dissipação de energia.

Esse padrão reforça que a dissipação de energia térmica e a resistência ao embolismo contribuem de forma independente mas complementar para o desempenho das espécies. Além disso, os resultados indicam que a abundância das espécies não pode ser explicada por poucas variáveis isoladas, já que algumas espécies, como *C. sylvestris*, apresentam respostas mais difusas em seu conjunto de atributos ecofisiológicos, o que torna necessário considerar múltiplas características simultaneamente para compreender padrões de desempenho e abundância. Entretanto, é importante destacar que o PC2 não se associou à abundância, o que reforça a interpretação de que o efeito da NPQ sobre a abundância é direto e não redundante com os principais *trade-offs* hidráulicos sintetizados no PC1.

Essa dissociação multivariada entre traços hidráulicos e fotoprotetores indica que a NPQ representa uma estratégia funcional complementar, operando de forma independente como mecanismo de tolerância a variações microclimáticas. Esse achado está em consonância com Guimarães *et al.* (2022), que destacam o papel de parâmetros de fluorescência da clorofila *a* (associados à fotoproteção como NPQ) como preditores do desempenho de plantas tropicais, especialmente sob condições ambientais variáveis de luz e temperatura.

#### 10.4. Diferenças interespecíficas: estratégias distintas de *T. pallida* e *C. sylvestris*

A comparação entre as espécies revelou padrões distintos de associação entre traços ecofisiológicos e abundância. Enquanto *T. pallida* apresentou associação significativa com NPQ e correlação positiva com Y(II), nenhum atributo foi estatisticamente significativo para *Casearia sylvestris*. Ainda assim, essa espécie apresentou uma tendência de correlação entre NPQ e abundância ( $r = 0,39$ ), embora não significativa. Essa tendência pode indicar que *C. sylvestris* requer condições mais extremas de estresse luminoso ou hídrico para expressar plenamente os mecanismos

fotoprotetores como a NPQ, ou que sua resposta funcional ocorre por meio de outro conjunto de traços não avaliados neste estudo.

De fato, *C. sylvestris* apresenta elevada plasticidade fenotípica, como demonstrado por Nascimento *et al.* (2023), que observaram que a espécie responde ao aumento da irradiância por meio de ajustes morfofisiológicos, como alterações na transpiração, condutância estomática, redução da área foliar específica e do conteúdo de clorofila. Tais modificações contribuem para seu estabelecimento inicial e sobrevivência em ambientes de luz moderada a alta, especialmente sob condições adequadas de água e nutrientes. Embora o estudo não investigue diretamente mecanismos fotoquímicos como a NPQ, foram registradas variações na eficiência quântica do fotossistema II ( $F_v/F_m$ ) e no quenching fotoquímico (qP), parâmetros também relacionados à dissipação de energia e aclimação fotossintética. Essa capacidade adaptativa é confirmada em outros níveis, incluindo variações na anatomia da madeira em resposta às condições hídricas de diferentes ecossistemas (Mota *et al.*, 2017) e diferenciações na composição química das folhas, que se altera de acordo com o bioma de ocorrência da planta (Bueno *et al.*, 2020). Essa plasticidade é evidenciada pela sua vasta distribuição: *C. sylvestris* é reconhecida como a espécie mais amplamente distribuída dentre as analisadas no gênero *Casearia*, sendo encontrada por todo o Neotrópico, abrangendo diversos habitats como florestas amazônicas, cerrados brasileiros e florestas secas (Mestier *et al.*, 2023). Esses resultados sugerem que a estabilidade demográfica de *C. sylvestris* pode decorrer de estratégias funcionais centradas na plasticidade morfofisiológica, que também incluem ajustes fotoquímicos como os avaliados neste estudo.

Essa diferenciação nas estratégias funcionais é coerente com Umaña & Swenson (2019), que destacam a força das relações entre traços e desempenho é

espécie-dependente. Os autores também observaram que, em alguns casos, a variação em eixos multivariados de traços funcionais (como os sintetizados por PCA) não se traduz em diferenças de crescimento, o que pode refletir um balanço entre custos e benefícios que resulta em desempenho semelhante ao longo de gradientes ambientais. Nesse contexto, a ausência de associação significativa entre os componentes principais da PCA e o crescimento, no caso do estudo de Umaña & Swenson (2019) e, no caso deste estudo, abundância por espécie reforça a ideia de que a identidade taxonômica influencia a forma como os traços se expressam funcionalmente, muitas vezes por meio de combinações mais difusas e multidimensionais, o que dificulta a construção de modelos preditivos simples, ainda assim o PC1 tenha efeito independente da espécie na análise global.

#### 10.5. Implicações ecofisiológicas e limitações do estudo

Os resultados obtidos reforçam que o sucesso de regenerantes em áreas de restauração é moldado por combinações distintas de traços funcionais, sendo a NPQ e os parâmetros hidráulicos ( $P_{50}$  e margem de segurança hidráulica) particularmente relevantes nesse contexto. A identificação de eixos funcionais que explicam conjuntamente 63,1% da variância total dos dados mostra que os atributos avaliados capturam dimensões importantes do funcionamento ecofisiológico das espécies estudadas. Além disso, o fato de a NPQ ter sido um preditor significativo independente dos eixos da PCA sugere que mecanismos de fotoproteção devem ser mais valorizados em estudos de desempenho funcional em regenerantes de florestas tropicais.

