

UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS E ENGENHARIAS PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS FLORESTAIS

PATRÍCIA BORGES DIAS

RESILIÊNCIA DO BANCO DE SEMENTES DO SOLO DE FLORESTA ESTACIONAL SEMIDECIDUAL FRENTE ÀS MUDANÇAS CLIMÁTICAS

JERÔNIMO MONTEIRO

PATRÍCIA BORGES DIAS

RESILIÊNCIA DO BANCO DE SEMENTES DO SOLO DE FLORESTA ESTACIONAL SEMIDECIDUAL FRENTE ÀS MUDANÇAS CLIMÁTICAS

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais do Centro de Ciências Agrárias e Engenharias da Universidade Federal do Espírito Santo, como parte das exigências para obtenção do Título de Doutora em Ciências Florestais, na Área de Concentração Ciências Florestais.

Orientadora: Sustanis Horn Kunz Coorientadores: José Eduardo Macedo Pezzopane João Paulo Fernandes Zorzanelli Talita Miranda Teixeira Xavier

JERÔNIMO MONTEIRO

Ficha catalográfica disponibilizada pelo Sistema Integrado de Bibliotecas - SIBI/UFES e elaborada pelo autor

Dias, Patrícia Borges, 1994-

D541r

RESILIÊNCIA DO BANCO DE SEMENTES DO SOLO DE FLORESTA ESTACIONAL SEMIDECIDUAL FRENTE ÀS MUDANÇAS CLIMÁTICAS / Patrícia Borges Dias. - 2023. 122 f. : il.

Orientadora: Sustanis Horn Kunz. Coorientadores: José Eduardo Macedo Pezzopane, João Paulo Fernandes Zorzanelli, Talita Miranda Teixeira Xavier.

Tese (Doutorado em Ciências Florestais) - Universidade Federal do Espírito Santo, Centro de Ciências Agrárias e Engenharias.

 Crise climática. 2. Emergência de plântulas. 3. Emissão de CO2. 4. Estresse oxidativo. 5. Déficit hídrico. I. Kunz, Sustanis Horn. II. Pezzopane, José Eduardo Macedo. III. Zorzanelli, João Paulo Fernandes. IV. Xavier, Talita Miranda Teixeira. V. Universidade Federal do Espírito Santo. Centro de Ciências Agrárias e Engenharias. VI. Título.

CDU: 630*38

RESILIÊNCIA DO BANCO DE SEMENTES DO SOLO DE FLORESTA ESTACIONAL SEMIDECIDUAL FRENTE ÀS MUDANÇAS CLIMÁTICAS

Patrícia Borges Dias

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais do Centro de Ciências Agrárias e Engenharias da Universidade Federal do Espírito Santo, como parte das exigências para obtenção do Título de Doutora em Ciências Florestais, na Área de Concentração Ciências Florestais.

Aprovada em 16 de fevereiro de 2023.

Documento assinado digitalmente MICHELLIA PEREIRA SOARES Data: 02/03/2023 13:37:56-0300 Verifique em https://verificador.iti.br Prof[®]. Dr[®]. Michellia Pereira Soares (Examinadora externa) Instituto Federal do Norte de Minas Gerais Documento assinado digitalm JOAO PAULO DE SOUZA Data: 02/03/2023 12:52:39-0300 Verifique em https://verificaclor.iti.br govbr Prof. Dr. João Paulo de Souza (Examinador externo) Universidade Federal de Vicosa Vareun Prof. Dr. Marcelo Schramm Miélke (Examinador externo) Universidade Estadual de Santa Cruz Documento assinado digitalmente COVOT HENRIQUE MACHADO DIAS Data: 06/03/2023 09:27:05-0300 Verifique em https://verificador.iti.br Prof. Dr. Henrique Machado Dias (Examinador interno) Universidade Federal do Espírito Santo tanis toon lim3 Prof^a. Dr^a. Sustanis Horn Kunz (Orientadora) Universidade Federal do Espírito Santo

Aos meus pais, Selma e Eustáquio (*in memoriam*), e minha irmã, Thayssa, por acreditarem nos meus sonhos e não medirem esforços para que eu pudesse conquistá-los. À minha Tia Nely (*in memoriam*), que lutou bravamente pela vida e sempre me acolheu com tanto carinho. Dedico.

AGRADECIMENTOS

Em março de 2017 dei início a uma nova etapa da minha vida. Entrei pela primeira vez na Universidade Federal do Espírito Santo (UFES) e por aqui concluí meu mestrado. Hoje, fevereiro de 2023, realizo mais um sonho: defendo minha tese de doutorado. Muito além de títulos, ao longo desses anos eu cresci como pessoa e profissional. Chego até aqui com a certeza que não estive e não estou sozinha, cheguei, por ter ao meu lado as pessoas que encontrei pelo caminho. Eu tenho tanto a agradecer e a tantas pessoas diferentes que talvez seja impossível nominar todas elas, mas, vou tentar.

Foi um período atípico, com a pandemia da covid-19 veio uma nova realidade de vivência, com o medo e as incertezas do que nos aguardava. Perdemos vidas, vimos famílias serem destruídas e pessoas desacreditarem na ciência.

Durante esses quatro anos, eu me lembro de cada instante de fé, de oração e das vezes que conversei com Deus. Eu agradecia a oportunidade e pedia pra conseguir chegar nesse momento com saúde, perto dos meus e com o coração tranquilo. Ele não me desamparou! Foi Ele que me conduziu, sustentou diante as minhas fraquezas e me trouxe até aqui com a intercessão de Nossa Senhora.

Agradeço à minha família, em especial a minha mãe Selma, razão de tudo que sou, que mesmo com a distância, nunca deixou de me apoiar e incentivar a buscar os meus objetivos. Sei que oração de mãe tem poder e eu acredito na força que as orações de mainha tiveram sobre mim. À minha irmã, Thayssa, por toda amizade, força e encorajamento. Vocês são minha base e espelho para a vida, lidar com a saudade e estar longe em momentos tão especiais, foi a parte mais difícil, mas, tenho certeza que isso só fortaleceu o nosso laço.

À minha orientadora, Sustanis Kunz, que me encorajou desde a aprovação e confiou em mim para realizar esse desafio que foi meu doutorado, sem medir esforços para me auxiliar na execução de todo o estudo. Com seu jeito único de lidar com as coisas, transmitiu conhecimento além do científico. Aos meus coorientadores. José Eduardo Pezzopane, apesar da sua estatura e seu jeito direto me deixar receosa nas primeiras conversas, foi um paizão ao longo de toda pesquisa e sem sua acolhida e ensinamentos não seria possível. João Paulo Zorzanelli, por todo suporte e atenção para comigo, principalmente por entender minhas inúmeras fotos para ajuda na identificação das espécies. Talita Xavier, por dividir todo o período de experimento, até o CO₂ (rs), apoiar, auxiliar nas análises e zelar a nossa rotina. Vocês foram fundamentais em todo processo e são exemplos de profissionais. Obrigada pelo apoio, confiança, paciência e relação harmoniosa que tivemos.

À banca examinadora pela disponibilidade em avaliar a minha tese e realizar suas contribuições, de forma a enriquecer este estudo. João Paulo de Souza e Marcelo Mielke, tenho

certeza que a bagagem de conhecimento de vocês será de grande valia. Michellia Soares e Henrique Dias, que gratificante é poder reunir todos os meus orientadores (graduação, mestrado e doutorado) em prol de valiosas contribuições e saber da relação sólida que construímos.

Ao Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio), na pessoa da Augusta Gonçalves, chefe da Floresta Nacional de Pacotuba e a toda equipe da FLONA, principalmente ao Davi e ao Binda, que além de todo apoio com uma excelente estrutura para a realização da coleta dos dados, foram a campo e ajudaram muito.

Aos meus colegas e amigos que me ajudaram nos campos, análises estatísticas e da casa de vegetação, elaboração de mapas e até mesmo a carregar as bandejas para que fosse possível tirar as fotos com o drone: Davi, Binda, Rayane, Kézia, Amanda, Jéssica, Robert, Naiara, Matheus, Aline, Talita, Elbya, Lara, Elayne, João Vitor, Williana, Francielle, Jacqueline, Marcelo, Nívea, Carem, Mariana, Fernanda, João Ucella, Victor e Vinícius. A ajuda de todos foi muito importante para que tudo desse certo.

Aos meus grandes amigos, Lhoraynne Gomes e Rodrigo Gorsani, que mesmo longe não hesitaram em quebrar a cabeça junto comigo no "R", com chamadas de vídeo, independente do horário e dia.

Aos amigos do NUPEMASE, núcleo o qual tenho a honra em participar e conviver com pessoas maravilhosas: Denyse, Thaís, Gabi, Carem, Robert, Thessa, Jéssica, Renan, Tannure, Victor, Gabriel, Vinícus, Cássia, Carlos Eduardo, Hivo, Joana e tantos outros que já passaram. A convivência com vocês fez dos meus dias mais alegres.

Aos amigos do LMEF, meu segundo laboratório: Talita, João Victor, Elayne, Aline, Elbya, Lara, Williana, Genilda, Carol e Meg. Obrigada por toda acolhida, companheirismo e ensinamentos compartilhados.

Ao "Prédio Amarelinha" e todos que passaram por lá durante todos esses anos: Rayane, Sabrina, Paulo, Thiago, Jéssica, Robert, Marcelo, Fernanda, Henrique, Léo e Gabriel. Em especial à Aline, a pessoa que mais convivi nos últimos seis anos. Minha companheira do apt. 202, de alegrias e de surtos, que bom que temos uma à outra. Somos família!

Ao Matheus, que além de palavras me apoiou com ações desde o início, indo a campo, construindo as estruturas de madeira que as bandejas ficaram, me ajudando em análises e várias vezes a pesar e irrigar o banco de sementes aos fins de semanas e feriados. A toda sua família, Sirlei, Hailson, Bruna e D. Zenilda, por todo acolhimento.

À Universidade Federal do Espírito Santo, ao Departamento de Ciências Florestais e da Madeira, especialmente ao Programa de Pós-graduação em Ciências Florestais, pela oportunidade e a todos os servidores que exercem suas funções com maestria. À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES), pela concessão da bolsa de estudos – código de financiamento 001 (Portaria nº 206/2018 – DOU). E à Fundação de Amparo a Pesquisa do Espírito Santo (FAPES) e o Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo financiamento parcial do projeto (Edital FAPES/CNPq Nº 11/2019).

Aos demais amigos apresentados pela Pós e por Jerônimo Monteiro.

Aos amigos de Minas Gerais que seguem torcendo por mim.

Foi um caminho longo, de crescimento e muita gratidão (muita mesmo). Eu tive sorte de passar pelos lugares que passei, viver os momentos que vivi, encontrar amigos, orientadores, professores e servidores que encontrei. Cada um, de maneira única, me ajudou nesta jornada.

Muito obrigada!

LISTA DE TABELAS

LISTA DE FIGURAS

Figura 1.1 Fluxograma de todas as etapas metodológicas realizadas no capítulo I desta tese. Fonte: a autora
Figura 1.2 Localização da Floresta Nacional de Pacotuba, Espírito Santo, Brasil (a), Cachoeiro de Itapemirim (b), FLONA de Pacotuba (c). Fonte: a autora
Figura 1.3 Gabarito de madeira utilizado para coleta (a); bandeja plástica contendo solo coletado na Floresta Nacional de Pacotuba com banco de sementes (b) e o controle automatizado dos ambientes das casas de vegetação (c), onde foram alocadas o banco de sementes do solo do remanescente de Floresta Estacional Semidecidual, ES, Brasil. Fonte: a autora
Figura 1.4 Distribuição das bandejas (a) e crescimento dos indivíduos (b) do banco de sementes do solo do remanescente de Floresta Estacional Semidecidual, Floresta Nacional de Pacotuba, ES, Brasil, em bancadas de metal preparadas para redução da radiação solar. Fonte: a autora52
Figura 1.5 Distribuição dos sensores Type T Thermocouple (a) e detalhe da instalação (b) no banco de sementes do solo do remanescente de Floresta Estacional Semidecidual, Floresta Nacional de Pacotuba, ES, Brasil, em bancadas de metal preparadas para redução da radiação solar. Fonte: a autora
Figura 1.6 Coleta das fotos utilizando a câmera termográfica (a) e detalhes da foto obtida (b) do banco de sementes do solo do remanescente de Floresta Estacional Semidecidual, Floresta Nacional de Pacotuba, ES, Brasil. Fonte: a autora
Figura 1.7 Variação horária da temperatura média do ar e déficit de pressão de vapor (DPV), durante o período experimental (14 de junho de 2021 a 13 de novembro de 2021) para os cenários atual (Cur) e futuro (RCP8.5) no interior da casa de vegetação climatizada. Fonte: a autora
Figura 1.8 Concentração de dióxido de carbono (CO ₂) durante todo o período amostral (14 de junho de 2021 a 13 de novembro de 2021) para os cenários atual (Cur) e futuro (RCP8.5) no interior da casa vegetação climatizada. Fonte: a autora
Figura 1.9 Temperatura superficial do solo ao longo do dia (a) e temperatura média horária do solo a 2 cm de profundidade (b) ao longo do experimento do banco de sementes do solo do remanescente de Floresta Estacional Semidecidual, Floresta Nacional de Pacotuba, ES, Brasil, em casa de vegetação climatizada. Fonte: a autora
Figura 1.10 Consumo total de água (evapotranspiração) acumulado durante todo o período experimental do banco de sementes do solo do remanescente de Floresta Estacional

Figura 1.11 Germinação nos ambientes estudados do banco de sementes do solo após 155 dias. Floresta Estacional Semidecidual, na Floresta Nacional de Pacotuba, ES, Brasil. Cur: cenário

Semidecidual, Floresta Nacional de Pacotuba, ES, Brasil. Fonte: a autora......60

atual sem restrição hídrica; Cur WR: cenário atual com restrição hídrica; RCP8.5: cenário futuro sem restrição hídrica; RCP8.5 WR: cenário futuro com restrição hídrica. Fonte: a autora......61

Figura 1.15 T Teste não paramétrico de Kruskal-Wallis (p<0,05) do número de indivíduos dos quatro ambientes estudados (Cur, Cur_WR, RCP8.5 e RCP8.5_WR). Floresta Estacional Semidecidual, na Floresta Nacional de Pacotuba, ES, Brasil. Cur: cenário atual sem restrição hídrica; Cur WR: cenário atual com restrição hídrica; RCP8.5: cenário futuro sem restrição hídrica; RCP8.5 WR: cenário futuro com restrição hídrica. Fonte: a autora.......71

Figura 2.2 Espécies germinadas do banco de sementes do solo do remanescente de Floresta Estacional Semidecidual na Floresta Nacional de Pacotuba, ES, Brasil, sob cenários de mudanças climáticas escolhidas para realização das análises ecofisiológicas. (a) *Solanum*

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL	14 16
1. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	20
1.1 Mudanças climáticas x florestas estacionais	20
1.2 Impactos das mudancas climáticas no banco de sementes do solo	23
1.3 Mudancas climáticas e a ecofisiologia das plantas	
2. REFERÊNCIAS	
CAPÍTULO I – BANCO DE SEMENTES DO SOLO DE FLORESTA EST	FACIONAL
SEMIDECIDUAL EM CENÁRIOS DE MUDANÇAS CLIMÁTICAS	
RESUMO	45
ABSTRACT	46
1. INTRODUÇAO	
2. MATERIAL E METODOS	
2.1 Area de estudo	49
2.2 Coleta dos dados 2 3 Definição dos cenários climáticos	
2.5 Dennição dos cenarios enniarcos	
2.5 Área foliar e produção de massa seca	
2.6 Análise de dados	58
3. RESULTADOS	59
3.1. Temperatura do solo e consumo de água	59
3.2. Composição e diversidade do banco de sementes do solo	60
3.3. Área foliar e produção de massa seca	69
3.4 Similaridade Florística	71
4. DISCUSSÃO	73
4.1. Temperatura do solo e consumo de água	74
4.2. Composição e diversidade do banco de sementes	74
4.3. Área foliar e produção de massa seca	74
4.4 Similaridade Florística	78
5. CONCLUSÕES	78
6. REFERÊNCIAS	78
	NANCO DE
CAPITULO II – ECUFISIOLOGIA DE ESPECIES GERMINADAS DO E SEMENTES DO SOLO DE ELODESTA ESTACIONAL EDENTE ÀS M	SANCO DE
CLIMÁTICAS	IUDANÇAS 86
RESUMO.	
ABSTRACT	
1. INTRODUÇÃO	
2. MATERIAL E MÉTODOS	90
2.1 Coleta dos dados	92
2.1.1 Aspectos ecofisiológicos	93
2.1.1.2 Trocas gasosas foliares	93
2.1.1.3 Fluorescência da clorofila	93
2.1.1.4 Potencial hídrico foliar	94
2.1.1.5 Temperatura foliar	94
2.1.1.6 Índice de estresse hídrico (Crop Water Stress Index - CWSI)	94

2.1.2 Determinação da atividade enzimática	
2.1.3 Determinação de pigmentos e carboidratos	
2.2. Área foliar e produção de massa seca	
2.3 Análise de dados	
3. RESULTADOS	
4. DISCUSSÃO	
5. CONCLUSÕES	
6. REFERÊNCIAS	
CONCLUSÕES GERAIS	

INTRODUÇÃO GERAL

As mudanças climáticas são capazes de influenciar significativamente a distribuição geográfica de espécies da flora em todo o mundo. Além disso, as florestas tropicais estão alterando sua composição florística e demais características, provavelmente, devido a mudanças nas condições ambientais como a alteração da precipitação e o aumento gradativo da temperatura e concentração atmosférica de dióxido de carbono ([CO₂]) (IPCC, 2013; MEIR et al., 2015; VAN DER SANDE et al., 2019). As previsões para o final do século XXI mostram que a [CO₂] pode chegar a 936 ppm (MEINSHAUSEN et al., 2011), o que causará um aumento da temperatura do ar de 1,0 a 3,7 °C (IPCC, 2014) e alterações na distribuição espacial e temporal da precipitação (LEE; BOYCE, 2010). Especialistas alertam para a fragmentação e degradação de habitat que podem causar consequências potencialmente graves globalmente em relação à crise climática (CORLETT et al., 2020) em função do aumento na liberação de CO₂ para atmosfera.

As florestas estacionais por sua vez, por meio dos processos de captura e armazenamento de carbono, ajudam a mitigar ações associadas às mudanças climáticas e são importantes reservatórios de carbono acima e abaixo do solo (BECKNELL et al., 2012, DEXTER et al., 2015; GAVITO et al., 2018). Ao contrário do que se espera, as florestas mais secas podem responder mais negativamente às mudanças no clima do que as florestas mais úmidas (AGUIRRE-GUTIÉRREZ et al., 2019). Uma possível explicação para isso é o fato de as florestas estacionais já estarem sob alto estresse ambiente, devido aos recursos hídricos limitados em algumas épocas do ano e, portanto, um ambiente mais seco que o normal, pode leva-las para mais próximo de seu limite climático (ALLEN et al., 2017). Porém, os mecanismos que promovem a resiliência desses ecossistemas tropicais ainda não são totalmente compreendidos (CIEMER et al., 2019), sendo o ajustamento e os impactos para essas mudanças na composição, biodiversidade e saúde ecológica das florestas estacionais pouco estudados (SUNDERLAND et al., 2015).

Mais especificamente, a persistência do banco de sementes do solo, germinação, crescimento e sobrevivência das plântulas, podem ser afetados com distintos cenários climáticos (OOI, 2012; BOUCHER et al., 2020). A mudança de regime de temperatura, disponibilidade hídrica e frequência de incêndio em habitats naturais, podem alterar o período da perda da dormência, tempo de germinação e persistência das sementes, resultando em mudanças na dinâmica populacional e composição da comunidade (WALCK et al., 2011; BASKIN; BASKIN, 2014; JIMÉNEZ-ALFARO et al., 2016).

As plantas, de modo geral, têm os processos fisiológicos afetados pela disponibilidade de água no solo e [CO₂], no entanto, essas alterações podem ser maiores ou menores. Sob déficit hídrico, por exemplo, reduzem a difusão do CO₂ para o interior da folha e, assim, diminui a fotossíntese, além da diminuição da condutância estomática para controlar a transpiração e, consequentemente, aumentam a eficiência do uso da água (GUO et al., 2010; NÓIA JÚNIOR et al., 2019). Com o aumento da [CO₂] mantém uma alta difusão de CO₂ da atmosfera para o interior da folha, mantendo a fotossíntese em níveis altos suficientemente para aumentar a eficiência do uso da água (NÓIA JÚNIOR et al., 2019). Em elevadas temperaturas, no entanto, as plântulas tendem a apresentar efeito negativo no seu estabelecimento e sobrevivência uma vez que, taxas mais elevadas de evapotranspiração em condições mais quentes diminuem a disponibilidade de água e a absorção de nutrientes (CALDEIRA et al., 2014; IBÁÑEZ et al., 2017).

Além da dormência, as características das sementes também desempenham um papel crítico no momento da germinação das sementes em resposta à fatores ambientais (SAATKAMP et al., 2019). Sementes recalcitrantes, aquelas que não sobrevivem à secagem após a maturação, são mais comuns em espécies nativas de climas tropicais úmidos, e ao serem eliminadas estão hidratadas e com o metabolismo ativo, geralmente, germinando rapidamente e formando bancos de plântulas (LONG et al., 2015). Entretanto, algumas sementes recalcitrantes podem sobreviver por vários meses em condições úmidas devido a dormência ou o retardamento na germinação (PINA-RODRIGUES; FIGLIOLIA, 2005; JAYASURIYA et al., 2010). Em condições de perigo, espera-se que as populações evitem ou distribuam o risco por meio de características de persistência, que permitem a sobrevivência das sementes ortodoxas (tolerantes à dessecação) até que o meio seja favorável para germinação e estabelecimento das mudas (SAATKAMP et al., 2019).

Dessa forma, sabendo que o banco de sementes do solo é um reservatório de biodiversidade e garantia de resiliência da floresta, o estudo do banco de sementes é um importante indicador de resiliência ecológica, pois sugere a capacidade de regeneração de uma área frente a algum distúrbio natural ou antrópico (MAGNAGO et al., 2012, GIORIA et al., 2020). Compreender, então, os mecanismos precursores da resiliência da germinação e a capacidade de germinar sob estresse hídrico (BOCHET et al., 2007; METZ et al., 2018) pode melhorar os resultados da restauração por meio da semeadura de sementes (JIMÉNEZ-ALFARO et al., 2016) e identificar onde a recuperação de florestas possivelmente obterá mais sucesso (METZ et al., 2018).

Além disso, essa compreensão pode nortear ações de mitigação aos impactos das mudanças climáticas na dinâmica de remanescentes de florestas estacionais na Mata Atlântica, pois a longevidade do banco de sementes nesses ambientes é fundamental (OOI, 2012). Estudos sobre a relação entre as mudanças climáticas e as plantas, nas suas diversas formas, são importantes pois pouco se conhece sobre como essas alterações climáticas afetarão as espécies florestais, principalmente as de ambientes tropicais (SUN et al., 2017; TAN et al., 2017; FAUSET et al., 2019). Assim, o conhecimento sobre a germinação de sementes somados a análises fisiológicas é necessário para predição de como as florestas responderão às pressões ambientais atuais e futuras (OOI, 2012).

Neste sentido, conhecer os efeitos da crise climática sobre o banco de sementes do solo, além de permitir uma compreensão mais aprofundada sobre o futuro das florestas estacionais, diante dos cenários previstos, irá auxiliar na conservação do ecossistema com ineditismos para subsídios de propostas conservacionistas, uma vez que o banco de sementes é um dos mecanismos que garante a perpetuidade da vegetação. Assim, o objetivo deste estudo foi avaliar a influência das mudanças climáticas sobre o banco de sementes do solo em um remanescente de Floresta Estacional Semidecidual. Para isso, as seguintes hipóteses foram testadas: (i) o banco de sementes responderá à crise climática modificando sua composição e densidade de espécies; e (ii) a ecofisiologia das plântulas será influenciada pelas diferentes condições climáticas impostas.

Deste modo, visando responder às hipóteses acima, este trabalho foi dividido em dois capítulos. No primeiro foi analisado a composição e estrutura do banco de sementes do solo de uma Floresta Estacional Semidecidual em cenários de mudanças climáticas. No segundo foi abordado sobre a ecofisiologia de espécies germinadas do banco de sementes do remanescente florestal em condições de mudanças climáticas.

REFERÊNCIAS

AGUIRRE-GUTIÉRREZ, J.; OLIVERAS, I.; RIFAI, S.; FAUSET, S.; ADU-BREDU, S.; AFFUM-BAFFOE, K.; ... KRAFT, N. J. Drier tropical forests are susceptible to functional changes in response to a long-term drought. **Ecology letters**, v. 22, n. 5, p. 855-865, 2019.

ALLEN, K.; DUPUY, J. M.; GEI, M. G.; HULSHOF, C.; MEDVIGY, D.; PIZANO, C.; ... WARING, B. G. Will seasonally dry tropical forests be sensitive or resistant to future changes in rainfall regimes?. **Environmental Research Letters**, v. 12, n. 2, p. 023001, 2017.

BASKIN, C. C.; BASKIN, J. M. A revision of Martin's seed classification system, with particular reference to his dwarf-seed type. **Seed Science Research**, v. 17, n. 1, p.11-20, 2007.

BECKNELL, J. M.; KUCEK, L. K.; POWERS, J. S. Aboveground biomass in mature and secondary seasonally dry tropical forests: A literature review and global synthesis. **Forest Ecology and Management**, v. 276, p. 88-95, 2012.

BOCHET, E.; GARCÍA-FAYOS, P.; ALBORCH, B.; TORMO, J. Soil water availability effects on seed germination account for species segregation in semiarid roadslopes. **Plant and Soil**, v. 295, n. 2, p. 179-191, 2007.

BOUCHER, D. et al. How climate change might affect tree regeneration following fire at northern latitudes: a review. **New Forests**, p. 1-29, 2020.

CALDEIRA, M. C. et al. Direct and indirect effects of tree canopy facilitation in the recruitment of M editerranean oaks. **Journal of applied ecology**, v. 51, n. 2, p. 349-358, 2014.

CARMO, F. M. S. et al. Germinação do banco de sementes de espécies nativas sob dossel de espécies exóticas. **Revista Árvore**, Viçosa, MG, v. 36, n. 4, p. 583-591, 2012.

CIEMER, C. et al. Higher resilience to climatic disturbances in tropical vegetation exposed to more variable rainfall. **Nature Geoscience**, v. 12, n. 3, p. 174-179, 2019.

CORLETT, R. T.; PRIMACK, R. B.; DEVICTOR, V.; MAAS, B., GOSWAMI, V. R.; BATES, A. E., ... CUMMING, G. S. Impacts of the coronavirus pandemic on biodiversity conservation. **Biological Conservation**, 2020.

DEXTER, K. G. et al. Floristics and biogeography of vegetation in seasonally dry tropical regions. **International Forestry Review**, v. 17, n. 2, p. 10-32, 2015.

FAUSET, S. et al. Contrasting responses of stomatal conductance and photosynthetic capacity to warming and elevated CO2 in the tropical tree species *Alchornea glandulosa* under heatwave conditions. **Environmental and Experimental Botany**, v. 158, n. 3, p. 28–39, 2019.

GAVITO, M. E. et al. Resilience of soil nutrient availability and organic matter decomposition to hurricane impact in a tropical dry forest ecosystem. Forest Ecology and Management, v. 426, p. 81-90, 2018.

GIORIA, M. et al. Phylogenetic relatedness mediates persistence and density of soil 1094 seed banks. **Journal of Ecology**, v. 108, n. 5, p. 2121-2131, 2020.

GUO, X. Y.; ZHANG, X. S.; HUANG, Z. Y. Drought tolerance in three hybrid poplar clones submitted to different watering regimes. **Journal of Plant Ecology**, v. 3, n. 2, p. 79–87, 2010.

IBÁÑEZ, I.; KATZ, D. S. W.; LEE, B. R. The contrasting effects of short-term climate change on the early recruitment of tree species. **Oecologia**, v. 184, n. 3, p. 701-713, 2017.

Intergovernmental Panel on Climate Change – IPCC. 2013. **Summary for policymakers. In: Climate change 2013:** The physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Stocker, T. F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S. K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex and P.

M. Midgley (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, pp. 1 - 30.

Intergovernmental Panel on Climate Change - IPCC. Climate Change 2014. Synthesis Report." In Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, ed. L.A Pachauri, R.K., Meyer., 151 p.

JAYASURIYA, K. M. G. G. et al. Recalcitrancy and a new kind of epicotyl dormancy in seeds of the understory tropical rainforest tree *Humboldtia laurifolia* (Fabaceae, Ceasalpinioideae). **American Journal of Botany**, v. 97, n. 1, p. 15-26, 2010.

JIMÉNEZ-ALFARO, Borja et al. Seed germination traits can contribute better to plant community ecology. **Journal of Vegetation Science**, v. 27, n. 3, p. 637-645, 2016.

LEE, J. E.; BOYCE, K. Impact of the hydraulic capacity of plants on water and carbon fluxes in tropical South America. **Journal of Geophysical Research**, v. 115, n. D23, p. D23123, 2010.

LONG, R. L. et al. The ecophysiology of seed persistence: a mechanistic view of the journey to germination or demise. **Biological Reviews**, v. 90, n. 1, p. 31-59, 2015.

MAGNAGO, L. F. S.; MARTINS, S. V.; VENZKE, T. S.; IVANAUSKAS, N. M. Os processos sucessionais da Mata Atlântica como referência para a restauração florestal. In: MARTINS, S. V. (Ed.). **Restauração ecológica de ecossistemas degradados.** Viçosa: UFV, 2012. p. 69-100.

MEINSHAUSEN, M.; SMITH, S. J.; CALVIN, K.; DANIEL, J. S.; KAINUMA, M. L. T.; LAMARQUE, J.-F.; MATSUMOTO, K.; MONTZKA, S. A.; RAPER, S. C. B.; RIAHI, K.; THOMSON, A.; VELDERS, G. J. M.; VAN VUUREN, D. P. P. The RCP greenhouse gas concentrations and their extensions from 1765 to 2300. **Climatic Change**, v. 109, n. 1-2, p. 213-241, 2011.

MEIR, P. et al. Threshold responses to soil moisture deficit by trees and soil in tropical rain forests: insights from field experiments. **BioScience**, v. 65, n. 9, p. 882-892, 2015.

METZ, J.; FREUNDT, H; JELTSCH, F. Stable germination behavior but partly changing seed–seed interactions along a steep rainfall gradient. **Basic and applied ecology**, v. 28, p. 5-16, 2018.

NÓIA JÚNIOR, R. DE S.; AMARAL, G. C.; PEZZOPANE, J. E. M.; FONSECA, M. D. S.; CÂMARA DA SILVA, A. P.; XAVIER, T. M. T. Ecophysiological acclimatization to cyclic water stress in *Eucalyptus*. Journal of Forestry Research, v. 1, p. 1-10, 2019.

OOI, M. K. J. Seed bank persistence and climate change. **Seed Science Research**, v. 22, n. S1, p. S53-S60, 2012.

PINA-RODRIGUES, F. C. M.; FIGLIOLIA, M. B. Embryo immaturity associated with delayed germination in recalcitrant seeds of *Virola surinamensis* (Rol.) Warb.(Myristicaceae). **Seed Science and Technology**, v. 33, n. 2, p. 375-386, 2005.

SAATKAMP, A. et al. A research agenda for seed-trait functional ecology. **New Phytologist**, v. 221, n. 4, p. 1764-1775, 2019.

SUNDERLAND, T. SUNDERLAND, T.; APGAUA, D.; BALDAUF, C.; BLACKIE, R.; COLFER, C.; CUNNINGHAM, A. B.; ... ICKOWITZ, A. Global dry forests: a prologue. **International Forestry Review**, v. 17, n. 2, p. 1-9, 2015.

SUN, Y. et al. OCO-2 advances photosynthesis observation from space via solar-induced chlorophyll fluorescence. **Science**, v. 358, n. 6360, p. 5747, 2017.

TAN, Z. H. et al. Optimum air temperature for tropical forest photosynthesis: mechanisms involved and implications for climate warming. **Environmental Research Letters**, v. 12, n. 5, p. 054022, 2017.

VAN DER SANDE, M. T. et al. A 7000-year history of changing plant trait composition in an Amazonian landscape; the role of humans and climate. **Ecology letters**, v. 22, n. 6, p. 925-935, 2019.

WALCK, J. L.; HIDAYATI, S. N.; DIXON, K. W.; THOMPSON, K. E. N.; POSCHLOD, P. Climate change and plant regeneration from seed. **Global Change Biology**, v.17, n. 6, p. 2145-2161, 2011.

1. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

1.1 Mudanças climáticas x florestas estacionais

Os ecossistemas de florestas tropicais possuem grande diversidade e complexidade em resposta à seca, assim como, variabilidade entre as espécies que condicionam os remanescentes à possibilidade de responderem de diferentes formas às mudanças climáticas (BONAL et al., 2016; URIARTE et al., 2016; BOUCHER et al., 2020). Entretanto, todos os ecossistemas florestais podem ser igualmente vulneráveis aos danos da seca, independente das condições locais e do clima (CHOAT et al., 2012). Como exemplo, Barros et al. (2019) ao estudarem dois locais na Floresta Amazônica, com regimes de precipitação contrastantes (baixa sazonalidade e alta sazonalidade), concluíram que as espécies dominantes na floresta de alta sazonalidade são mais associadas à seca e exibem características hidráulicas com maior resistência à embolia. Todavia, apesar da diferença no sistema hidráulico das plantas, ambas as florestas mantiveram a sensibilidade da condutância do dossel à seca atmosférica.