Por outro lado, a ausência de significância dos componentes principais para as espécies isoladamente pode indicar a influência de fatores não capturados pelos traços ecofisiológicos medidos, como variáveis edáficas, topográficas ou de distúrbio,

conforme sugerem Rahman *et al.* (2021). Além disso, a elevada variabilidade intraespecífica (Umaña & Swenson, 2019) e os potenciais efeitos de microsítio podem dificultar a visualização de padrões mais amplos, especialmente em estudos com número reduzido de espécies, como é o caso deste trabalho.

## 11. CONCLUSÕES

(1) *A abundância de regenerantes nas áreas em restauração está associada a atributos ecofisiológicos que conferem maior tolerância ao estresse abiótico?*

Nossa primeira hipótese foi parcialmente confirmada. Nossos resultados indicam que a abundância de regenerantes em áreas de restauração está seletivamente associada a mecanismos ecofisiológicos de tolerância ao estresse abiótico, embora essa associação não se manifeste de forma generalizada entre espécies e traços funcionais. A dissipação não fotoquímica (NPQ) foi o único atributo preditor individual significativo, explicando 48,5% da variação na abundância de *Trichilia pallida*. Este forte efeito ressalta a importância da fotoproteção ativa como adaptação a ambientes com alta luminosidade e variabilidade de condições microclimáticas, especialmente térmica. De forma complementar, o gradiente funcional hidráulico (PC1), sintetizando  $P_{50}$  e margem de segurança hidráulica, explicou 30% da variação na abundância total. Curiosamente, a direção do efeito do PC1 foi contrária à expectativa tradicional: a direção negativa inesperada desta relação, maior abundância associada a  $P_{50}$  menos negativo e margem de segurança reduzida, sugere vantagem competitiva de estratégias hidráulicas menos conservadoras em condições específicas de restauração. Notavelmente, a ausência de associações significativas para  $\Psi_{\text{midday}}$ ,  $F_v/F_m$  e  $Y(II)$ , bem como a não generalização do efeito da NPQ para *Casearia sylvestris*, indicam que: (i) a tolerância ao estresse manifesta-se via rotas fisiológicas distintas, não uniformes

entre traços; e (ii) fatores não mensurados (e.g., plasticidade morfofisiológica) podem mediar respostas em espécies com estratégias multidimensionais.

*(2) A relação entre os atributos fisiológicos e a abundância é consistente entre espécies, indicando que certos traços funcionais atuam como preditores robustos de dominância, independentemente da identidade taxonômica?*

A segunda hipótese foi parcialmente confirmada. O principal gradiente funcional (PC1), associado a traços hidráulicos, apresentou efeito consistente entre as espécies analisadas, explicando 30% da variação na abundância independentemente da espécie. Esta consistência revela que estratégias hidráulicas incluindo  $P_{50}$  mais negativo e margem de segurança reduzida conferiram maior abundância às espécies estudadas. No entanto, a associação significativa do NPQ com a abundância foi observada apenas para *T. pallida*, enquanto *C. sylvestris* não apresentou correlações significativas com os atributos fisiológicos analisados. Esse padrão reforça que, embora determinados eixos funcionais possam prever a abundância de forma geral, os mecanismos ecofisiológicos que conferem vantagem competitiva são, em parte, espécie-específicos. Portanto, a generalização de um único traço fisiológico como preditor de dominância não se sustenta neste contexto, sendo necessária a consideração da diversidade funcional e da plasticidade adaptativa das espécies em projetos de restauração ecológica. Projetos futuros devem: (i) priorizar combinações funcionais complementares e (ii) considerar nichos ecofisiológicos particulares.

## 12. REFERÊNCIAS

- ANDEREGG, W. R. L.; KLEIN, T.; BARTLETT, M. et al. Meta-analysis reveals that hydraulic traits explain cross-species patterns of drought-induced tree mortality across the globe. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, v. 113, p. 5024–5029, 2016.
- BIZUTI, D.; TANIWAKI, R.; SILVA, R. Influência da composição de espécies florestais no microclima de sub-bosque de plantios jovens de restauração. *Scientia Forestalis*, v. 44, p. 971–978, 2016.
- BRANCALION, P. H. S.; SIQUEIRA, L. P. de; AMAZONAS, N. T. et al. Ecosystem restoration job creation potential in Brazil. *People and Nature*, v. 00, p. 1–9, 2022.
- BUENO, P. C. P.; ABARCA, L. F. S.; ANHESINE, N. B. et al. Intraspecific chemical variability and biological activity of *Casearia sylvestris* from different Brazilian biomes. *Planta Med.*, v. 87, p. 148–159, 2021.
- CHOAT, B.; JANSEN, S.; BRODRIBB, T. J. et al. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature*, v. 491, p. 752–755, 2012.
- DAVIS, K. T.; DOBROWSKI, S. Z.; HOLDEN, Z. A. et al. Microclimatic buffering in forests of the future: the role of local water balance. *Ecography*, v. 42, n. 1, p. 1–11, 2019.
- FRANCO, J. R.; DAL PAI, E.; CONTES CALÇA, M. V. et al. Atualização da normal climatológica e classificação climática de Köppen para o município de Botucatu-SP. *Irriga*, v. 28, n. 1, p. 77–92, 2023.
- GUIMARÃES, Z. T. M.; SANTOS, V. A. H. F.; FERREIRA, M. J. Chlorophyll *a* fluorescence parameters are related to the leaf economics spectrum of tropical tree species in a mixed plantation. *Trees*, v. 36, p. 763–775, 2022.
- KALAJI, H. M.; SCHANSKER, G.; LADLE, R. J. et al. Frequently asked questions about in vivo chlorophyll fluorescence: practical issues. *Photosynthesis Research*, v. 122, n. 121, p. 121–158, 2014.
- LEBRIJA-TREJOS, E.; PÉREZ-GARCÍA, E. A.; MEAVE, J. A. et al. Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. *Ecology*, v. 91, p. 386–398, 2010.
- MANHÃES, A. P.; AMAZONAS, N. T.; PANSONATO, M. P. et al. The effects of nucleation and species functional traits on tree seedling performance in the early stage of ecological restoration. *Plant Ecology*, v. 225, n. 6, p. 569–581, 2024.