Alguns estudos apontaram que a estrutura e funcionamento das florestas estacionais mudará conforme a precipitação anual fique mais variável e as secas se tornem mais frequentes, severas e longas (FENG et al., 2013; GREVE et al., 2014; CHADWICK et al., 2015). Esses ecossistemas florestais apresentam sazonalidade hídrica bem demarcada, na qual as espécies vegetais perdem parcialmente as folhas como forma adaptativa para evitar a perda de água (PORTILLO-QUINTERO; AZOFEIA, 2010; SOUZA et al., 2019). Neste contexto, por apresentar espécies ditas resistentes às variações climáticas, existem previsões de que as florestas estacionais terão maior facilidade em se recuperar frente aos cenários climáticos futuros quando comparadas as florestas úmidas (MURPHY; LUGO, 1986). Porém, muitos desses processos oriundos das alterações climáticas podem não ser imediatistas, de modo que os efeitos das secas se manifestem após vários anos (ALLEN et al., 2017). Além disso, as florestas tropicais estacionais podem ter uma recuperação mais lenta das secas intensas e prolongadas, ou seja, podem ter menor resiliência e taxa de sucessão mais demorada quando comparadas com florestas tropicais úmidas (QUESADA et al., 2009; ANDEREGG et al., 2015; ANGELER; ALLEN, 2016). Entretanto, os mecanismos que levam à resiliência desses ecossistemas tropicais ainda não são totalmente compreendidos e a adaptação e os impactos a essas mudanças na composição, biodiversidade e saúde ecológica das florestas estacionais são pouco estudados (SANTOS et al., 2014; SUNDERLAND et al., 2015; O'BRIEN et al., 2017; PENNINGTON et al., 2018; CIEMER et al., 2019).

Os processos biológicos e ecológicos acima e abaixo do solo em florestas estacionais são influenciados pela disponibilidade de água (SOUZA et al., 2019). A precipitação é considerada impulsionadora do desenvolvimento das espécies regenerantes, além de controlar os processos fenológicos em florestas estacionais (QUIGLEY; PLATT, 2003). Assim, os efeitos do aumento da variabilidade da chuva, podem alterar esses processos de maneiras distintas e ocasionar diferentes respostas à escassez de água, característica da sazonalidade nesses ecossistemas (ALLEN et al., 2017).

Refutando suas hipóteses iniciais, Aguirre-Gutiérrez et al. (2019) sugeriram que as florestas mais secas podem responder mais negativamente às mudanças no clima do que as florestas mais úmidas, possuindo menor capacidade de ajustar-se ecologicamente ao ambiente de seca. Os autores mostraram que as mudanças na abundância são mais acentuadas em florestas secas, uma vez que, as parcelas mais úmidas obtiveram 28 indivíduos.ha⁻¹ a mais do que as parcelas mais secas. Em florestas estacionais, o gradiente de precipitação muda a composição florística onde há aumento das espécies decíduas, uma vez que são mais adaptadas ao estresse hídrico (AGUIRRE-GUTIÉRREZ et al., 2019). Porém, a mortalidade das espécies não adaptadas é inevitável, já que sua morfologia e fisiologia não comportam tais alterações (SURESH et al., 2010). Uma possível explicação para isso é pelo fato de as florestas estacionais já estarem sob alto estresse ambiente devido aos recursos hídricos limitados e, portanto, um ambiente mais seco as leva mais próximas de seus limites climáticos (OOI, 2012; ALLEN et al., 2017).

Assim como no estudo de Aguirre-Gutiérrez et al. (2019), Fauset et al. (2012) observaram que o déficit hídrico descreve a mudança do funcionamento das espécies em florestas estacionais, com incremento de espécies com perfil decidual. Os autores constataram que a baixa precipitação em florestas tropicais úmidas acarretou menor alteração na composição florística, indicando uma melhor ajustamento das espécies aos possíveis cenários futuros. Deste modo, as florestas úmidas têm menor grau de alteração em sua composição, mesmo as florestas estacionais apresentando maiores respostas em condições de seca (FEELEY et al., 2011).

À medida que os períodos de seca aumentam, a mortalidade aumenta, enquanto produtividade e a biomassa diminuem (PHILLIPS et al., 2009; BECKNELL et al., 2012). Recentemente, Sperry et al. (2019) concluíram que teoricamente em condições variáveis de clima, florestas maduras manterão uma demanda por água que maximizará a produtividade, mas não estressará ou matará árvores individualmente. Todavia, florestas maduras em ambientes mais secos atingem área basal e índice de área foliar mais baixos do que florestas maduras em locais mais úmidos (MCDOWELL; ALLEN, 2015). Deste modo, se o índice de área foliar for muito baixo, o povoamento pode não estar estressado, mas estará abaixo da sua produtividade e biomassa máximas (SPERRY et al., 2019).

Em um estudo comparando ecossistemas florestais úmidos e semiáridos foi analisada a recuperação do crescimento do caule em árvores após uma seca severa e comparados os resultados com a recuperação simulada em modelos de clima-vegetação (ANDEREGG et al., 2015). Os efeitos da seca severa foram mais pronunciados em ecossistemas áridos, onde o crescimento das árvores foi menor do que o esperado.

Em contraste às florestas mais secas com déficits hídricos severos, as florestas encontradas em regiões com alta precipitação e déficits hídricos moderados tendem a ter um alto potencial hídrico no solo (GIARDINA et al., 2018). Tal potencial pode ser especialmente explorado durante períodos de secas por árvores mais altas, com sistemas de enraizamento mais amplos e profundos (GIARDINA et al., 2018). A maior disponibilidade de água no solo pode, portanto, explicar a maior resiliência das florestas úmidas à seca em relação às florestas estacionais (AGUIRRE-GUTIÉRREZ et al., 2019). Uma vez que, a temperatura dos solos em florestas estacionais tende a aumentar mais significativamente do que em áreas mais úmidas e com vegetação perene (HARTE et al., 1995).

Neste sentido, O'brien et al. (2018) utilizaram um conjunto de dados coletados por outros autores de chuva de sementes para avaliar a resiliência da composição e abundância de sementes de diferentes grupos funcionais (lianas, perenifólias, decíduas) em tipologias florestais (perenes e estacionais) na Costa Rica. Os autores encontraram que as espécies decíduas foram mais suscetíveis à seca, apresentaram baixa resiliência e produção de sementes, onde a abundância de sementes não conseguiu se recuperar para os níveis anteriores à seca, mesmo após dois anos. Foi sugerido que mudanças nas condições ambientais colocam as florestas estacionais em estágios sucessionais anteriores, que têm impactos a longo prazo na composição e estrutura da floresta (O'BRIEN et al., 2018).

A produção de sementes entre as espécies caducifólias e perenes pode apresentar respostas temporais únicas às condições de seca. Enquanto as espécies perenes mantêm o funcionamento por meio da resistência à cavitação, as espécies decíduas evitam a dessecação pela senescência foliar (MCDOWELL et al., 2008; PORTILLO-QUINTERO; SÁNCHEZ-AZOFEIFA, 2010; MARKESTEIJN et al., 2011; ADAMS et al., 2017). A escassez de água induz a abscisão e dormência foliar em muitas espécies de florestas estacionais (BECKNELL et al., 2012). No entanto, as espécies caducifólias podem precisar de tempo adicional para o crescimento das novas folhas antes do desenvolvimento das sementes (BORCHET, 1983; REICH; BORCHET, 1984; DETTO et al., 2018). Ademais, temperaturas mais elevadas podem aumentar os níveis de mortalidade em sementes de espécies de ambiente semiárido (OOI et al., 2009). Isso pode acarretar consequências críticas para a dinâmica da regeneração, atrasando o

processo sucessional e modificando a resiliência desses ecossistemas (MAZA-VILLALOBOS et al., 2013).

Diante dessas informações, fica evidente a suscetibilidade da composição das florestas e a possibilidade de as florestas secas serem menos eficientes na adaptação às mudanças climáticas quando comparadas às florestas úmidas. No entanto, como as adaptações à essas novas condições estão integralmente ligadas a diferentes nichos ecológicos (MARKESTEIJN et al., 2017) é preciso cautela ao inferir tais afirmações. Neste contexto, preencher lacunas e aprofundar o conhecimento sobre a influência das mudanças climáticas globais nas florestas estacionais, e compreender a resiliência desses ecossistemas, são necessários.

1.2 Impactos das mudanças climáticas no banco de sementes do solo

Capazes de influenciar significativamente a distribuição geográfica de espécies da flora em todo mundo, a compreensão dos mecanismos por trás da resiliência das florestas pode nortear ações mitigadoras aos impactos das mudanças climáticas globais. Os bancos de sementes do solo são importantes reservatórios de biodiversidade de espécies em florestas (ANDERSON-TEIXEIRA et al., 2013; VANDVIK et al., 2016; GIORIA et al., 2020). Todavia, as sementes e as plântulas juvenis são mais vulneráveis à essas diferentes condições ambientais, devido os nichos climáticos das plântulas serem mais restritos quando comparados aos de plantas adultas (BELL et al., 2014; DOBROWSKI et al., 2015; BOUCHER et al., 2020; MA et al., 2020). Embora a compreensão da resiliência do banco de sementes frente às mudanças climáticas possa permitir uma base para previsões mais precisas sobre distribuições futuras e risco de extinção das espécies, ainda são poucos os trabalhos publicados sobre a resposta dos bancos de sementes e sua persistência às futuras condições ambientais (THOMPSON et al., 2000; IBÁÑEZ et al., 2007; WALCK et al., 2011; BYCOVA et al., 2012; OOI, 2012; PANETTA et al., 2018; MA et al., 2020).

As informações compiladas de trabalhos sobre essa temática demonstram que, além das características das sementes, a localização e a espécie influenciam no comportamento das sementes sobre diferentes condições ambientais (HOGENBIRK; WEIN, 1992; LLORET ET AL., 2004; MIRANDA ET AL., 2009; OOI ET AL., 2009; MA ET AL., 2020). Vale ressaltar, ainda, que as florestas tropicais são um dos ecossistemas menos estudados, quando se trata das mudanças climáticas em relação à ecologia de sementes ou mudas (WALCK et al., 2011).

As sementes entram em um banco de sementes quando não germinam imediatamente ao atingirem a maturação. Elas podem deixar o banco de sementes devido a predação, germinação ou devido ao envelhecimento e morte das sementes, o que é afetado pela qualidade e longevidade das sementes, ou seja, a capacidade inerente de uma semente de permanecer viva (WALCK et al., 2011). A persistência das sementes no solo é influenciada pelas características das sementes ou espécies que conferem resistência à saída do banco de sementes do solo, e pela exposição a fatores bióticos e abióticos no ambiente de pré-dispersão e pós-dispersão, todas sendo influenciados pelas mudanças climáticas (WALCK et al., 2011; LONG et al., 2015). Por isso, a germinação marca uma transição crítica na vida vegetal, propensa a alta mortalidade, sendo esperada forte pressão de seleção para ajustá-la com precisão às condições ambientais (METZ et al., 2018).

As condições previstas em cenários futuros, como a mudança de temperatura, da concentração de CO₂, da disponibilidade hídrica e da frequência de incêndio em habitats naturais, podem afetar a perda de dormência, a produção e a persistência das sementes e, consequentemente, o tempo de germinação, o crescimento e a sobrevivência das plântulas (BASKIN; BASKIN, 2007; WALCK et al., 2011; OOI, 2012; IPCC, 2014; LONG et al., 2015; JIMÉNEZ-ALFARO et al., 2016; BOUCHER et al., 2020). Além disso, os processos fisiológicos como fotossíntese, respiração, crescimento e composição dos tecidos nas plantas também podem ser afetados (HUGHES, 2000). Tal fato é atribuído à forte relação dessas variáveis com os fatores climáticos, que podem resultar em alterações na dinâmica populacional e na composição da comunidade (BASKIN; BASKIN, 2007; WALCK et al., 2011; JIMÉNEZ-ALFARO et al., 2016).

As condições ambientais podem superar a dormência para uma espécie, enquanto para outra pode induzir ao processo de dormência (WALCK et al., 2011). As condições que aliviam a dormência das sementes e, portanto, influenciam a germinação das sementes, dependem do tipo de dormência (LONG et al., 2015). As sementes com dormência física (sementes possuem um revestimento impermeável que impede que água chegue ao embrião) podem se tornar permeáveis e, portanto, não dormentes, por escarificação e pelo aumento da temperatura no banco de sementes do solo (BASKIN; BASKIN, 2004; VAN KLINKEN et al., 2006). Já a dormência fisiológica (cujo equilíbrio dos hormônios vegetais impede a germinação) é aliviada por mudanças hormonais dentro da semente, que são impulsionadas por mudanças no ambiente físico (por exemplo, umidade, temperatura, luz) e químico da semente (LONG et al., 2015). Desta forma, a formação de um banco de sementes persistentes está relacionada filogeneticamente à produção de sementes dormentes, uma vez que, a maioria das espécies que formam esses bancos possuem sementes caracterizadas por algum tipo de dormência, seja ela morfológica, físico (ou cuma combinação das mesmas (GIORIA et al., 2020).

Com as mudanças climáticas, os incêndios florestais se intensificam e se expandem para habitats que anteriormente não eram sujeitos a incêndios (WALCK et al., 2011). Temperaturas mais altas, possivelmente, produzirão maior frequência de incêndios sob os níveis de emissão contínua de CO₂, comprometendo a persistência de populações de espécies que dependem de bancos de sementes duradouros (PITMAN et al., 2007; OOI, 2012). A diminuição da transpiração e o aumento da fotossíntese líquida são apontadas como as principais consequências fisiológicas afetadas pelo aumento da temperatura e do CO₂, afetando o crescimento e a produtividade das plantas (HUGHES, 2000; LONG et al., 2004). Com níveis mais elevados de CO₂, plantas que apresentam o metabolismo do carbono do tipo C3, se beneficiariam, em geral, em razão da maior eficiência nas trocas gasosas (DE FARIA et al., 2018). Indo de encontro a essas evidências, em detrimento das altas temperaturas, os níveis aumentados de CO2 não apresentaram efeitos significativos na germinação ou no crescimento das mudas para uma espécie arbórea invasora (TIETZE et al., 2019). Tietze et al. (2019) alegaram que o foco a curto prazo do projeto experimental e a irrigação mantida durante a execução podem ser os motivos de tais resultados encontrados. Mesmo em níveis elevados de CO₂, os efeitos negativos das altas temperaturas nos processos reprodutivos podem não ser compensados, particularmente se as altas temperaturas coincidirem com estágios sensíveis do desenvolvimento reprodutivo (PORTER; SEMENOV, 2005).

A emergência de plântulas é normalmente sincronizada com mudanças sazonais no ambiente (BASKIN; BASKIN, 1998; FENNER et al., 2005). Em elevadas temperaturas, a produção de sementes e a germinação podem aumentar, entretanto, as plântulas tendem a apresentar efeito negativo no seu estabelecimento e sobrevivência, uma vez que taxas mais elevadas de evapotranspiração em condições mais quentes diminuem a disponibilidade de água e a absorção de nutrientes (BONAN, 1992; LLORET et al., 2004; CALDEIRA et al., 2014; IBÁÑEZ et al., 2017). Além disso, o aumento da temperatura do ar sobre a planta-mãe pode resultar em produção de sementes menos dormentes, particularmente quando a dormência fisiológica ou física é o mecanismo de controle (BASKIN; BASKIN, 1998; OOI, 2012).

Mesmo antes das sementes serem dispersas de sua planta-mãe, as características de persistência das sementes podem ser moldadas pelo ambiente (FINCH-SAVAGE; LEUBNER-METZGER, 2006). A intensidade desses efeitos varia entre a localização e as espécies, mas, quando em excesso, como em temperaturas elevadas, podem causar morte precoce de frutos e flores, diminuindo o número de sementes viáveis (HOYLE et al., 2008; WALCK et al., 2011; OOI, 2012; BOUCHER et al., 2020).

Como consequência do aumento da temperatura do ar, a temperatura e a umidade do solo também podem mudar ou sofrerem alterações. A temperatura aumenta em ambientes abertos e/ou com vegetação esparsa, podendo acelerar o declínio da viabilidade das sementes e comprometer as estratégias ecológicas das espécies (OOI et al., 2009; OOI, 2012). Isso é explicado pela ausência da cobertura do dossel que poderia atenuar a radiação solar incidente ao solo, e, assim, reduzir os níveis de evaporação e temperatura do solo (HUANG et al., 2010; ROYER et al., 2011; GIORIA et al., 2020). Com isso, a luz também pode remover a dormência das sementes resultando na germinação por meio de uma via de transdução de sinal que envolve o fotorreceptor fitocromo e o hormônio de crescimento vegetal giberelina (FINCH-SAVAGE; LEUBNER-METZGER, 2006; OH et al., 2006; LONG et al., 2015). Tais solos aquecidos facilitam a degradação da auxina, promovendo o crescimento radicular e a síntese de citocinina (HUNGERFORD, 1988).

A temperatura do ar e a precipitação interagem com o tipo de vegetação e outras variáveis ambientais, como composição do solo e desempenham papéis importantes em todas as etapas do desenvolvimento e reprodução das árvores, inclusive para produção e emergência de sementes do banco de sementes (WALCK et al., 2011; OOI, 2012; BOUCHER et al., 2020). O aumento da temperatura e o déficit hídrico no solo são estressores abióticos que levam a maiores respostas de estresse por parte das plantas e concentrações elevadas de alguns compostos secundários, como as antocianinas que medeiam tais respostas ao estresse (HILTON et al., 2006). Por exemplo, a dormência para a maioria das espécies é controlada pela temperatura do solo, enquanto o momento e a magnitude da chuva podem determinar o sucesso, ou não, da germinação e recrutamento de mudas (BASKIN; BASKIN, 1998; FENNER et al., 2005; IBÁÑEZ et al., 2007; HORVATH, 2009). A atividade da água e a temperatura da semente influenciam, ainda, a viscosidade do citosol, a fluidez e integridade da membrana, a atividade dos antioxidantes e as taxas de transcrição e tradução (WALTERS et al., 2005).

Em ecossistemas florestais onde a dinâmica da população de plantas é impulsionada por regimes de chuva imprevisíveis, as sementes não dormentes germinam rapidamente em resposta à chuva (HOLMGREN et al., 2006). No entanto, as chuvas subsequentes nem sempre são suficientes para que as plantas completem seu ciclo de vida, assim, mudanças na precipitação podem determinar níveis menores de recrutamento, devido à redução do potencial de água do solo e, consequentemente, a baixa longevidade do banco de sementes do solo (OOI, 2012). A longevidade das sementes cresce à medida que o teor de umidade da semente aumenta, e a semente se torna mais metabolicamente ativa e capaz de reparar danos às membranas ou outro mecanismo metabólico (WALCK et al., 2011).

Para analisar o impacto na diversidade de espécies em uma comunidade de plantas em Almeria, Espanha, Miranda et al. (2009) quantificaram as condições de seca que seriam necessárias. Os autores demonstraram que uma redução da precipitação de mais de 25% reduziu a produtividade e a diversidade das espécies. Outros estudos corroboraram esses resultados, onde as mudanças da precipitação (ou regime de chuvas) e da temperatura diminuem a diversidade do banco de sementes por meio de efeitos diretos e indiretos (MA et al., 2017; MA et al., 2020). As plantas, de modo geral, têm os processos fisiológicos afetados pela disponibilidade de água no solo, e sob déficit hídrico, por exemplo, reduzem a condutância estomática para controlar a transpiração e a perda de água (GUO et al., 2010; NÓIA JÚNIOR et al., 2019). A deficiência hídrica moderada pode afetar o crescimento das mudas diretamente por meio dos efeitos nas células cambiais e em todos os outros tecidos meristemáticos, ou diretos (principalmente quando associado com a alta radiação luminosa - fotoinibição) ou indiretos (fechamento dos estômatos), enquanto a seca severa pode causar mortalidade de árvores por falha hidráulica ou privação de carbono (ROSSI et al. 2009; SALA et al. 2012; ANDEREGG et al., 2016). Nesta conjuntura, a produção de sementes está ligada à precipitação e pode ser reduzida pela seca, sendo que a capacidade das sementes germinarem sob condições de déficit de umidade difere entre as espécies (ALLEN et al., 2014; O'BRIEN et al., 2018; BOUCHER et al., 2020).

Além da dormência, outras características das sementes também desempenham um papel crítico no momento da germinação das sementes em resposta à fatores ambientais (SAATKAMP et al., 2019). Sementes recalcitrantes, aquelas que não sobrevivem à secagem após a maturação, são mais comuns em espécies nativas de climas tropicais úmidos, e ao serem dispersadas estão hidratadas e com o metabolismo ativo, geralmente, germinando rapidamente e formando bancos de plântulas (LONG et al., 2015). Entretanto, algumas sementes recalcitrantes podem sobreviver por vários meses em condições úmidas devido a dormência ou o retardamento na germinação (PINA-RODRIGUES; FIGLIOLIA, 2005; JAYASURIYA et al., 2010). Em condições de perigo, espera-se que as populações evitem ou distribuam o risco por meio de características de persistência, que permitem a sobrevivência das sementes ortodoxas (tolerantes à dessecação) até que o meio seja favorável para germinação e estabelecimento das mudas (SAATKAMP et al., 2019).

As características relevantes da semente para a persistência aumentam a sobrevivência das sementes entre o período da maturação e a germinação, e estão relacionadas à defesa, metabolismo e recursos da semente, que são, por sua vez, moderados por fatores ambientais (LONG et al., 2015; SAATKAMP et al., 2019). Para o tempo de germinação, as características

da semente serão relacionadas à detecção do ambiente de regeneração ideal por meio da permeabilidade do tegumento da semente, requisitos de germinação, pistas químicas e requisitos de quebra de dormência (SAATKAMP et al., 2019). Essas características de germinação e dormência levam a um tempo de germinação que não apenas supera as condições desfavoráveis, mas também otimiza a adequação das mudas ao entregar as sementes germinadas no melhor momento (LONG et al., 2015; SAATKAMP et al., 2019). Enquanto a exposição ao clima, solo e outras características do local de pré-dispersão e pós-dispersão de uma semente determinam quando e como as sementes germinam ou morrem (LONG et al., 2015).

Neste sentido, fica evidente a importância de estudos sobre a plasticidade/adaptações das sementes e plântulas no que diz respeito ao seu comportamento de germinação em resposta às mudanças ambientais. Desta forma, tais estudos aumentariam nossa capacidade de prever com mais precisão os impactos das mudanças climáticas e, consequentemente, novos *insights* de respostas voltadas para a conservação, principalmente os ecossistemas de florestas tropicais e, ainda, florestas secas.

1.3 Mudanças climáticas e a ecofisiologia das plantas

As respostas das espécies vegetais às mudanças climáticas podem variar da resiliência à extinção (MORITZ; AGUDO, 2013). Deste modo, as características abióticas funcionam como filtros ecológicos, ocorrendo uma tendência de as espécies se ajustarem às mudanças climáticas alterando seus atributos para desenvolverem e/ou persistirem em ambientes que apresentem tais condições ambientais favoráveis ou não (SKELLY et al., 2007; KELLY; GOULDEN, 2008; CRIMMINS et al., 2011; MORITZ; AGUDO, 2013; LETCHER et al., 2015). Neste sentido, com as alterações da comunidade florestal em resposta às alterações do clima, a composição dos traços funcionais é modificada, remetendo a novas características e alterando o funcionamento do ecossistema (DE DEYN et al., 2008; FAUSET et al., 2012; REICH, 2014; AGUIRRE-GUTIÉRREZ et al., 2019).

As plantas têm estratégias distintas que se manifestam como características funcionais adaptadas aos habitats locais e às condições ambientais (WESTOBY, 1998; WRIGHT et al., 2004). Embora atualmente seja grande o desafio científico de compreender as respostas das diferentes formações florestais às mudanças climáticas, é de suma importância entender os fatores envolvidos na fisiologia que auxiliam as espécies a sobreviverem ao estresse a longo prazo (MATÍAS et al., 2012; MADANI et al., 2018).

Mudanças na disponibilidade de água, na temperatura e na concentração de CO₂ na atmosfera podem resultar em alterações estruturais e funcionais na planta, a nível foliar ou

integral (RAO, et al., 2006; TAIZ et al., 2017). A seca associada ao alto potencial de evapotranspiração sob temperaturas elevadas, reduz a disponibilidade de água no solo e ocasiona o estresse hídrico nas plantas alterando aspectos bioquímicos, fisiológicos, anatômicos e morfológicos das plantas (MCDOWELL et al., 2008; TAIZ et al., 2017). A temperatura atua sobre os processos regulatórios da membrana celular e ajustes enzimáticos, e sob altas temperaturas ocorre aumento do processo de respiração e redução da eficiência fotossintética (RAY et al., 2004; YAMORI et al., 2014; NOIA JUNIOR et al., 2018). Além disso, altera a condutância estomática e a difusão do CO₂ no mesófilo, inibindo a expansão foliar, provocando o crescimento acentuado de raízes e abscisão foliar, devido ao efeito negativo direto no potencial hídrico da planta (CHAMBERS et al., 2004; HIKOSAKA et al., 2006; TAIZ et al., 2017).

Em condições de seca, as plantas são forçadas a lidar com limites de segurança hidráulica, adotando um comportamento para regular seu status hídrico (MCDOWELL et al., 2008). A capacidade de se ajustar das plantas a elevadas temperaturas pode ser atribuída a sua capacidade de manter a fotossíntese líquida sob temperaturas acima do ótimo requerido para as taxas fotossintéticas (LARCHER, 2000). A temperatura em que a quantidade de CO₂ fixada durante a fotossíntese é semelhante à quantidade de CO₂ liberada pela respiração em um intervalo de tempo, é conhecida como ponto de compensação de CO₂, o qual é dependente da temperatura (TAIZ et al., 2017). Em temperaturas superiores a tal ponto, a fotossíntese não consegue repor os carboidratos utilizados como substrato para a respiração, refletindo no processo metabólico, uma vez que a respiração aumenta exponencialmente com o aumento da temperatura (TAIZ et al., 2017).

Os diferentes grupos de espécies do ecossistema florestal exibem respostas diferentes às alterações do ambiente em que podem apresentar diversas estratégias, como longevidade foliar, aumento ou diminuição das biomassas foliar e da raiz, bem como resistência à seca (MATÍAS et al., 2012; SOUZA et al., 2015). As aclimatações fisiológicas das plantas ao estresse hídrico ocorrem em distintas escalas temporais, tendo respostas a longo prazo para as alterações de taxas de crescimento, diminuição da área foliar, aumento em profundidade das raízes ou mudanças na estrutura do xilema das plantas (CARTER; WHITE, 2009).

Geralmente, a deciduidade se correlaciona positivamente com a capacidade fotossintética e com a condutância estomática das plantas, desta forma, as espécies decíduas são consideradas mais eficientes no uso da água por serem menos conservacionistas nas trocas gasosas com o maior ganho de carbono (HESCHEL; RIGINOS, 2005; ISHIDA et al., 2010; FU et al., 2012; SOUZA et al., 2015). Os poros estomáticos são os "guardiões" da fotossíntese e da

transpiração vegetal, sua abertura se ajusta ativamente a vários sinais externos (SPERRY et al., 2019).

As plantas têm duas estratégias contrastante de uso de água durante a seca: isoídrica e anisoídrica (GAO et al., 2017). As plantas isoídricas fecham seus estômatos para manter um alto potencial hídrico foliar quando em condições de solo excessivamente seco, enquanto as plantas anisoídricas mantêm seus estômatos abertos por mais tempo para a transpiração, o que resulta em uma diminuição no potencial hídrico da folha (QUERO et al., 2011; GAO et al., 2015). Quando os estômatos estreitam o poro estomático para manter o potencial hídrico da folha, a entrada de água nas folhas é reduzida, o que induz a "privação de carbono", uma compensação que tem implicações importantes para o crescimento da planta (GAO et al., 2015).

Com o aumento da demanda evaporativa do dossel da floresta em relação à capacidade de condutância hidráulica do alburno, as árvores normalmente respondem ao estresse hídrico extremo por meio da regulação estomática, sendo uma resposta rápida e transitória o fechamento estomático para evitar a falha hidráulica (SPERRY, 2004; GAO et al., 2017; SOUZA et al., 2019). Deste modo, o fluxo de seiva em plantas cultivadas sob elevadas concentrações de CO₂ diminui à medida que a condutância estomática diminui (GUNDERSON et al., 2002; CECH et al., 2003). Tais diminuições resultam em uma menor transpiração foliar e no aumento da eficiência do uso da água pelas plantas (BATTIPAGLIA et al., 2013). A transpiração da árvore em relação ao Déficit de Pressão de Vapor do ar (DPV) pode ajudar as plantas a manter o potencial mínimo de água na folha e a condutividade hidráulica e, assim, resistir à embolia induzida pela seca (ADDINGTON et al., 2004; GAO et al., 2015). As plantas que têm forte controle estomático podem se ajustar bem a ambientes mésicos, pois, podem aumentar a transpiração sob baixo DPV ou elevar sua taxa de crescimento (GAO et al., 2017).

Deste modo, a planta se adaptou, possibilitando uma otimização estomática para equilibrar a compensação entre a fotossíntese e o estresse hídrico induzido pela transpiração excessiva (SPARKS; BLACK, 1999; BRODRIBB, 2009; NOVICK et al., 2016). Assim, equilíbrio entre a abertura e fechamento dos estômatos visa maximizar a diferença entre o ganho fotossintético e o risco relativo correspondente à dessecação do dossel causada pela cavitação do xilema induzida pela transpiração excessiva (WOLF et al., 2016; SPERRY et al., 2017).

Outra estratégia utilizada pelas plantas para manter o fluxo de água e evitar a cavitação e embolia, é o armazenamento de amido pelas células do parênquima axial e radial (BAROTTO et al., 2017). O contato direto do parênquima com os vasos do xilema, libera açúcares, que contribuem para a manutenção e elevação da pressão osmótica no interior dos mesmos, e

facilitam o fluxo de água, uma vez que a transpiração é reduzida pela queda das folhas (BRAUN, 1984; LIMA et al., 2009; SCHIMPL et al., 2019).

A presença de açúcares na forma de amido nas células de parênquima axial foi constatada por Hacke e Sperry (2003) no xilema das espécies *Laurus nobilis* L. e *Acer negundo* L., quando submetidas a diferentes condições de disponibilidade hídrica. Os autores observaram o caminhamento do açúcar do parênquima axial para o interior dos vasos, sugerindo a estratégia para controlar a ocorrência da cavitação e embolia. Em outro estudo, Lima et al. (2009) também descobriram maior quantidade de amido em células do parênquima axial para *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong em ambientes mais secos e em menores latitudes. O mesmo comportamento também foi observado por Rowland et al. (2015) e Silva et al. (2016) em espécies na Amazônia quando submetidas à deficiência hídrica.

Neste sentido, a quebra de amido e liberação de açúcares no xilema são alguns dos principais mecanismos de regulação osmótica presentes nas plantas que contribuem para regulação do balanço hídrico e, ainda, evitam que a perda excessiva de água seja capaz de causar embolia nos vasos do xilema (HACKE; SPERRY, 2003). Deste modo, denota-se a importância dos mecanismos do parênquima para a manutenção e recuperação das plantas lenhosas de modo geral, principalmente ao estresse hídrico.

A ativação do sistema antioxidante é uma característica adaptativa das plantas frente às alterações ambientais. Tal ativação do sistema antioxidante é uma regulação fisiológica interna em resposta aos estímulos ambientais (SALAZAR-PARRA et al., 2012; AGHAIE et al., 2018). Alguns estudos demonstraram que as plantas sob condições de mudanças climáticas são protegidas contra os efeitos das espécies reativas de oxigênio pelo aumento das atividades de enzimas antioxidantes (SÁNCHEZ-RODRÍGUEZ et al., 2012; HE et al., 2014). Desta forma, a atividade das enzimas antioxidantes no sistema de defesa é uma resposta adaptativa da planta.

As Espécies Reativas de oxigênio (ERO), que podem ser chamadas também de espécies ativas de oxigênio, são formas reduzidas de oxigênio, energeticamente mais reativas que o oxigênio molecular, que incluem radicais livres, ou não (menos reativas em comparação com as radicais) (JANKŮ et al., 2019; ANJUM, 2020). Ou seja, são compostos que tem maior facilidade em reagir com outras substâncias, resultando em diversas reações, como por exemplo, na regulação do desenvolvimento e nas respostas ao estresse das plantas (JARDIM, et al., 2015). A exposição de plantas às condições ambientais desfavoráveis, como temperaturas extremas, metais pesados, baixa disponibilidade hídrica, poluentes do ar, deficiência de nutrientes e/ou estresse salino, pode aumentar a produção de ERO, fazendo dessas espécies

excelentes indicadoras de níveis de estresse da planta (SHARMA et al., 2012; FICHMAN et al., 2019; SUN et al., 2020). Além desses fatores, a produção intensiva de ERO, denominada explosão oxidativa, é ativada mediante o reconhecimento de patógenos ou outros estímulos de estresse biótico por receptores imunes localizados na membrana plasmática, que desencadeia vias de sinalização que levam ao aumento transitório localizado dessas espécies (ZIPFEL, 2014).

O fotossistema I (PSI) é a principal fonte de ERO produzida na membrana do tilacoide, principalmente pelo fato do transporte de elétrons por meio dessa membrana terminar ao lado estromal do PSI (POSPÍŠIL, 2012). No entanto, a produção de ERO pelo fotossistema II (PSII) também é importante quando a entrega de energia de excitação para o centro de reação é limitada ou a cadeia de transporte de elétrons (CTE) entre os fotossistemas é inibida (POSPÍŠIL, 2012). As ERO podem ser produzidas em diferentes locais nas células, como parede celular, apoplasto, membrana plasmática, citosol, mitocôndrias, cloroplastos, peroxissomos e glioxissomos, dependendo do tecido vegetal, estágio de desenvolvimento e condições externas, onde a CTE contribui para sua formação (ANJUM et al., 2010; SCHMITT et al., 2014; MATTILA et al., 2015; MIGNOLET-SPRUYT et al., 2016; MHAMDI; VAN BREUSEGEM, 2018; ANJUM et al., 2020).

As formas mais comuns de ERO encontradas nas células são: radicais superóxido (O_2^-); peróxido de hidrogênio (H_2O_2); hidroxila (OH⁻) e oxigênio singleto (1O_2) (SCANDALIOS, 2005; JANKŮ et al., 2019; ANJUM et al., 2020). Estes produtos, altamente reativos, são gerados em condições normais e em condições de estresse, por meio da redução gradual do oxigênio molecular por exposição de alta energia em vários processos metabólicos localizados em diferentes compartimentos celulares ou como resultado de reações químicas de transferência de elétrons nos cloroplastos, mitocôndrias e membranas plasmáticas (RAY et al., 2012; BARBOSA et al., 2014; SINGH et al., 2016).