- MAPBIOMAS. Coleção 4 de mapas de cicatrizes de fogo no Brasil (1985–2024). *MapBiomass Fogo*, 2025. Disponível em: <https://brasil.mapbiomas.org/mapbiomas-fogo>. Acesso em: 05 set. 2025.
- MESTIER, A. de; LÜCKING, R.; GUTIERREZ, J. et al. Nested singletons in molecular trees: utility of adding morphological and geographical data from digitized herbarium specimens to test taxon concepts at species level in the case of *Casearia* (Salicaceae). *Ecology and Evolution*, v. 13, e9736, 2023.
- MOTA, G. S.; MELO, L. E. L.; RIBEIRO, A. O. et al. Características ecológicas da anatomia da madeira de *Casearia sylvestris* Sw. (Salicaceae) em três ecossistemas brasileiros. *Cerne*, v. 23, p. 445–453, 2017.
- NASCIMENTO, N. F.; ARAUJO, M. M.; AIMI, S. C. et al. Morphophysiological dynamics of *Casearia sylvestris* seedlings under different natural irradiation conditions. *Australian Journal of Crop Science (AJCS)*, v. 17, p. 308–318, 2023.
- OLIVEIRA, R. S.; COSTA, F. R. C.; VAN BAALEN, E. et al. Embolism resistance drives the distribution of Amazonian rainforest tree species along hydro-topographic gradients. *New Phytologist*, v. 221, p. 1457–1465, 2019.
- PEREIRA, L.; BITTENCOURT, P. R. L.; PACHECO, V. S. et al. The Pneumatron: an automated pneumatic apparatus for estimating xylem vulnerability to embolism at high temporal resolution. *Plant, Cell & Environment*, v. 43, p. 131–142, 2020.
- PÉREZ-HARGUINDEGUY, N.; DÍAZ, S.; GARNIER, E. et al. Corrigendum to: new handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 2016.
- PONTES, D. M. F.; ENGEL, V. L.; PARROTTA, J. A. Forest structure, wood standing stock, and tree biomass in different restoration systems in the Brazilian Atlantic Forest. *Forests*, v. 10, p. 588, 2019.
- POORTER, L.; CRAVEN, D.; JAKOVAC, C. C. et al. Multidimensional tropical forest recovery. *Science*, v. 374, n. 6573, p. 1507–1510, 2021.
- R CORE TEAM. R: A language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2024.

- RAHMAN, A. U.; KHAN, S. M.; AHMAD, Z. et al. Impact of multiple environmental factors on species abundance in various forest layers using an integrative modeling approach. *Global Ecology and Conservation*, v. 29, e01712, 2021.
- SIMIONI, G.; TANIWAKI, R. H.; SCHNEIDER, L. C. et al. Physiological responses of tree species in tropical restoration plantations under water stress conditions. *Forest Ecology and Management*, v. 530, 120596, 2023.
- SONG, C.; FU, Y.; ZHU, S.; XU, W.; YE, Q.; YUAN, W. Linkages between stem vulnerability curves and tree demography and their implications for plant physiological modeling. *Tree Physiology*, v. 44, n. 7, p. tpae078, jul. 2024.
- TAVARES, J. V.; OLIVEIRA, R. S.; MENCUCCINI, M. et al. Basin-wide variation in tree hydraulic safety margins predicts the carbon balance of Amazon forests. *Nature*, v. 617, p. 111–117, 2023.
- TOLEDO-ACEVES, T.; TRUJILLO-MIRANDA, A. L.; LÓPEZ-BARRERA, F. Tree regeneration in active and passive cloud forest restoration: functional groups and timber species. *Forest Ecology and Management*, v. 489, p. 119050, 2021.
- UMAÑA, M. N.; SWENSON, N. G. Intraspecific variation in traits and tree growth along an elevational gradient in a subtropical forest. *Oecologia*, v. 191, p. 153–164, 2019.
- VON ARX, G.; CANTONATI, M.; CRONBERG, N. et al. Influence of forest structure on microclimate and its effects on biodiversity in forests. *Forest Ecology and Management*, v. 307, p. 119–131, 2013.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

Esta dissertação integrou dados estruturais, microclimáticos e ecofisiológicos para investigar como diferentes modelos de restauração influenciam a modulação das condições microclimáticas e a resposta ecofisiológica de espécies regenerantes da Floresta Estacional Semidecidual. Após mais de duas décadas de implantação, os resultados revelam que as áreas restauradas ainda não reproduzem integralmente as funções reguladoras de florestas maduras, especialmente no que se refere à atenuação de extremos de condições microclimáticas e ao suporte de respostas fisiológicas menos estressantes para a regeneração natural.

O desacoplamento parcial entre estrutura da vegetação e modulação microclimática indica que métricas tradicionais, como o Índice de Área Foliar (IAF), não são suficientes, por si só, para garantir condições ambientais favoráveis à fisiologia das plantas. Observou-se, por exemplo, que áreas restauradas com IAF total elevado ainda apresentaram temperaturas mais altas, menor umidade relativa e maior déficit de pressão de vapor em comparação à floresta de referência.