Portanto, pode-se comprovar que as espécies podem responder a curto prazo aos distúrbios de formas variáveis em escala regional e populacional sob efeito das mudanças climáticas. Por esse motivo é fundamental compreender os papeis funcionais em respostas a essas condições para permitir previsões em escala mais ampla de distribuição e persistência e, assim, contribuir para a conservação dos ecossistemas florestais.

2. REFERÊNCIAS

ADAMS, H. D. et al. A multi-species synthesis of physiological mechanisms in droughtinduced tree mortality. **Nature ecology & evolution**, v. 1, n. 9, p. 1285-1291, 2017. ADDINGTON, R. N. et al. Stomatal sensitivity to vapor pressure deficit and its relationship to hydraulic conductance in Pinus palustris. **Tree Physiology**, v. 24, n. 5, p. 561-569, 2004.

AGHAIE, P. et al. Tolerance evaluation and clustering of fourteen tomato cultivars grown under mild and severe drought conditions. **Scientia Horticulturae**, v. 232, p. 1-12, 2018.

AGUIRRE-GUTIÉRREZ, J. et al. Drier tropical forests are susceptible to functional changes in response to a long-term drought. **Ecology letters**, v. 22, n. 5, p. 855-865, 2019.

ALLEN, K. et al. Will seasonally dry tropical forests be sensitive or resistant to future changes in rainfall regimes?. **Environmental Research Letters**, v. 12, n. 2, p. 023001, 2017.

ANDEREGG, W. R. L. et al. Pervasive drought legacies in forest ecosystems and their implications for carbon cycle models. **Science**, v. 349, n. 6247, p. 528-532, 2015.

ANDERSON-TEIXEIRA, K. J. et al. Altered dynamics of forest recovery under a changing climate. **Global change biology**, v. 19, n. 7, p. 2001-2021, 2013.

ANGELER, D. G.; ALLEN, C. R. Quantifying resilience. Journal of Applied Ecology, v. 53, n. 3, p. 617-624, 2016.

ANJUM, N. A. et al. Reactive oxygen species detection-approaches in plants: Insights into genetically encoded FRET-based sensors. **Journal of Biotechnology**, v. 308, p. 108-117, 2020.

BARROS, F. de V. et al. Hydraulic traits explain differential responses of Amazonian forests to the 2015 El Niño-induced drought. **New Phytologist**, v. 223, n. 3, p. 1253-1266, 2019.

BASKIN, J. M.; BASKIN, C. C. A classification system for seed dormancy. Seed science research, v. 14, n. 1, p. 1-16, 2004.

BASKIN, C. C.; BASKIN, J. M. A revision of Martin's seed classification system, with particular reference to his dwarf-seed type. **Seed Science Research**, v. 17, n. 1, p.11-20, 2007.

BASKIN, C. C.; BASKIN, J. M. Seeds: ecology, biogeography, and, evolution of dormancy and germination. Elsevier, 1998.

BATTIPAGLIA, G. et al. Elevated CO₂ increases tree-level intrinsic water use efficiency: insights from carbon and oxygen isotope analyses in tree rings across three forest FACE sites. **New Phytologist**, v. 197, n. 2, p. 544-554, 2013.

BECKNELL, J. M.; KUCEK, L. K.; POWERS, J. S. Aboveground biomass in mature and secondary seasonally dry tropical forests: A literature review and global synthesis. **Forest Ecology and Management**, v. 276, p. 88-95, 2012.

BELL, D. M.; BRADFORD, J. B.; LAUENROTH, W. K. Early indicators of change: divergent climate envelopes between tree life stages imply range shifts in the western United States. **Global Ecology and Biogeography**, v. 23, n. 2, p. 168-180, 2014.

BONAL, D. et al. The response of tropical rainforests to drought—lessons from recent research and future prospects. **Annals of forest science**, v. 73, n. 1, p. 27-44, 2016.

BONAN, G. B. Soil temperature as an ecological factor in boreal forests. A systems analysis of the global boreal forest, p. 126-143, 1992.

BORCHERT, R. Phenology and control of flowering in tropical trees. **Biotropica**, p. 81-89, 1983.

BOUCHER, D. et al. How climate change might affect tree regeneration following fire at northern latitudes: a review. **New Forests**, p. 1-29, 2020.

BRAUN, H.J. The significance of the accessory tissues of the hydrosystem for osmotic water shifting as the second principle of water ascent, with some thoughts concerning the evolution trees. **IAWA Bulletin**, v. 5, p.275-294. 1984.

BRODRIBB, T. J. Xylem hydraulic physiology: the functional backbone of terrestrial plant productivity. **Plant Science**, v. 177, n. 4, p. 245-251, 2009.

BYKOVA, O. et al. Temperature dependence of the reproduction niche and its relevance for plant species distributions. **Journal of Biogeography**, v. 39, n. 12, p. 2191-2200, 2012.

CALDEIRA, M. C. et al. Direct and indirect effects of tree canopy facilitation in the recruitment of M editerranean oaks. **Journal of applied ecology**, v. 51, n. 2, p. 349-358, 2014.

CARTER, J. L.; WHITE, D. A. Plasticity in the Huber value contributes to homeostasis in leaf water relations of a mallee Eucalypt with variation to groundwater depth. **Tree Physiology**, v. 29, n. 11, p. 1407-1418, 2009.

CECH, P. G.; PEPIN, S.; KÖRNER, C. Elevated CO₂ reduces sap flux in mature deciduous forest trees. **Oecologia**, v. 137, n. 2, p. 258-268, 2003.

CHADWICK, R. et al. Large rainfall changes consistently projected over substantial areas of tropical land. **Nature Climate Change**, v. 6, n. 2, p. 177-181, 2016.

CHAMBERS, J. Q. et al. Respiration from a tropical forest ecosystem: partitioning of sources and low carbon use efficiency. **Ecological Applications**, v. 14, n. sp4, p. 72-88, 2004.

CHOAT, B. et al. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. **Nature**, v. 491, n. 7426, p. 752-755, 2012.

CIEMER, C. et al. Higher resilience to climatic disturbances in tropical vegetation exposed to more variable rainfall. **Nature Geoscience**, v. 12, n. 3, p. 174-179, 2019.

CRIMMINS, S. M. et al. Changes in climatic water balance drive downhill shifts in plant species' optimum elevations. **Science**, v. 331, n. 6015, p. 324-327, 2011.

DE DEYN, G. B.; CORNELISSEN, J. H. C.; BARDGETT, R. D. Plant functional traits and soil carbon sequestration in contrasting biomes. **Ecology letters**, v. 11, n. 5, p. 516-531, 2008.

DE FARIA, A. P. et al. The increase of current atmospheric CO2 and temperature can benefit leaf gas exchanges, carbohydrate content and growth in C4 grass invaders of the Cerrado biome. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 127, p. 608-616, 2018.

DETTO, M. et al. Resource acquisition and reproductive strategies of tropical forest in response to the El Niño–Southern Oscillation. **Nature communications**, v. 9, n. 1, p. 1-8, 2018.

DOBROWSKI, S. Z. et al. Forest structure and species traits mediate projected recruitment declines in western US tree species. **Global Ecology and Biogeography**, v. 24, n. 8, p. 917-927, 2015.

FAUSET, S. et al. Drought-induced shifts in the floristic and functional composition of tropical forests in Ghana. **Ecology letters**, v. 15, n. 10, p. 1120-1129, 2012.

FEELEY, K.J. et al. Directional changes in the species composition of a tropical forest. **Ecology**, v. 92, n. 4, p. 871-882, 2011.

FENNER, M. K. et al. The ecology of seeds. Cambridge University Press, 2005.

FENG, X.; PORPORATO, A.; RODRIGUEZ-ITURBE, Ignacio. Changes in rainfall seasonality in the tropics. **Nature Climate Change**, v. 3, n. 9, p. 811-815, 2013.

FICHMAN, Y.; MILLER, G.; MITTLER, R. Whole-plant live imaging of reactive oxygen species. **Molecular plant**, v. 12, n. 9, p. 1203-1210, 2019.

FINCH-SAVAGE, W. E.; LEUBNER-METZGER, G. Seed dormancy and the control of germination. **New phytologist**, v. 171, n. 3, p. 501-523, 2006.

FU, P. et al. Stem hydraulic traits and leaf water-stress tolerance are co-ordinated with the leaf phenology of angiosperm trees in an Asian tropical dry karst forest. **Annals of Botany**, v. 110, n. 1, p. 189-199, 2012.

GAO, J. et al. Biophysical limits to responses of water flux to vapor pressure deficit in seven tree species with contrasting land use regimes. **Agricultural and forest meteorology**, v. 200, p. 258-269, 2015.

GAO, J. et al. Physiological homeostasis and morphological plasticity of two tree species subjected to precipitation seasonal distribution changes. **Perspectives in Plant Ecology**, **Evolution and Systematics**, v. 25, p. 1-19, 2017.

GIARDINA, F. et al. Tall Amazonian forests are less sensitive to precipitation variability. **Nature Geoscience**, v. 11, n. 6, p. 405-409, 2018.

GIORIA, M. et al. Phylogenetic relatedness mediates persistence and density of soil seed banks. **Journal of Ecology**, v. 108, n. 5, p. 2121-2131, 2020.

GREVE, P. et al. Global assessment of trends in wetting and drying over land. **Nature geoscience**, v. 7, n. 10, p. 716-721, 2014.
GUNDERSON, C. A. et al. Environmental and stomatal control of photosynthetic enhancement in the canopy of a sweetgum (*Liquidambar styraciflua* L.) plantation during 3 years of CO₂ enrichment. **Plant, Cell & Environment**, v. 25, n. 3, p. 379-393, 2002.

GUO, X. Y.; ZHANG, X. S.; HUANG, Z. Y. Drought tolerance in three hybrid poplar clones submitted to different watering regimes. **Journal of Plant Ecology**, v. 3, n. 2, p. 79–87, 2010.

HARTE, J.; SHAW, R. Shifting dominance within a montane vegetation community: results of a climate-warming experiment. **Science**, v. 267, n. 5199, p. 876-880, 1995.

HACKE, U.G.; SPERRY, J.S. Limits to xylem refilling under negative pressure in *Laurus nobilis* and *Acer negundo*. **Plant Cell and Environment**, v. 26, p.303-311, 2003.

HE, Y. et al. Low root zone temperature exacerbates the ion imbalance and photosynthesis inhibition and induces antioxidant responses in tomato plants under salinity. **Journal of Integrative Agriculture**, v. 13, n. 1, p. 89-99, 2014.

HESCHEL, M. S.; RIGINOS, C. Mechanisms of selection for drought stress tolerance and avoidance in Impatiens capensis (Balsaminaceae). **American journal of botany**, v. 92, n. 1, p. 37-44, 2005.

HIKOSAKA, K. et al. Temperature acclimation of photosynthesis: mechanisms involved in the changes in temperature dependence of photosynthetic rate. **Journal of experimental botany**, v. 57, n. 2, p. 291-302, 2006.

HILTON, L. D. H. S. C. et al. **Ecology and evolution of flowers**. Oxford University Press on Demand, 2006.

HOGENBIRK, J. C.; WEIN, R. W. Temperature effects on seedling emergence from boreal wetland soils: implications for climate change. **Aquatic Botany**, v. 42, n. 4, p. 361-373, 1992.

HOLMGREN, M. et al. Extreme climatic events shape arid and semiarid ecosystems. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v. 4, n. 2, p. 87-95, 2006.

HORVATH, D. Common mechanisms regulate flowering and dormancy. **Plant Science**, v. 177, n. 6, p. 523-531, 2009.

HOYLE, G. L. et al. Pre-and post-harvest influences on seed dormancy status of an Australian Goodeniaceae species, *Goodenia fascicularis*. **Annals of Botany**, v. 102, n. 1, p. 93-101, 2008.

HUANG, C. et al. Regional aboveground live carbon losses due to drought-induced tree dieback in piñon–juniper ecosystems. **Remote Sensing of Environment**, v. 114, n. 7, p. 1471-1479, 2010.

HUGHES, L. Biological consequences of global warming: is the signal already apparent?. **Trends in ecology & evolution**, v. 15, n. 2, p. 56-61, 2000.

HUNGERFORD, R. D. Soil temperatures and suckering in burned and unburned aspen stands. **Department of Agriculture, Forest Service, Intermountain Research Station**, 1988.

IBÁÑEZ, I. et al. Exploiting temporal variability to understand tree recruitment response to climate change. **Ecological Monographs**, v. 77, n. 2, p. 163-177, 2007.

IBÁÑEZ, I.; KATZ, D. S. W.; LEE, B. R. The contrasting effects of short-term climate change on the early recruitment of tree species. **Oecologia**, v. 184, n. 3, p. 701-713, 2017.

Intergovernmental Panel on Climate Change - IPCC. Climate Change 2014. Synthesis Report." In Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, ed. L.A Pachauri, R.K., Meyer., 151 p.

ISHIDA, A. et al. Seasonal variations of gas exchange and water relations in deciduous and evergreen trees in monsoonal dry forests of Thailand. **Tree Physiology**, v. 30, n. 8, p. 935-945, 2010.

JANKŮ, M.; LUHOVÁ, L.; PETŘIVALSKÝ, M. On the origin and fate of reactive oxygen species in plant cell compartments. **Antioxidants**, v. 8, n. 4, p. 105, 2019.

JARDIM-MESSEDER, D. et al. Succinate dehydrogenase (mitochondrial complex II) is a source of reactive oxygen species in plants and regulates development and stress responses. **New Phytologist**, v. 208, n. 3, p. 776-789, 2015.

JAYASURIYA, K. M. G. G. et al. Recalcitrancy and a new kind of epicotyl dormancy in seeds of the understory tropical rainforest tree *Humboldtia laurifolia* (Fabaceae, Ceasalpinioideae). **American Journal of Botany**, v. 97, n. 1, p. 15-26, 2010.

JIMÉNEZ-ALFARO, B. et al. Seed germination traits can contribute better to plant community ecology. **Journal of Vegetation Science**, v. 27, n. 3, p. 637-645, 2016.

KELLY, A. E.; GOULDEN, M. L. Rapid shifts in plant distribution with recent climate change. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 105, n. 33, p. 11823-11826, 2008.

LARCHER, W. Temperature stress and survival ability of Mediterranean sclerophyllous plants. **Plant biosystems**, v. 134, n. 3, p. 279-295, 2000.

LETCHER, S. G. et al. Environmental gradients and the evolution of successional habitat specialization: a test case with 14 Neotropical forest sites. **Journal of Ecology**, v. 103, n. 5, p. 1276-1290, 2015.

LLORET, F.; PEÑUELAS, J.; ESTIARTE, M. Experimental evidence of reduced diversity of seedlings due to climate modification in a Mediterranean-type community. **Global Change Biology**, v. 10, n. 2, p. 248-258, 2004.

LONG, S. P. et al. Rising atmospheric carbon dioxide: plants FACE the future. **Annu. Rev. Plant Biol.**, v. 55, p. 591-628, 2004.

LONG, R. L. et al. The ecophysiology of seed persistence: a mechanistic view of the journey to germination or demise. **Biological Reviews**, v. 90, n. 1, p. 31-59, 2015.

MA, M.; COLLINS, S. L.; DU, G. Direct and indirect effects of temperature and precipitation on alpine seed banks in the Tibetan Plateau. **Ecological Applications**, 2020.

MA, M. et al. Wetland drying indirectly influences plant community and seed bank diversity through soil pH. **Ecological Indicators**, v. 80, p. 186-195, 2017.

MADANI, N. et al. Future global productivity will be affected by plant trait response to climate. **Scientific reports**, v. 8, n. 1, p. 1-10, 2018.

MARKESTEIJN, L. et al. Hydraulics and life history of tropical dry forest tree species: coordination of species' drought and shade tolerance. **New Phytologist**, v. 191, n. 2, p. 480-495, 2011.

MATÍAS, Luis et al. Evidence for plant traits driving specific drought resistance. A community field experiment. **Environmental and Experimental Botany**, v. 81, p. 55-61, 2012.

MATTILA, H. et al. Reactive oxygen species: Reactions and detection from photosynthetic tissues. Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology, v. 152, p. 176-214, 2015.

MAZA-VILLALOBOS, S.; POORTER, L.; MARTÍNEZ-RAMOS, M. Effects of ENSO and temporal rainfall variation on the dynamics of successional communities in old-field succession of a tropical dry forest. **PLoS One**, v. 8, n. 12, p. e82040, 2013.

MAZA-VILLALOBOS, S. et al. Trajetórias filogenéticas durante a sucessão secundária em uma floresta seca Neotropical: processos de montagem, efeitos de ENOS e o papel das leguminosas. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 43, p. 125513, 2020.

MCDOWELL, N. G.; ALLEN, C. D. Darcy's law predicts widespread forest mortality under climate warming. **Nature Climate Change**, v. 5, n. 7, p. 669-672, 2015.

MCDOWELL, N. et al. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought?. **New phytologist**, v. 178, n. 4, p. 719-739, 2008.