Nesse contexto, os parâmetros ecofisiológicos analisados, especialmente a atividade fotoquímica ( $F_v/F_m$ ,  $Y(II)$  e NPQ) e o potencial hídrico foliar ( $\Psi_{\text{midday}}$ ), mostraram-se indicadores sensíveis das condições impostas pelos diferentes modelos de restauração. A dissipação não fotoquímica (NPQ), em particular, foi consistentemente maior nas áreas mais expostas, destacando a importância de mecanismos ativos de fotoproteção frente ao estresse térmico e luminoso. A forte associação entre valores elevados de NPQ e a abundância de *Trichilia pallida* sugere que a capacidade de dissipar o excesso de energia luminosa pode conferir vantagem competitiva em ambientes restaurados com maior radiação e temperatura.

Adicionalmente, a disponibilidade hídrica do solo, sobretudo em solos arenosos como os da Área 2, é potencialmente um fator importante na manutenção do status hídrico das plantas. Apesar de condições atmosféricas mais secas, os sistemas restaurados apresentaram maior conteúdo de água no solo e potenciais hídricos foliares menos negativos do que a floresta de referência, sugerindo que a água disponível no solo superficial exerce influência mais direta sobre a fisiologia das plantas do que o microclima atmosférico per se.

A análise funcional revelou que atributos hidráulicos, como o  $P_{50}$  e a margem de segurança hidráulica (MS), explicam parte da variação na abundância das espécies regenerantes. Entretanto, de forma contrária ao esperado para ambientes sob estresse hídrico, espécies com menor resistência ao embolismo (valores menos negativos de  $P_{50}$ ) e margens hidráulicas estreitas foram associadas a maior abundância, especialmente em áreas restauradas. Esses resultados indicam que estratégias hidráulicas menos conservadoras podem ser favorecidas em contextos em que a limitação hídrica é atenuada por características edáficas ou microtopográficas, refletindo uma flexibilidade adaptativa relevante para a abundância sob diferentes condições de restauração.

Os achados deste trabalho evidenciam que o sucesso funcional da restauração não depende exclusivamente da recuperação da estrutura da vegetação, mas da integração entre atributos estruturais, microclimáticos e funcionais. A ausência de um padrão único de traços funcionalmente vantajosos reforça a importância de se considerar a diversidade de estratégias ecológicas no planejamento, execução e monitoramento da restauração. A abordagem integrativa aqui empregada contribui para o entendimento dos mecanismos ecológicos subjacentes à regeneração natural,

oferecendo subsídios para o aprimoramento de estratégias mais eficazes e resilientes de restauração ecológica em formações sazonais da Mata Atlântica.

Ressalto, no entanto, que esta perspectiva técnica deve ser acompanhada por uma reflexão crítica sobre os fins e os valores que orientam a restauração, bem como acrescentar uma reflexão que emerge da minha trajetória pessoal ao longo desta pesquisa. O contato direto com ações de restauração e, sobretudo, com cenários climáticos catastróficos, como as queimadas ocorridas no Brasil em 2024, levou-me a compreender que o sucesso técnico deve dialogar com questões mais amplas sobre o sentido e os fins da restauração. Incluí no Apêndice A algumas reflexões sobre essa dimensão socioambiental não abordada no escopo metodológico deste trabalho, mas que considero fundamental para uma compreensão integrada do nosso papel enquanto pesquisadores e agentes da transformação ambiental. Para que essas estratégias sejam, de fato, bem-sucedidas, é preciso definir, em âmbito nacional e social, qual é o objetivo último da restauração, pois essa definição reconfigura por completo o próprio conceito de “sucesso”.

## REFERÊNCIAS

- AUSSENAC, G. Interactions between forest stands and microclimate: Ecophysiological aspects and consequences for silviculture. *Annals of Forest Science*, v. 57, p. 287–301, 2000.
- BIZUTI, D.; TANIWAKI, R.; SILVA, R. Influência da composição de espécies florestais no microclima de sub-bosque de plantios jovens de restauração. *Scientia Forestalis*, v. 44, p. 971–978, 2016.
- BONAN, G. *Ecological climatology*. 3. ed. New York: Cambridge University Press, 2016.
- BRASIL. Ministério do Meio Ambiente. *Planaveg: Plano Nacional de Recuperação da Vegetação Nativa*. Brasília, 2017.
- BROWN, S.; ZARIN, D. What does zero deforestation mean? *Science*, v. 342, p. 805–807, 2013.
- CARUSO, A.; CHEFDOR, F.; DEPIERREUX, C. et al. Physiological characterization and identification of genes differentially expressed in response to drought induced by PEG 6000 in *Populus canadensis* leaves. *Journal of Plant Physiology*, v. 165, p. 932–941, 2008.
- CHOAT, B.; BRODRIBB, T. J.; BRODERSEN, C. R. et al. Triggers of tree mortality under drought. *Nature*, v. 558, p. 531–539, 2018.
- DAVIS, K. T.; DOBROWSKI, S. Z.; HOLDEN, Z. A. et al. Microclimatic buffering in forests of the future: The role of local water balance. *Ecography*, v. 42, n. 1, p. 1–11, 2019.
- ENGEL, V. L.; PARROTTA, J. A. Definindo a restauração ecológica: tendências e perspectivas mundiais. In: KAGEYAMA, P. Y. et al. (org.). *Restauração ecológica de ecossistemas naturais*. Botucatu: Fundação de Estudos e Pesquisas Agrícolas e Florestais, 2008.
- FAO; IUCN; CEM; SER. *Principles for ecosystem restoration to guide the United Nations Decade 2021–2030*. FAO, 2021.
- FREY, S. J. K.; HADLEY, A. S.; JOHNSON, S. L. et al. Spatial models reveal the microclimatic buffering capacity of old-growth forests. *Science Advances*, v. 2, n. 4, p. e1501392, 2016.