METZ, J.; FREUNDT, H; JELTSCH, F. Stable germination behavior but partly changing seed– seed interactions along a steep rainfall gradient. **Basic and applied ecology**, v. 28, p. 5-16, 2018.

MIGNOLET-SPRUYT, L. et al. Spreading the news: subcellular and organellar reactive oxygen species production and signalling. **Journal of experimental botany**, v. 67, n. 13, p. 3831-3844, 2016.

MHAMDI, A.; VAN BREUSEGEM, F. Reactive oxygen species in plant development. **Development**, v. 145, n. 15, p. dev164376, 2018.

MIRANDA, J. D. et al. Do changes in rainfall patterns affect semiarid annual plant communities?. **Journal of Vegetation Science**, v. 20, n. 2, p. 269-276, 2009.

MORITZ, C.; AGUDO, R. The future of species under climate change: resilience or decline?. **Science**, v. 341, n. 6145, p. 504-508, 2013.

MURPHY, P. G.; LUGO, A. E. Ecology of tropical dry forest. Annual review of ecology and systematics, v. 17, n. 1, p. 67-88, 1986.

NOIA JÚNIOR, R. de S. et al. Characterization of photosynthesis and transpiration in two rubber tree clones exposed to thermal stress. **Brazilian Journal of Botany**, v. 41, n. 4, p. 785-794, 2018.

NÓIA JÚNIOR, R. DE S. et al. Ecophysiological acclimatization to cyclic water stress in *Eucalyptus*. Journal of Forestry Research, v. 1, p. 1-10, 2019.

NOVICK, K.A.; MINIAT, C. F.; VOSE, J. M. Drought limitations to leaf-level gas exchange: results from a model linking stomatal optimization and cohesion–tension theory. **Plant, cell & environment**, v. 39, n. 3, p. 583-596, 2016.

O'BRIEN, M. J. et al. A resistência das mudas tropicais à seca é mediada pela diversidade da vizinhança. **Nature Ecology & Evolution**, v. 1, n. 11, pág. 1643-1648, 2017.

O'BRIEN, M. J.; PERÉZ-AVILES, D.; POWERS, J. S. Resilience of seed production to a severe El Niño-induced drought across functional groups and dispersal types. **Global change biology**, v. 24, n. 11, p. 5270-5280, 2018.

OH, E. et al. Light activates the degradation of PIL5 protein to promote seed germination through gibberellin in Arabidopsis. **The Plant Journal**, v. 47, n. 1, p. 124-139, 2006.

OOI, M. K. J.; AULD, T. D.; DENHAM, A. J. Climate change and bet-hedging: interactions between increased soil temperatures and seed bank persistence, **Global Change Biology**, n, v. 15, n. 10, p. 2375-2386, 2009.

OOI, M. K. J. Seed bank persistence and climate change. **Seed Science Research**, v. 22, n. S1, p. S53-S60, 2012.

PANETTA, A. M.; STANTON, M. L.; HARTE, J. Climate warming drives local extinction: Evidence from observation and experimentation. **Science Advances**, v. 4, n. 2, p. eaaq1819, 2018.

PENNINGTON, R. T.; LEHMANN, C. E. R.; ROWLAND, L. M. Tropical savannas and dry forests. **Current Biology**, v. 28, n. 9, p. R541-R545, 2018.

PHILLIPS, O. L. et al. Drought sensitivity of the Amazon rainforest. **Science**, v. 323, n. 5919, p. 1344-1347, 2009.

PINA-RODRIGUES, F. C. M.; FIGLIOLIA, M. B. Embryo immaturity associated with delayed germination in recalcitrant seeds of *Virola surinamensis* (Rol.) Warb.(Myristicaceae). **Seed Science and Technology**, v. 33, n. 2, p. 375-386, 2005.

PITMAN, A. J.; NARISMA, G. T.; MCANENEY, J. The impact of climate change on the risk of forest and grassland fires in Australia. **Climatic Change**, v. 84, n. 3-4, p. 383-401, 2007.

POSPÍŠIL, P. Molecular mechanisms of production and scavenging of reactive oxygen species by photosystem II. **Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics**, v. 1817, n. 1, p. 218-231, 2012.

PORTER, J. R.; SEMENOV, M. A. Crop responses to climatic variation. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 360, n. 1463, p. 2021-2035, 2005.

PORTILLO-QUINTERO, C. A.; SÁNCHEZ-AZOFEIFA, G. Arturo. Extent and conservation of tropical dry forests in the Americas. **Biological conservation**, v. 143, n. 1, p. 144-155, 2010.

QUERO, J. L. et al. Water-use strategies of six co-existing Mediterranean woody species during a summer drought. **Oecologia**, v. 166, n. 1, p. 45-57, 2011.

QUESADA, M. et al. Succession and management of tropical dry forests in the Americas: Review and new perspectives. **Forest Ecology and Management**, v. 258, n. 6, p. 1014-1024, 2009.

QUIGLEY, M. F.; PLATT, W. J. Composition and structure of seasonally deciduous forests in the Americas. **Ecological Monographs**, v. 73, n. 1, p. 87-106, 2003.

RAO, K.; RAGHAVENDRA, A.; REDDY, K. **Physiology and molecular biology of stress tolerance**. Springer: Dordrecht, Nertherlands, 2006.

RAY, D.; DEY, S. K.; DAS, G. Significance of the leaf area ratio in Hevea brasiliensis under high irradiance and low temperature stress. **Photosynthetica**, v. 42, n. 1, p. 93-97, 2004.

REICH, P. B. The world-wide 'fast–slow'plant economics spectrum: a traits manifesto. **Journal of Ecology**, v. 102, n. 2, p. 275-301, 2014.

REICH, P. B.; BORCHERT, R. Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. **The Journal of Ecology**, p. 61-74, 1984.

ROSSI, S. et al. Effects of a 20-day-long dry period on cambial and apical meristem growth in Abies balsamea seedlings. **Trees**, v. 23, n. 1, p. 85-93, 2009.

ROYER, P. D. et al. Extreme climatic event-triggered overstorey vegetation loss increases understorey solar input regionally: primary and secondary ecological implications. **Journal of Ecology**, v. 99, n. 3, p. 714-723, 2011.

SAATKAMP, A. et al. A research agenda for seed-trait functional ecology. **New Phytologist**, v. 221, n. 4, p. 1764-1775, 2019.

SALA, A.; WOODRUFF, D. R.; MEINZER, F. C. Carbon dynamics in trees: feast or famine?. **Tree physiology**, v. 32, n. 6, p. 764-775, 2012.

SALAZAR-PARRA, C. et al. Climate change (elevated CO₂, elevated temperature and moderate drought) triggers the antioxidant enzymes' response of grapevine cv. Tempranillo, avoiding oxidative damage. **Physiologia plantarum**, v. 144, n. 2, p. 99-110, 2012.

SÁNCHEZ-RODRÍGUEZ, E. et al. Antioxidant response resides in the shoot in reciprocal grafts of drought-tolerant and drought-sensitive cultivars in tomato under water stress. **Plant Science**, v. 188, p. 89-96, 2012.

SANTOS, M. G. et al. Caatinga, the Brazilian dry tropical forest: can it tolerate climate changes?. **Theoretical and Experimental Plant Physiology**, v. 26, n. 1, p. 83-99, 2014.

SCANDALIOS, J. G. Oxidative stress: molecular perception and transduction of signals triggering antioxidant gene defenses. **Brazilian journal of medical and biological research**, v. 38, n. 7, p. 995-1014, 2005.

SCHMITT, F. et al. **Reactive oxygen species: re-evaluation of generation, monitoring and role in stress-signaling in phototrophic organisms**. Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics, v. 1837, n. 6, p. 835-848, 2014.

SCHIMPL, F. C. et al. Physiological responses of young Brazil nut (*Bertholletia excelsa*) plants to drought stress and subsequent rewatering. **Flora**, v. 252, p. 10-17, 2019.

SHARMA, P. et al. Reactive oxygen species, oxidative damage, and antioxidative defense mechanism in plants under stressful conditions. **Journal of Botany**, v.2012, p.1-26, 201

SINGH, R. et al. Reactive oxygen species (ROS): beneficial companions of plants' developmental processes. **Frontiers in plant science**, v. 7, p. 1299, 2016.

SILVA, P. F. N. et al. Photosynthetic pigments and carbohydrates in young Brazil nut (*'Bertholletia excelsa*'HBK) plants exposed to moderate and severe water deficiency. **Australian Journal of Crop Science**, v. 10, n. 7, p. 920, 2016.

SKELLY, D. K. et al. Evolutionary responses to climate change. **Conservation biology**, v. 21, n. 5, p. 1353-1355, 2007.

SOUZA, B. C. de et al. Divergências funcionais e estratégias de resistência à seca entre espécies decíduas e sempre verdes tropicais. **Rodriguésia**, v. 66, n. 1, p. 21-32, 2015.

SOUZA, S. R. et al. Litterfall dynamics along a successional gradient in a Brazilian tropical dry forest. **Forest Ecosystems**, v. 6, n. 1, p. 35, 2019.

SPARKS, J. P.; BLACK, R. A. Regulation of water loss in populations of Populus trichocarpa: the role of stomatal control in preventing xylem cavitation. **Tree physiology**, v. 19, n. 7, p. 453-459, 1999.

SPERRY, J. S. Coordinating stomatal and xylem functioning–an evolutionary perspective. **New Phytologist**, v. 162, n. 3, p. 568-570, 2004.

SPERRY, J. S. et al. Predicting stomatal responses to the environment from the optimization of photosynthetic gain and hydraulic cost. **Plant, cell & environment**, v. 40, n. 6, p. 816-830, 2017.

SPERRY, J. S. et al. The impact of rising CO2 and acclimation on the response of US forests to global warming. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 116, n. 51, p. 25734-25744, 2019.

SUN, Y. et al. Response of plants to water stress: a meta-analysis. **Frontiers in plant science**, v. 11, p. 978, 2020.

SUNDERLAND, T. et al. Global dry forests: a prologue. **International Forestry Review**, v. 17, n. 2, p. 1-9, 2015.

SURESH, H. S.; DATTARAJA, H. S.; SUKUMAR, R. Relationship between annual rainfall and tree mortality in a tropical dry forest: results of a 19-year study at Mudumalai, southern India. **Forest Ecology and Management**, v. 259, n. 4, p. 762-769, 2010.

TAIZ, L. et al. Fisiologia Vegetal. 6. ed. Porto Alegre: Artmed. 2017.

THOMPSON, K. et al. The functional ecology of soil seed banks. Seeds: the ecology of regeneration in plant communities, v. 2, p. 215-235, 2000.

TIETZE, H. S. E. et al. Seed germination and seedling establishment of an invasive tropical tree species under different climate change scenarios. **Austral Ecology**, v. 44, n. 8, p. 1351-1358, 2019.

URIARTE, M. et al. Impacts of climate variability on tree demography in second growth tropical forests: the importance of regional context for predicting successional trajectories. **Biotropica**, v. 48, n. 6, p. 780-797, 2016.

VAN KLINKEN, R. D.; FLACK, L. K.; PETTIT, W. Wet-season dormancy release in seed banks of a tropical leguminous shrub is determined by wet heat. **Annals of Botany**, v. 98, n. 4, p. 875-883, 2006.

VANDVIK, V. et al. Seed banks are biodiversity reservoirs: species–area relationships above versus below ground. **Oikos**, v. 125, n. 2, p. 218-228, 2016.

WALCK, J. L. et al. Climate change and plant regeneration from seed. **Global Change Biology**, v.17, n. 6, p. 2145- 2161, 2011.

WALTERS, Christina; HILL, Lisa M.; WHEELER, Lana J. Dying while dry: kinetics and mechanisms of deterioration in desiccated organisms. **Integrative and Comparative Biology**, v. 45, n. 5, p. 751-758, 2005.

WESTOBY, M. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. **Plant and soil**, v. 199, n. 2, p. 213-227, 1998.

WOLF, A.; ANDEREGG, W. R. L.; PACALA, S. W. Optimal stomatal behavior with competition for water and risk of hydraulic impairment. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 113, n. 46, p. E7222-E7230, 2016.

WRIGHT, I. J. et al. The worldwide leaf economics spectrum. **Nature**, v. 428, n. 6985, p. 821-827, 2004.

YAMORI, W.; HIKOSAKA, K.; WAY, D. A. Temperature response of photosynthesis in C 3, C 4, and CAM plants: temperature acclimation and temperature adaptation. **Photosynthesis research**, v. 119, n. 1-2, p. 101-117, 2014.

ZIPFEL, Cyril. Plant pattern-recognition receptors. **Trends in immunology**, v. 35, n. 7, p. 345-351, 2014.

CAPÍTULO I – BANCO DE SEMENTES DO SOLO DE FLORESTA ESTACIONAL SEMIDECIDUAL EM CENÁRIOS DE MUDANÇAS CLIMÁTICAS

RESUMO

O banco de sementes do solo é um dos mecanismos que garante a perpetuidade da vegetação nas florestas, sendo importante estuda-lo para entender seu comportamento frente às mudanças climáticas no presente e no futuro. Assim, o objetivo deste estudo foi avaliar a germinação e a composição do banco de sementes do solo sob diferentes condições climáticas de um remanescente de Floresta Estacional Semidecidual Submontana. Foi testada a hipótese que o banco de sementes do solo responderá as mudanças climáticas, modificando sua composição e densidade de espécies emergentes. Em 12 parcelas (40 m x 50 m= 2,4 ha) foram coletadas 48 amostras compostas do banco de sementes, sendo 12 repetições para cada um dos quatro tratamentos. Condicionadas em bandejas plásticas, as amostras foram distribuídas em casas de vegetação climatizadas, onde foram estabelecidos dois ambientes de condições climáticas controladas (cenários atual e futuro – Representative Concentration Pathways 8.5 (RCP8.5), com dois níveis de água (capacidade máxima de retenção de água e 50% da capacidade máxima de retenção de água), sendo Cur: cenário atual sem restrição hídrica; Cur_WR: cenário atual com restrição hídrica; RCP8.5: cenário futuro sem restrição hídrica; RCP8.5_WR: cenário futuro com restrição hídrica. A identificação das espécies foi realizada, assim como a obtenção dos parâmetros fitossociológicos (densidade e frequência) e classificações ecológicas (grupo ecológico, síndrome de dispersão e forma de vida). Foram avaliadas, ainda, a área foliar e a produção de massa seca de cada ambiente. Para verificar a influência das mudanças climáticas sobre o banco de sementes foram avaliadas as diferenças na composição, densidade (análise de escala multidimensional não-métrica - NMDS e análise multivariada de similaridade - ANOSIM) e realizadas análises estatísticas (análise de variância (ANOVA)) para avaliar a interação entre os níveis de água e ambientes. Os resultados revelaram diferenças na composição florística entre os cenários atuais e futuro, sendo observado que em todos os ambientes ocorreram espécies exclusivas. No cenário atual houve maior ocorrência de indivíduos e riqueza de espécies, independente da condição hídrica. A espécie invasora Muntingia calabura L. ocorreu em todos os ambientes avaliados. O ambiente RCP8.5_WR foi o que apresentou menor número de indivíduos, menor riqueza de espécies e menor somatório de área foliar e massa seca, mostrando que as condições previstas pelo cenário futuro irão impactar negativamente o banco de sementes do solo das florestas estacionais. O déficit hídrico, o aumento previsto de temperatura e CO₂ resultaram em uma perda no potencial de regeneração do banco de sementes devido à perda da viabilidade das sementes e ao aumento da mortalidade por mudas.

Palavras-chave: aumento de CO₂; crise climática; emergência de plântulas; Floresta Atlântica; produção de biomassa.

ABSTRACT

The soil seed bank is one of the mechanisms that guarantee the perpetuity of vegetation in forests, and it is important to study it to understand its behavior in the face of current and future climate changes. Thus, the objective of this study was to evaluate the germination and composition of the soil seed bank under different climatic conditions of a remnant of Submontane Semideciduous Seasonal Forest. The hypothesis was that the soil seed bank would respond to climate change, modifying its composition and density of emerging species was tested. In 12 plots (40 m x 50 m= 2.4 ha) 48 composite samples of the seed bank were collected, with 12 replicates for each of the four treatments. Conditioned in plastic trays, the samples were distributed in acclimatized greenhouses, where two environments with controlled climatic conditions were established (current and future scenarios - Representative Concentration Pathways 8.5 (RCP8.5)), with two water levels (maximum retention capacity of water and 50% of maximum retention capacity of water), addressed as: Cur: current scenario without water restriction; Cur_WR: current scenario with water restriction; RCP8.5: future scenario without water restriction; RCP8.5_WR: future scenario with water restriction. The identification of species was carried out, as well as determination of phytosociological parameters (density and frequency) and ecological classifications (ecological group, dispersal syndrome and life form). Leaf area and dry mass production of each environment were also evaluated. To verify the influence of climate changes on the seed bank, differences in composition, density (scale analysis non-metric multidimensional ward - NMDS and multivariate analysis of similarity - ANOSIM) and statistical analyzes (analysis of variance (ANOVA)) were performed to assess the interaction between water levels and environments. The results revealed differences in the floristic composition between the current and future scenarios, and it was observed that in all environments there were exclusive species. In the current scenario, there was a greater occurrence of individuals and species richness, regardless of the water condition. The invasive species Muntingia calabura L. occured in all evaluated environments. The RCP8.5_WR environment had the lowest number of individuals, species richness and sum of leaf area and dry mass, showing that the conditions predicted by the future scenario would negatively impact the soil seed bank of seasonal forests. Water deficit and predicted increase in temperature and CO₂ could result in a loss seed bank regeneration potential due to loss of seed viability and increased seedling mortality.