- GANN, G.; MCDONALD, T.; WALDER, B. et al. *International principles and standards for the practice of ecological restoration*. 2. ed. Washington, D.C.: Society for Ecological Restoration, 2019.
- GAVINET, J.; VILAGROSA, A.; CHIRINO, E. et al. Hardwood seedling establishment below Aleppo pine depends on thinning intensity in two Mediterranean sites. *Annals of Forest Science*, v. 72, p. 999–1008, 2015.
- GAVITO, M. E.; PAZ, H.; BARRAGÁN, F. et al. Indicators of integrative recovery of vegetation, soil and microclimate in successional fields of a tropical dry forest. *Forest Ecology and Management*, v. 479, p. 0378-1127, 2021.
- GEIGER, R.; ARON, R. H.; TODHUNTER, P. *The climate near the ground*. 5. ed. Braunschweig: Vieweg, 1995.
- GÖTZENBERGER, L.; DE BELLO, F.; BRUUN, H. H. et al. Ecological assembly rules in plant communities-approaches, patterns and prospects. *Biological Reviews*, v. 87, n. 1, p. 111–127, 2012.
- GRISCOM, B. W.; ASHTON, M. S. Restoration of dry tropical forests in Central America: a review of pattern and process. *Forest Ecology and Management*, v. 261, n. 10, p. 1564–1579, 2011.
- HARB, A.; KRISHNAN, A.; AMBAVARAM, M. M. R. et al. Molecular and physiological analysis of drought stress in *Arabidopsis* reveals early responses leading to acclimation in plant growth. *Plant Physiology*, v. 154, p. 1254–1271, 2010.
- HARDWICK, S. R.; TOUMI, R.; PFEIFER, M. et al. 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*, v. 201, p. 187–195, 2015.
- HILDERBRAND, R. H.; WATTS, A. C.; RANDLE, A. M. The myths of restoration ecology. *Ecology and Society*, v. 10, n. 1, p. 1–12, 2005.
- INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA (IBGE). Bases e referenciais geográficos: malhas de setores censitários, 2010. Rio de Janeiro: IBGE, 2015.
- IPBES. Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services. 2019.
- INTERNATIONAL UNION FOR CONSERVATION OF NATURE (IUCN). The Bonn Challenge. 2020.

- KOLLMANN, J.; MEYER, S. T.; BATEMAN, R. et al. Integrating ecosystem functions into restoration ecology-recent advances and future directions. *Restoration Ecology*, v. 24, p. 1–9, 2016.
- KRAFT, N. J. B.; ADLER, P. B.; GODOY, O. et al. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology*, v. 29, p. 592–599, 2015.
- LEBRIJA-TREJOS, E.; PÉREZ-GARCÍA, E. A.; MEAVE, J. A. et al. Environmental changes during secondary succession in a tropical dry forest in Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, v. 27, p. 477–489, 2011.
- LIN, C.; GENTINE, P.; HUANG, Y. et al. Diel ecosystem conductance response to vapor pressure deficit is suboptimal and independent of soil moisture. *Agricultural and Forest Meteorology*, v. 250–251, p. 24–34, 2018.
- LORTIE, C.; BROOKER, R.; CHOLER, P. et al. Rethinking plant community theory. *Oikos*, v. 107, p. 433–438, 2004.
- MEIJIDE, A.; BADU, C. S.; MOYANO, F. et al. Impact of forest conversion to oil palm and rubber plantations on microclimate and the role of the 2015 ENSO event. *Agricultural and Forest Meteorology*, v. 252, p. 208–219, 2018.
- MYERS, J. A.; HARMS, K. E. Seed arrival and ecological filters interact to assemble high-diversity plant communities. *Ecology*, v. 90, n. 3, p. 676–687, 2009.
- PEREIRA, J. A. A.; DE OLIVEIRA-FILHO, A. T.; EISENLOHR, P. V. et al. Human impacts affect tree community features of 20 forest fragments of a vanishing neotropical hotspot. *Environmental Management*, p. 1–12, 2014.
- PEREIRA, R. H. M.; GONÇALVES, C. N. geobr: download official spatial data sets of Brazil. Versão 1.9.1, 2024.
- PÉREZ-HARGUINDEGUY, N.; DÍAZ, S.; GARNIER, E. et al. New handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, v. 61, n. 3, p. 167–234, 2013.
- POORTER, L.; WRIGHT, S. J.; PAZ, H. et al. Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forests. *Ecology*, v. 89, p. 1908–1920, 2008.
- REY BENAYAS, J. M.; NEWTON, A. C.; DÍAZ, A. et al. Enhancement of biodiversity and ecosystem services by ecological restoration: a meta-analysis. *Science*, v. 325, p. 1121–1124, 2009.

- RISSANEN, K.; MARTIN-GUAY, M. O.; RIOPEL-BOUVIER, A. S. et al. Light interception in experimental forests affected by tree diversity and structural complexity of dominant canopy. *Agricultural and Forest Meteorology*, v. 278, p. 0168–1923, 2019.
- SANTIAGO, L. S.; DE GUZMAN, M. E.; BARALOTO, C. et al. Coordination and trade-offs among hydraulic safety, efficiency and drought avoidance traits in Amazonian rainforest canopy tree species. *New Phytologist*, v. 218, p. 1015–1024, 2018.
- SIMIONI, P. F.; EMILIO, T.; GILES, A. L. et al. Anatomical traits related to leaf and branch hydraulic functioning on Amazonian savanna plants. *AoB Plants*, v. 15, n. 3, 2023.
- SUGANUMA, M. S.; DURIGAN, G. Indicators of restoration success in riparian tropical forests using multiple reference ecosystems. *Restoration Ecology*, v. 23, n. 3, p. 238–251, 2015.
- TROPEK, R.; SEDLÁČEK, O.; BECK, J. et al. Comment on “High-resolution global maps of 21st-century forest cover change”. *Science*, v. 344, p. 981, 2014.
- VIOLLE, C.; NAVAS, M.-L.; VILE, D. et al. Let the concept of trait be functional! *Oikos*, v. 116, p. 882–892, 2007.
- VON ARX, G.; GRAF PANNATIER, E.; THIMONIER, A. et al. Microclimate in forests with varying leaf area index and soil moisture: Potential implications for seedling establishment in a changing climate. *Journal of Ecology*, v. 101, p. 1201–1213, 2013.
- WALLACE, K. J.; LAUGHLIN, D. C.; CLARKSON, B. D. Exotic weeds and fluctuating microclimate can constrain native plant regeneration in urban forest restoration. *Ecological Applications*, v. 27, p. 1268–1279, 2017.
- XU, X.; PENG, G.; WU, C. et al. Drought inhibits photosynthetic capacity more in females than in males of *Populus cathayana*. *Tree Physiology*, v. 28, p. 1751–1759, 2008.

## APÊNDICE A – Restaurar o quê? Restaurar para quem? O que buscamos na restauração?

**Área da Cuesta Paulista atingida por queimadas no ano de 2024, próxima à área experimental onde este estudo foi desenvolvido - Botucatu/SP.**



**Fonte:** Acontece Botucatu (2024)<sup>2</sup>.

*Diante do cenário de uma das áreas mais conservadas da Cuesta Paulista consumida pelo fogo, tão próxima de onde desenvolvemos a pesquisa, e que, após a queimada, está sendo restaurada, não pude evitar um questionamento. Reconheço a necessidade atual e pragmática de se usar os instrumentos do mercado para financiar a restauração. Mas será que, ao utilizar os próprios instrumentos do mercado, não estamos, ainda que com boas intenções, servindo a mesma lógica que degradou esses ambientes? Quando o carbono vira crédito, os ecossistemas passam a "prestar serviços" e a restauração vira mera compensação, não estamos apenas criando um paradoxo perigoso: financiar a cura com a mesma doença que causou o mal? Talvez estejamos em um cenário onde a possibilidade de restaurar sirva para justificar novas destruições, onde os mecanismos se tornem um mero paliativo, uma "licença para poluir". Novamente, reconheço o valor pragmático dessas ferramentas, mas é precisamente esse poder que exige nossa vigilância crítica. Talvez a verdadeira restauração ecológica precise começar por desaprender a ver a Terra como um simples recurso, e reaprender a vê-la como tecido vivo do qual somos parte. A partir dessa nova visão, o sucesso, portanto, deve ser avaliado pela verdadeira recuperação da funcionalidade ecológica e não pela lógica transacional de créditos ou serviços.*

(João Paulo Rodrigues Leite)

---

<sup>2</sup> Estudo da Unesp de Botucatu avalia impactos de queimadas em fazenda na Cuesta Paulista". Acontece Botucatu, Botucatu, SP, 18 outubro 2024. Disponível em: <https://acontecebotucatu.com.br/cidade/estudo-da-unesp-de-botucatu-avalia-impactos-de-queimadas-em-fazenda-na-cuesta-paulista/> Acesso em: 15/09/2025.

**APÊNDICE B - Caracterização estrutural da vegetação nas áreas de restauração e florestas de referência, considerando os diferentes tratamentos. Valores de área basal, altura máxima, altura média e desvio padrão da altura da vegetação.**

A área basal foi obtida a partir de um inventário conduzido por Bomfim (2025)<sup>3</sup>, enquanto os valores para as florestas de referência foram complementados com estimativas de Machado (2016). As métricas LiDAR foram obtidas por meio de sobrevoos realizados nas Áreas 1 e 2 ao final da estação chuvosa (março).

| Área   | Tratamentos               | Área Basal (média)<br>m <sup>2</sup> .ha <sup>-1</sup> | Altura máxima (média)<br>m | Altura média (média)<br>m | Desvio padrão da altura (médio)<br>m |
|--------|---------------------------|--------------------------------------------------------|----------------------------|---------------------------|--------------------------------------|
| Área 1 | Floresta de referência    | 29,8 ± 8,9 *                                           | 16,2 ± 2,59                | 7,29 ± 0,98               | 2,76                                 |
|        | Alta diversidade          | 27,4 ± 11,9                                            | 16,4 ± 1,75                | 9,25 ± 2,16               | 3,01                                 |
|        | Consórcio madeira e lenha | 23,2 ± 2,2                                             | 18,4 ± 2,57                | 11,1 ± 2,43               | 3,07                                 |
|        | Semeadura direta          | 45,6 ± 12,4                                            | 19,5 ± 1,40                | 12,7 ± 2,05               | 3,41                                 |
| Área 2 | Floresta de referência    | 23,5 ± 0,07 *                                          | 16,0 ± 1,57                | 8,81 ± 0,52               | 2,93                                 |
|        | Alta diversidade          | 20,3 ± 2,2                                             | 19,5 ± 2,03                | 10,8 ± 2,62               | 4,50                                 |
|        | Consórcio madeira e lenha | 18,1 ± 4,8                                             | 17,7 ± 2,28                | 10,9 ± 1,67               | 3,57                                 |
|        | Semeadura direta          | 37,0 ± 6,7                                             | 21,6 ± 1,89                | 13,9 ± 2,80               | 5,95                                 |

\* Valores de área basal estimados com base no estudo de Machado (2016) realizado nas mesmas florestas de referência.