Keywords: CO₂ increase; climate crisis; seedling emergence; Atlantic Forest; biomass production.

1. INTRODUÇÃO

Os ecossistemas de floresta tropical apresentam grande diversidade e complexidade em resposta à seca (BONAL et al., 2016), assim como variabilidade de resposta às condições climáticas entre as espécies (BOUCHER et al., 2020), que condicionam os remanescentes a possibilidade de responderem de diferentes formas às mudanças que ocorrem no clima. A resposta das espécies às mudanças climáticas pode variar da extinção à resiliência (MORITZ; AGUDO, 2013). Pode acontecer com maior frequência, por exemplo, dinâmica de substituição por espécies mais adaptadas, fazer com que a floresta se torne mais resistente, ou pode ocorrer o inverso e a mesma colapsar.

Os bancos de sementes do solo são importantes reservatórios de biodiversidade de espécies e garantia de resiliência das florestas, além de importante papel na composição e estrutura dessas florestas no futuro (VANDVIK et al., 2016; GIORIA et al., 2020; YANG et al., 2021). Todavia, a germinação marca uma transição crítica na vida vegetal, propensa a alta mortalidade, e com isso, espera-se forte pressão seletiva para ajustá-la com precisão às condições ambientais (METZ et al., 2018). Os nichos climáticos das plântulas são mais estreitos quando comparados aos de árvores adultas (BELL et al., 2014; DOBROWSKI et al., 2015), tornando as sementes e as plântulas mais vulneráveis à pertubações (BOUCHER et al., 2020; MA et al., 2020). A persistência das sementes no solo é influenciada pelas características das sementes das espécies que conferem resistência à saída do banco de sementes do solo, e pela exposição a fatores bióticos e abióticos no ambiente de antes e após da dispersão, todas sendo influenciadas pelas condições climáticas (WALCK et al., 2011; LONG et al., 2015).

Com o aumento da concentração de CO₂ na atmosfera, as condições previstas em cenários futuros, como mudanças na temperatura e na disponibilidade hídrica e frequência de incêndio em habitats naturais, podem afetar a dormência, produção e persistência das sementes e, consequentemente, o tempo de germinação, crescimento e sobrevivência das plântulas (WALCK et al., 2011; OOI, 2012; IPCC, 2014; LONG et al., 2015; JIMÉNEZ-ALFARO et al., 2016; BOUCHER et al., 2020). Como consequência do aumento da temperatura do ar, a temperatura e a umidade do solo também se modificam. A temperatura se eleva em ambientes abertos e/ou com vegetação esparsa, especialmente em florestas sazonais, podendo acelerar o declínio da viabilidade das sementes e comprometer as estratégias ecológicas das espécies (OOI et al., 2009; OOI, 2012).

Embora a compreensão da resiliência do banco de sementes frente às mudanças climáticas possa permitir uma base para previsões mais precisas sobre distribuições futuras e desenvolvimento do remanescente florestal, a resposta dos bancos de sementes e sua persistência

à crise climática ainda é pouco compreendida (IBÁÑEZ et al., 2007; WALCK et al., 2011; BYCOVA et al., 2012; OOI, 2012; PANETTA et al., 2018; MA et al., 2020).

Diante disso, fica evidente a importância de estudos sobre a resiliência das sementes e plântulas, no que diz respeito ao seu comportamento de germinação e crescimento em resposta às mudanças ambientais, aumentando nossa capacidade de prever com mais precisão os impactos da crise climática e, consequentemente, novos *insights* de respostas voltadas para a conservação, principalmente dos ecossistemas de florestas estacionais. Assim, o objetivo deste capítulo foi avaliar a germinação e composição do banco de sementes do solo sob diferentes condições climáticas coletado em remanescente de Floresta Estacional Semidecidual Submontana. Para isso, as seguintes hipóteses foram testadas: (i) a composição florística será alterada com as mudanças climáticas; e (ii) os cenários estudados não terão similaridade.

2. MATERIAL E MÉTODOS

O fluxograma metodológico que representa as etapas necessárias para a realização do presente capítulo da tese é apresentado na Figura 1.1.



Figura 1.1 Fluxograma de todas as etapas metodológicas realizadas no capítulo I desta tese. Fonte: a autora.

2.1 Área de estudo

O banco de sementes do solo para realização do estudo foi coletado na Floresta Nacional de Pacotuba (FLONA Pacotuba), localizada no município de Cachoeiro de Itapemirim, Sul do estado do Espírito Santo (20°44'43" S e 41°17'29" O) (Figura 1.2). Com área de 450 ha e altitude de 100 m, é considerado um remanescente florestal de grande relevância para a Floresta Atlântica capixaba (ABREU et al., 2013), especialmente ao longo da bacia do rio Itapemirim.



Figura 1.2 Localização da Floresta Nacional de Pacotuba, Espírito Santo, Brasil (a), Cachoeiro de Itapemirim (b), FLONA de Pacotuba (c). Fonte: a autora.

A vegetação estudada é classificada como Floresta Estacional Semidecidual Submontana (ABREU et al., 2013), caracterizada por duas estações climáticas bem demarcadas, uma chuvosa e outra seca, que condicionam a sazonalidade foliar dos elementos arbóreos dominantes. Essa definição fisionômica confirma a classificação de Köppen para a região, cujo clima enquadra-se no tipo Cwa, apresentando chuva mal distribuída ao longo do ano, com verão chuvoso e inverno seco. Os meses de novembro e dezembro apresentam maior pluviosidade, enquanto no mês de agosto se registra menores índices pluviométricos, sendo a precipitação média anual de 1.200 mm (ALVARES, 2013; INCAPER, 2019). A região é marcada por extensas áreas planas com esparsas e suaves elevações, com afloramentos rochosos em pontos distintos. O solo da região é classificado predominantemente como Latossolo Vermelho-Amarelo Distrófico (LVAd) (ABREU et al., 2013).

2.2 Coleta dos dados

A coleta do banco de sementes do solo foi realizada no mês de junho de 2021, em 12 parcelas de 40 m x 50 m, definidas previamente por Abreu et al. (2013), perfazendo um total de 2,4 ha de área amostral. A parte superficial do solo (primeiros 8 cm) foi coletada de forma

sistemática dentro de cada unidade amostral, com auxílio de um gabarito de madeira (25 cm x $25 \text{ cm x } 8 \text{ cm} = 0,005 \text{ m}^3$) (Figura 1.3a) (BRAGA et al., 2008; KUNZ; MARTINS, 2016). Foram coletadas três amostras aleatórias por parcela para cada tratamento do estudo (quatro tratamentos: dois cenários de condições climáticas controladas e dois níveis de água em cada um deles), sendo em seguida, homogeneizadas a fim de compor uma amostra composta por parcela (12 repetições por tratamento, totalizando 48 amostras), potencializando a representatividade da amostragem (CARMO et al., 2012).



Figura 1.3 Gabarito de madeira utilizado para coleta (a); bandeja plástica contendo solo coletado na Floresta Nacional de Pacotuba com banco de sementes (b) e o controle automatizado dos ambientes das casas de vegetação (c), onde foram alocadas o banco de sementes do solo do remanescente de Floresta Estacional Semidecidual, ES, Brasil. Fonte: a autora.

O material coletado foi acondicionado em sacos plásticos identificados por parcela e posteriormente dispostos em bandejas plásticas perfuradas com dimensões de 43,5 cm x 29,6 cm x 7,5 cm (Figura 1.3b), alocadas em casa de vegetação (Van der Hoeven®), com controle automatizado de ambiente (Figura 1.3c). Em seguida, essas bandejas foram organizadas, aleatoriamente, em bancadas de metal na área experimental do Laboratório de Meteorologia e Ecofisiologia Florestal, da Universidade Federal do Espírito Santo – Jerônimo Monteiro (20°47'25" S, 41°23'48" O), para indução da germinação e crescimento das sementes.

Cada casa de vegetação (um cenário por casa) foi composta por 24 bandejas de banco de sementes do solo (Figura 1.4a). As bancadas de metal possuem formato retangular, com dimensões de 3 m de comprimento, 1,20 m de largura e altura de 1,0 m. Para simular a radiação solar que chega no interior da floresta, como medido no sub-bosque do remanescente, as bancadas foram preparadas para redução da radiação solar, com tela do tipo sombrite (50% de sombra).



Figura 1.4 Distribuição das bandejas (a) e crescimento dos indivíduos (b) do banco de sementes do solo do remanescente de Floresta Estacional Semidecidual, Floresta Nacional de Pacotuba, ES, Brasil, em bancadas de metal preparadas para redução da radiação solar. Fonte: a autora.

Para o controle da contaminação proveniente de diásporos externos foram alocadas nas bancadas, aleatoriamente, bandejas controle com areia esterilizada (Figura 1.4b). A avaliação do banco de sementes do solo foi realizada entre 14 de junho a 13 de novembro de 2021, totalizando um período de cinco meses (155 dias) de emergência.

Em cada tratamento (Cur: cenário atual sem restrição hídrica; Cur_WR: cenário atual com restrição hídrica; RCP8.5: cenário futuro sem restrição hídrica; RCP8.5_WR: cenário futuro com restrição hídrica) foram instalados quatro sensores Type T Thermocouple para medir a temperatura do solo a 2 cm de profundidade (Figura 1.5). Os sensores foram conectados em um multiplex logado ao datalogger (Campbell Scientific Inc, CR-1000), alimentados por bateria 12 V, cujo carregamento foi mantido por meio de placa solar de 10 w. O datalogger foi programado para coletar dados a cada dez segundos e registrar média a cada cinco minutos.



Figura 1.5 Distribuição dos sensores Type T Thermocouple (a) e detalhe da instalação (b) no banco de sementes do solo do remanescente de Floresta Estacional Semidecidual, Floresta Nacional de Pacotuba, ES, Brasil, em bancadas de metal preparadas para redução da radiação solar. Fonte: a autora.

A temperatura superficial horária ao longo do dia do solo foi obtida no início do experimento por meio de imagens térmicas obtidas utilizando uma câmera termográfica modelo FLIR T430sc (FLIR Systems, Wilsonville, OR, EUA), com resolução de 320×240 pixels (Figura 1.6). A distância entre a câmera e as bandejas foi ajustada em 0,4 m e a emissividade utilizada foi de 0,96. As imagens foram processadas com o auxílio do *software* FLIR tools.



Figura 1.6 Coleta das fotos utilizando a câmera termográfica (a) e detalhes da foto obtida (b) do banco de sementes do solo do remanescente de Floresta Estacional Semidecidual, Floresta Nacional de Pacotuba, ES, Brasil. Fonte: a autora.

2.3 Definição dos cenários climáticos

Para verificar o impacto das mudanças climáticas no banco de sementes do solo foram utilizados dois cenários distintos: o cenário atual (Cur) e o cenário futuro (RCP8.5). O primeiro foi representado pelo clima atual da FLONA de Pacotuba. Os dados climáticos para esse cenário

foram estabelecidos utilizando as normais climáticas da estação meteorológica mais próxima do remanescente fornecidos pelo Instituto Nacional de Meteorologia (INMET), localizada no distrito de Rive, município de Alegre, Espírito Santo. Os valores médios, mínimos e máximos da temperatura (Tar) e umidade relativa foram obtidos para construção das curvas de variação da Tar e do déficit de pressão de vapor d'água no ar (DPV) ao longo do dia no interior da casa de vegetação (Figura 1.7).

A manutenção das condições microclimáticas no interior das casas de vegetação deste cenário foi controlada pelo sistema de resfriamento evaporativo (*pad cooling*), ar-condicionado, aquecedores e sistema de umidificação por micro aspersão de água no ar, que foram acionados por controladores de temperatura (Full Gauge®, MT-543Ri plus) e de umidade (Full Gauge®, AHC-80 plus).

O segundo cenário (futuro) foi elaborado com base na projeção da alteração climática do *Representative Concentration Pathways* 8.5 (cenário RCP8.5) para o período 2081 a 2100, descritos no quinto relatório (AR5) do *Intergovernmental Panel on Climate Change* (IPCC, 2013). Os RCPs compreendem quatro cenários de emissões que levam a quatro níveis de forçamento radiativo ao longo do século XXI e o nome de cada cenário é dado conforme o valor do forçamento em W m⁻², 2,6; 4,5; 6,0 e 8,5 (IPCC, 2014). Para o presente estudo foi considerado o cenário que representa maior pessimismo, RCP8.5, de alta emissão e um baixo nível tecnológico de mitigação (IPCC, 2014). O RCP8.5 se caracteriza pela crescente emissão de gases de efeito estufa, levando uma concentração de 936 ppm de CO₂ e um forçamento radiativo de 8,5 W m⁻² até 2100. A superfície terrestre global terá um aquecimento entre 2,6 e 4,8 °C, conforme a região (IPCC, 2014). Neste cenário, as curvas de variação da Tar e DPV foram obtidas a partir do incremento dos valores da projeção do cenário climático futuro com os valores das normais climáticas da estação meteorológica mais próxima do remanescente (Figura 1.7).



Figura 1.7 Variação horária da temperatura média do ar e déficit de pressão de vapor (DPV), durante o período experimental (14 de junho de 2021 a 13 de novembro de 2021) para os cenários atual (Cur) e futuro (RCP8.5) no interior da casa de vegetação climatizada. Fonte: a autora.

A caracterização do microclima dos diferentes cenários foi realizada por meio do uso de estações meteorológicas automáticas instaladas no interior das casas de vegetação (Tabela 1.1). As estações foram compostas por sensores de temperatura e umidade relativa do ar modelo CS500 (Campbell Scientific, Inc., Logan, UT, USA). Os dados foram armazenados em um datalogger modelo CR-10x (Campbell Scientific, Inc., Logan, UT, USA) cujas leituras de dados foram realizadas a cada dez segundos e o armazenamento dos valores médios a cada cinco minutos. O DPV foi obtido por meio da diferença entre a pressão de saturação de vapor d'água (es) e a pressão parcial de vapor d'água (ea) o DPV. A "es" foi calculada a partir da equação de Tetens (PEREIRA et al., 2002), e o "ea" pelo produto entre a umidade relativa e es. As projeções de mudanças climáticas para o cenário RCP8.5 apresentam um incremento na média de temperatura de 4,2 °C para a região estudada (Figura 1.7).

A programação da variação da temperatura e da umidade relativa do ar dos sistemas de controle foi monitorada por meio da utilização do software Sistrad®. Para manter as condições ambientais desejadas em cada casa de vegetação do estudo, o sistema de controle da temperatura era alterado a cada 30 minutos no período diurno e a cada uma hora no período noturno. Já para a umidade desejada foi programada um valor fixo.

Variévais aliméticas	Cur	RCP8.5				
vanavers enniaticas	Temperatu	ıra do ar (°C)				
Tmín	21,3	23,6				
$T_{m\acute{e}d}$	25,5	29,7				
$T_{máx}$	31,7	38,4				
	Umidade relativa do ar (%)					
UR _{mín}	49,0	44,1				
UR _{méd}	67,1	64,9				
UR _{máx}	79,7	81,4				
	Déficit de pressão de vapor do ar (kPa)					
DPV _{mín}	0,5	0,6				
DPV _{méd}	1,1	1,8				
DPV _{máx}	2,3	3,8				

Tabela 1.1 Caracterização microclimática dos Cenários simulados nas casas de vegetação climatizadas, no período de 14 de junho de 2021 a 13 de novembro de 2021, para os cenários atual (Cur) e futuro (RCP8.5). Em que: T =. T: temperatura do ar, UR: umidade relativa do ar; e DPV: déficit de pressão de vapor do ar (mínimas, médias e máximas).

A casa de vegetação possui sistema de injeção de CO_2 , onde foi acionado diariamente das 8h às 17h no cenário futuro. Foi realizado o monitoramento da concentração de CO_2 e possíveis ajustes dentro de cada casa de vegetação todos os dias às 8h e 12h com auxílio de um analisador portátil de CO_2 (marca Testo AG, modelo testo 535). Neste estudo, os valores médios de concentração de CO_2 dos cenários foram de 399 ppm para o Cur e de 808 ppm para o RCP8.5 (Figura 1.8).



Figura 1.8 Concentração de dióxido de carbono (CO₂) durante todo o período amostral (14 de junho de 2021 a 13 de novembro de 2021) para os cenários atual (Cur) e futuro (RCP8.5) no interior da casa vegetação climatizada. Fonte: a autora.