<sup>3</sup> Dados não publicados obtidos por Bomfim (2025), referentes a estudo em andamento.

**APÊNDICE C - Síntese dos valores máximos, mínimos e desvio padrão das variáveis ecofisiológicas (Fv/Fm, Y(II), NPQ e  $\Psi_{\text{midday}}$ ) para cada espécie (CS = *Casearia sylvestris*; TC / TP = *Trichilia clausenii* / *Trichilia pallida*), tratamentos (REF = floresta de referência; DIV = alta diversidade; CML = consórcio madeira e lenha; SEM = semeadura direta) e áreas de estudo (Área 1 e Área 2). Os dados apresentam a amplitude de variação intraespecífica dentro de cada combinação de tratamento e área.**

| Variável<br>ecofisiológica | Espécie | Tratamento | Valores máximo, mínimo e desvio padrão |                       |
|----------------------------|---------|------------|----------------------------------------|-----------------------|
|                            |         |            | Área 1                                 | Área 2                |
| Fv/Fm                      | CS      | REF        | 0,818 – 0,669 ± 0,048                  | 0,788 – 0,765 ± 0,010 |
|                            |         | DIV        | 0,797 – 0,687 ± 0,042                  | 0,807 – 0,615 ± 0,077 |
|                            |         | CML        | 0,842 – 0,606 ± 0,076                  | 0,807 – 0,703 ± 0,032 |
|                            |         | SEM        | 0,791 – 0,712 ± 0,029                  | 0,807 – 0,655 ± 0,053 |
|                            | TC / TP | REF        | 0,813 – 0,770 ± 0,012                  | 0,815 – 0,662 ± 0,054 |
|                            |         | DIV        | 0,819 – 0,720 ± 0,032                  | 0,808 – 0,671 ± 0,051 |
|                            |         | CML        | 0,824 – 0,755 ± 0,026                  | 0,798 – 0,706 ± 0,031 |
|                            |         | SEM        | 0,807 – 0,699 ± 0,044                  | 0,780 – 0,685 ± 0,034 |

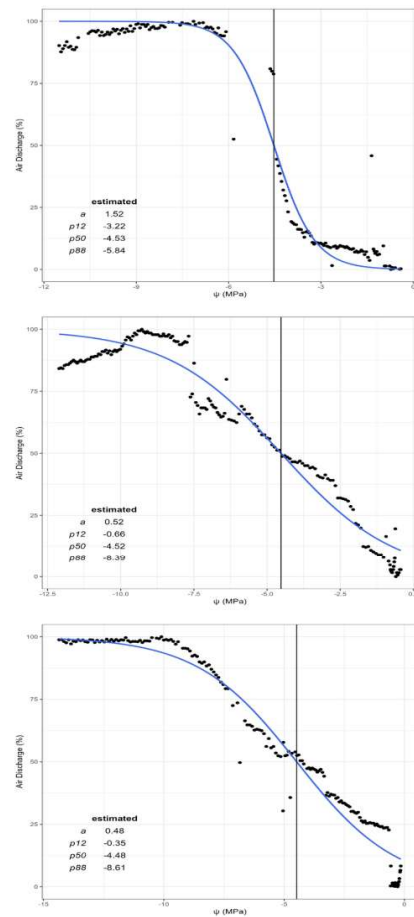
|       |         |     |                           |                           |
|-------|---------|-----|---------------------------|---------------------------|
| Y(II) | CS      | REF | $0,044 - 0,017 \pm 0,009$ | $0,013 - 0,002 \pm 0,005$ |
|       |         | DIV | $0,043 - 0,015 \pm 0,011$ | $0,039 - 0,023 \pm 0,006$ |
|       |         | CML | $0,042 - 0,000 \pm 0,015$ | $0,055 - 0,010 \pm 0,013$ |
|       |         | SEM | $0,030 - 0,015 \pm 0,006$ | $0,327 - 0,014 \pm 0,130$ |
|       | TC / TP | REF | $0,043 - 0,005 \pm 0,013$ | $0,014 - 0,000 \pm 0,004$ |
|       |         | DIV | $0,060 - 0,012 \pm 0,015$ | $0,056 - 0,016 \pm 0,013$ |
|       |         | CML | $0,059 - 0,005 \pm 0,024$ | $0,050 - 0,013 \pm 0,014$ |
|       |         | SEM | $0,044 - 0,005 \pm 0,014$ | $0,041 - 0,014 \pm 0,009$ |
| NPQ   | CS      | REF | $2,160 - 1,095 \pm 0,341$ | $1,843 - 1,271 \pm 0,245$ |
|       |         | DIV | $2,492 - 1,542 \pm 0,368$ | $2,870 - 1,303 \pm 0,514$ |
|       |         | CML | $2,354 - 0,731 \pm 0,501$ | $2,263 - 1,609 \pm 0,201$ |
|       |         | SEM | $1,943 - 1,541 \pm 0,165$ | $2,156 - 0,861 \pm 0,474$ |
|       | TC / TP | REF | $2,204 - 0,669 \pm 0,606$ | $1,966 - 1,122 \pm 0,228$ |
|       |         | DIV | $2,307 - 1,448 \pm 0,313$ | $2,567 - 1,881 \pm 0,285$ |

|                        |         |     |                             |                             |
|------------------------|---------|-----|-----------------------------|-----------------------------|
| $\Psi_{\text{midday}}$ |         | CML | $2,136 - 0,507 \pm 0,662$   | $2,583 - 1,186 \pm 0,404$   |
|                        |         | SEM | $2,239 - 1,382 \pm 0,347$   | $2,644 - 1,792 \pm 0,315$   |
|                        | CS      | REF | $-1,950 - -3,275 \pm 0,445$ | $-1,525 - -2,450 \pm 0,425$ |
|                        |         | DIV | $-2,050 - -3,475 \pm 0,484$ | $-1,350 - -2,650 \pm 0,548$ |
|                        |         | CML | $-2,450 - -3,200 \pm 0,243$ | $-1,450 - -2,650 \pm 0,370$ |
|                        |         | SEM | $-1,600 - -3,050 \pm 0,586$ | $-0,850 - -2,700 \pm 0,512$ |
|                        | TC / TP | REF | $-2,525 - -3,875 \pm 0,405$ | $-1,450 - -3,300 \pm 0,481$ |
|                        |         | DIV | $-2,200 - -3,050 \pm 0,261$ | $-1,025 - -2,150 \pm 0,454$ |
|                        |         | CML | $-1,875 - -3,025 \pm 0,413$ | $-1,400 - -2,700 \pm 0,447$ |
|                        |         | SEM | $-1,575 - -2,575 \pm 0,417$ | $-1,125 - -2,400 \pm 0,463$ |

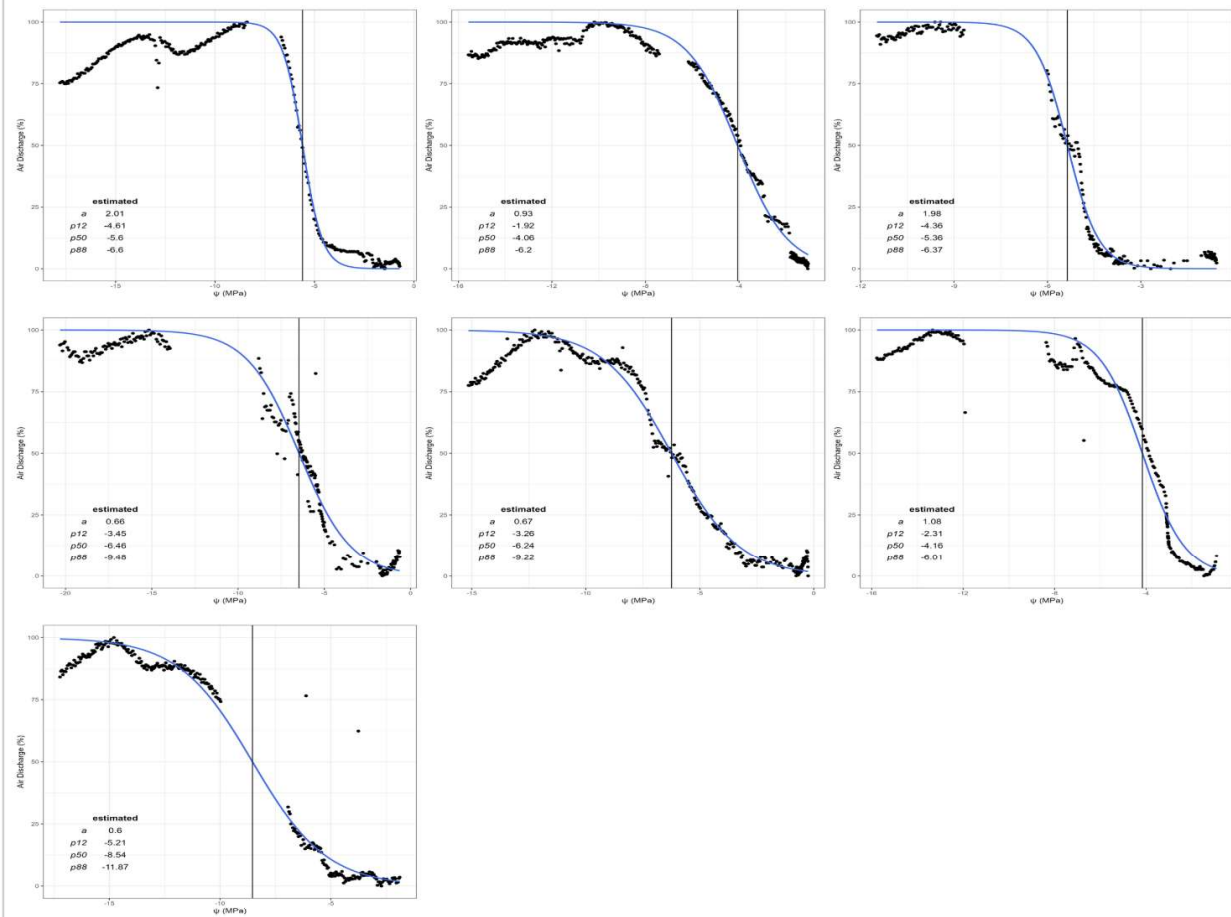
## APÊNDICE D - Curvas de vulnerabilidade do xilema ( $P_{50}$ ) de *Casearia sylvestris* em florestas de referência e área de restauração

### *Casearia sylvestris*

#### Referência



#### Restauração



**APÊNDICE E - Curvas de vulnerabilidade do xilema ( $P_{50}$ ) de *Trichilia pallida* em florestas de referência e área de restauração**