2.4 Níveis de água

O IPCC (2013) prevê, ainda, alterações da precipitação e da umidade no solo. Dessa forma, em cada cenário foram mantidos dois níveis de irrigação: bandejas irrigadas (consideradas como controle: não estressadas) e bandejas com 50% da capacidade máxima de retenção de água do solo (estressadas), para avaliar a tolerância do banco de sementes ao estresse hídrico. O controle dos níveis de disponibilidade hídrica foi realizado pelo método gravimétrico (pesagem das unidades experimentais), considerando-se a massa de cada bandeja. As pesagens foram realizadas diariamente com o auxílio de uma balança digital modelo 9094C/6 (Toledo do Brasil, São Bernardo do Campo, SP, Brasil), com precisão de 0,005 kg e a água perdida pela evapotranspiração foi reposta para manutenção do nível de disponibilidade hídrica definido (FREIRE et al., 1980).

Para a disponibilidade hídrica da bandeja foi avaliada a capacidade máxima de retenção de água (CRA) do banco de sementes do solo da seguinte forma: foram coletadas amostras do banco de sementes antes de iniciar o experimento (amostra controle). A amostra controle foi saturada com água e após a livre drenagem foi pesada para caracterização do peso saturado.

Posteriormente, a amostra controle foi levada à estufa de circulação forçada com temperatura a 105 °C por 24 horas, para determinação do seu peso seco. A partir disso foi calculado o valor da CRA por meio da equação:

CRA = Pvs - Pv - [(Psv*Pas)/Pa](1)

Em que: Pvs = peso da bandeja com o banco de sementes do solo saturado (g); Pv = peso da bandeja vazia (g); Psv = peso do banco de sementes do solo na bandeja (g); Pas = peso da amostra controle seca (g); Pa = peso da amostra controle saturada (g).

2.5 Área foliar e produção de massa seca

A área foliar (m²) de cada cenário estabelecido neste estudo foi determinada com o auxílio de um medidor de área foliar LI-3100 (Li-Cor, USA). As folhas de todos os indivíduos de cada cenário foram destacadas para realização da análise para verificar diferenças.

Para a determinação da produção de massa seca do caule (g), massa seca das folhas (g) e massa seca da raiz (g) de cada tratamento, o material vegetal de cada indivíduo foi seccionado e condicionados separadamente em sacos de papel para estufa de circulação forçada de ar a temperatura de 65 °C, até atingir a massa constante. As raízes foram lavadas para a retirada do excesso de solo. Após a secagem, a massa seca de cada indivíduo foi pesada em balança analítica digital com precisão de 0,0001 g. As análises descritas foram realizadas ao fim da avaliação das plantas germinadas no período de emergência.

2.6 Análise de dados

O método de emergência de plântulas (BROWN, 1992) foi adotado para realização das avaliações durante os cincos meses de experimentação, com o objetivo de acompanhar a germinação e o crescimento das plântulas germinadas do banco de sementes. Os indivíduos foram identificados por comparação com coleções didáticas de estudos de regeneração natural e banco de sementes de projetos desenvolvidos no Núcleo de Pesquisa Científica e Tecnológica em Meio Ambiente, Silvicultura e Ecologia (NUPEMASE). Ademais, foram utilizados guias ilustrados de plântulas e mudas publicados no Brasil (e. g. VIANI, 2007), além do auxílio de herbários virtuais como JABOT (jabot.jbrj.gov.br) e Reflora (reflora.jbrj.gov.br) e da coleção física do herbário CAP da Universidade Federal do Espírito Santo, que apresenta materiais testemunhos registrados em florestas estacionais da região sul do Espírito Santo. Devido à dificuldade inerente à identificação de materiais juvenis pelas plântulas apresentarem alta diferenciação morfológica, espécimes sem identificação permaneceram como indeterminadas.

As famílias das angiospermas foram classificadas utilizando-se o sistema APG IV (THE ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP, 2016) e as nomenclaturas das espécies, sinonímias e autorias foram checadas, prioritariamente, na plataforma da lista da Flora e Funga do Brasil (www.reflora.jbrj.gov.br – ver BFG, 2022) e adicionalmente na base de dados *Missouri Botanical Garden* (tropicos.org).

Os indivíduos identificados e devidamente analisados foram removidos das bandejas, para favorecer a germinação de outras sementes e evitar a contaminação das amostras com propágulos produzidos pelas plantas germinadas. Aqueles não identificados, que atingiram um elevado grau de desenvolvimento ou, ocasionalmente, o estágio reprodutivo, também foram removidos das bandejas e transplantados para tubetes de polietileno com furos para drenagem da água e posterior identificação.

Após a identificação, as espécies foram classificadas quanto: 1) ao grupo ecológico, em pioneiras, secundárias iniciais e secundárias tardias (GANDOLFI; LEITÃO FILHO; BEZERRA, 1995), a partir de consultas a artigos científicos e observações em campo; 2) à síndrome de dispersão de sementes, em anemocóricas, autocóricas e zoocóricas (VAN DER PIJL, 1982 e JUDD et al., 2009); e 3) à forma de vida, em árvore, arbusto e erva, com base em observações de campo e informações constantes na base de dados online da Flora e Funga do Brasil (www.reflora.jbrj.gov.br).

Os parâmetros fitossociológicos (densidade e frequência), utilizados para descrição estrutural da comunidade, foram calculados de acordo com Mueller-Dombois e Ellenberg (1974) para o banco de sementes de cada cenário estudado utilizando o *software* R.3.2.2 (R-Core-Team, 2017). Para estimativa da diversidade e equabilidade de espécies do banco de sementes em cada cenário estudado, foram calculados os índices de Shannon, Simpson e a equabilidade de Pielou (MAGURRAN, 2013), utilizando o pacote "*vegan*" (OKSANEN et al., 2017) do software R.3.2.2 (R-Core-Team, 2017).

As riquezas de espécies nos quatro ambientes amostrados foram avaliadas em relação ao número de indivíduos e unidades amostrais utilizando as curvas de rarefação e extrapolação individuais. As riquezas foram construídas usando o primeiro número de Hill (riqueza de espécies, q= 0) (CHAO et al., 2014). Extrapolações foram feitas a partir dos dados de abundância, considerando entre duas e três vezes o tamanho total da amostra por tipo do ambiente (COLWELL et al., 2012). A rarefação/extrapolação com base nos indivíduos e unidades amostrais foram calculadas usando o pacote "*iNEXT*" (HSIEH; MA; CHAO, 2016). A rarefação foi estimada como a média de 100 execuções de *bootstrapping* replicadas para estimar intervalos de confiança de 95%. Sempre que os intervalos de confiança de 95% não se sobrepuseram, o número de espécies diferiu significativamente em p <0,05 (COLWELL et al., 2012). As análises foram realizadas no *software* R.3.2.2 (R-Core-Team, 2017).

Foi realizada a análise de escala multidimensional não-métrica (NMDS) para verificar possíveis diferenças na similaridade de espécies entre as bandejas dos cenários estudados. A análise multivariada de similaridade (One-way ANOSIM) foi empregada para averiguar as diferenças na composição entre os cenários utilizando a distância euclidiana com 9.999 permutações, e nível de significância 0,01 (CLARKE, 1993). As análises foram realizadas no *software* R.3.2.2 (R-Core-Team, 2017).

Dentro de cada cenário foi adotado um delineamento inteiramente casualizado (DIC), tendo os níveis de disponibilidade hídrica e os diferentes cenários climáticos como tratamentos. Os dados foram testados para verificar se atendem aos pressupostos da normalidade dos resíduos e da homogeneidade das variâncias. Os dados obtidos foram submetidos à análise de variância (ANOVA) para avaliar a interação entre os níveis de água e ambientes. As médias de cada tratamento foram comparadas pelo teste de Tukey ($p \le 0,05$). Quando os dados não atenderam aos pressupostos da normalidade dos resíduos (teste de Shapiro-Wilk) e da homogeneidade das variâncias (teste de homocedasticidade de Levene), a variável foi submetida ao teste não-paramétrico de comparações múltiplas de Kruskal-Wallis, a fim de detectar diferenças significativas entre os tratamentos. Esta análise, assim como os testes preliminares de normalidade e homocedasticidade, foram realizados com o auxílio do pacote "*stats*" do *software* R.3.2.2 (R-Core-Team, 2017).

3. RESULTADOS

3.1 Temperatura do solo e consumo de água

A temperatura média superficial do solo ao longo do dia nos quatro tratamentos apresentou mínimas ao redor de 06h (Cur: 19,4 °C; Cur_WR: 19,2 °C; RCP8.5: 21 °C e RCP8.5_WR: 21,8 °C) e máximas ao redor das 12h (Cur: 28,8 °C; Cur_WR: 29,8 °C; RCP8.5: 32,6 °C e RCP8.5_WR: 37,5 °C) (Figura 1.9a). Temperaturas mais elevadas foram observadas nos tratamentos do cenário futuro, especialmente no tratamento com restrição hídrica.

No interior do banco de sementes do solo, a 2 cm de profundidade, a temperatura corrobora com a temperatura superficial (Figura 1.9b). As temperaturas mais amenas foram encontradas no horário das 05h (Cur: 21,3 °C; Cur_WR: 21,4 °C; RCP8.5: 22,5 °C e RCP8.5_WR: 23 °C), enquanto as mais elevadas no horário das 12h (Cur: 29,5 °C; CurWR: 29,9 °C; RCP8.5: 34 °C e RCP8.5_WR: 35,4 °C).



Figura 1.9 Temperatura superficial do solo ao longo do dia (a) e temperatura média horária do solo a 2 cm de profundidade (b) ao longo do experimento do banco de sementes do solo do remanescente de Floresta Estacional Semidecidual, Floresta Nacional de Pacotuba, ES, Brasil, em casa de vegetação climatizada. Fonte: a autora.

Com temperaturas mais elevadas nos cenários futuros, o consumo total de água ao longo do experimento foi maior nos tratamentos RCP8.5 (283,4 mm) e RCP8.5_WR (221,1 mm), seguidos pelos ambientes Cur (106,5 mm) e Cur_WR (80,9 mm) (Figura 1.10). A elevação de temperatura no cenário futuro indica um consumo aproximado de duas vezes mais água que no cenário atual.



Figura 1.10 Consumo total de água (evapotranspiração) acumulado durante todo o período experimental do banco de sementes do solo do remanescente de Floresta Estacional Semidecidual, Floresta Nacional de Pacotuba, ES, Brasil. Fonte: a autora.

3.2 Composição e diversidade do banco de sementes do solo

O número total de propágulos germinados foi de 841 (densidade de 280 sementes.m-²), distribuídos entre os diferentes cenários (Figura 1.11 e Tabela 1.2). Todos os indivíduos estão distribuídos em 34 famílias botânicas e 75 gêneros. Nestes níveis taxonômicos encontram-se 89

espécies, 21 morfotipos identificados em nível de gênero, oito morfotipos em nível de família e 23 morfotipos indeterminados (Tabela 1.3). Para o remanescente total, o índice de diversidade de Simpson (C) foi de 0,79 e o índice de equabilidade de Pielou (J') foi de 0,57.



Figura 1.11 Germinação nos ambientes estudados do banco de sementes do solo após 155 dias. Floresta Estacional Semidecidual, na Floresta Nacional de Pacotuba, ES, Brasil. Cur: cenário atual sem restrição hídrica; Cur WR: cenário atual com restrição hídrica; RCP8.5: cenário futuro sem restrição hídrica; RCP8.5 WR: cenário futuro com restrição hídrica. Fonte: a autora.

	Cur	Cur_WR	RCP8.5	RCP8.5_WR
Número de indivíduos	371	335	105	31
Densidade de sementes (m ²)	494	446	140	41
Total de famílias	21	19	23	11
Total de espécies	42	39	32	14
versidade de Shannon (nats.ind ⁻¹)	1,95	2,42	2,78	2,21
Diversidade de Simpson	0,66	0,81	0,90	0,83
Fauabilidade de Pielou	0.52	0.66	0.80	0.83

Tabela 1.2 Resultados da florística e índices de diversidade de Shannon, diversidade de Simpson e equabilidade de Pielou obtidos nos cenários estudados. Floresta Estacional Semidecidual, na F **?**: **?**: C C

Por meio do diagrama de Veen, observa-se espécies que aparecem exclusivamente em cada um dos tratamentos estudados (Figura 1.12). O cenário atual sem restrição hídrica foi o ambiente que obteve maior exclusividade de espécies (24 ssp.), seguida pelo cenário atual com restrição hídrica (22) e posteriormente pelo cenário futuro sem (16) e com restrição hídrica (6). No total, os quatro cenários compartilharam apenas seis espécies.



Figura 1.12 Compartilhamento das espécies do banco de sementes do solo nos ambientes estudados pelo diagrama de Veen em remanescente de Floresta Estacional Semidecidual, na Floresta Nacional de Pacotuba, ES, Brasil. Cur: cenário atual sem restrição hídrica; Cur WR: cenário atual com restrição hídrica; RCP8.5: cenário futuro sem restrição hídrica; RCP8.5 WR: cenário futuro com restrição hídrica. Fonte: a autora.

Juntando todos os tratamentos, as famílias botânicas que se destacaram em termos de riqueza (espécies e morfotipos) foram Asteraceae (13 spp.), Solanaceae (8), Cyperaceae (3), Euphorbiaceae (3) e Poaceae (3) (Tabela 1.3). Juntas, essas famílias concentram cerca de 45% de todas as espécies e morfoespécies identificadas. Todas as demais famílias foram representadas por apenas uma ou duas espécies cada uma. No ambiente Cur as famílias de maior riqueza foram Asteraceae (6 spp.), Solanaceae (5) e Urticaceae (2). Em Cur_WR foram as famílias Asteraceae (5 spp.), Solanaceae (5) e Apocynaceae, Euphorbiaceae, Piperaceae e Urticaceae com duas espécies cada. Já em RCP8.5 destacaram-se Asteraceae (5 spp.), Solanaceae (3) e Poaceae (2). Por fim, no ambiente RCP8.5_WR as famílias Fabaceae e Solanaceae apresentaram duas espécies cada.

A maior abundância de indivíduos para todo o esforço amostral foi obtida pela família Muntingiaceae (364 indivíduos), seguida de Solanaceae (99), Piperaceae (56), Urticaceae (52), Melastomataceae (46) e Euphorbiaceae (44). A família mais abundante foi representada por apenas uma espécie, considerada exótica e com potencial de invasão, *Muntingia calabura* L., que emergiu em todos os ambientes estudados (Tabela 1.3).

As espécies com maior abundância foram *M. calabura* (364 indivíduos), *Solanum asperum* Rich (68), *Piper* cf. *amplum* Kunth (46), *Cecropia glaziovii* Snethl. (43) e *Tovomitopsis paniculata* (Spreng.) Planch. & Triana (41), que juntas representam aproximadamente 67% dos indivíduos. Em relação aos ambientes estudados, *M. calabura* foi mais abundante no cenário atual (Cur: 211 e Cur_WR: 133), enquanto no cenário futuro (RCP8.5: 16 e RCP8.5_WR: 11) foi *S. asperum*. Ambas foram amostradas em todas as áreas e são as duas primeiras espécies de

maior abundância, evidenciando a alta proliferação de sementes destas espécies (zoocoria). As demais espécies que apareceram em todos os ambientes estudados foram *Gamochaeta americana* (Mill.) Wedd, *Trema micrantha* (L.) Blume, *Solanum cordifolium* Dunal e *Cecropia glaziovii* Snethl. Espécies que apresentaram apenas um indivíduo, representam 67% das espécies e morfotipos identificados (Tabela 1.3).

As ervas foram a forma de vida que mais contribuiu para a riqueza de espécies e morfotipos no banco de sementes em todos os ambientes estudados, totalizando 20 espécies, seguidas pelos arbustos (7 spp.) e árvores (6). As árvores foram a forma de vida com maior abundância, devido à alta representatividade de *M. calabura* (79% dos indivíduos pertencentes a este táxon).

A síndrome de dispersão que apresentou maior número de espécies foi a zoocórica, representando 51% das espécies classificadas, seguido da anemocórica (33%). Em todos os ambientes estudados a zoocoria foi a forma de dispersão mais representativa.

Quanto ao grupo ecológico, predominaram espécies de estágio sucessional inicial para todos os ambientes. Cerca de 84% dessas espécies são pioneiras, sendo este grupo a maioria também em termos de abundância de indivíduos (81%), principalmente devido à densidade de *M. calabura*. Em contrapartida, foram amostrados poucos indivíduos pertencentes ao grupo das secundárias iniciais e tardias, podendo relacionar-se com o tipo de sementes que não compõe o banco de sementes do solo. Tabela 1.3 Lista de espécies do banco de sementes do solo de um remanescente de Floresta Estacional Semidecidual, da Floresta Nacional de Pacotuba, ES, Brasil, categorizadas quanto à forma de vida (Arb= arbusto; Árv= árvore; Liana = liana/trepadeira; Erva), quanto ao grupo ecológico (Pi= pioneira; SI= secundária inicial; ST= secundária tardia; SC= sem classificação) e quanto à síndrome de dispersão (Ane= anemocórica; Aut= autocórica; Zoo= zoocórica). Cur: cenário atual sem restrição hídrica; Cur_WR: cenário atual com restrição hídrica; RCP8.5: cenário futuro sem restrição hídrica; RCP8.5_WR: cenário futuro com restrição hídrica.

Família/Espécie	Forma	Grupo	Síndrome		Nº de ir	ndivíduos	
	de vida	ecológico	de dispersão	Cur	Cur_WR	RCP8.5	RCP8.5_WR
Anacardiaceae							
Anacardiaceae sp.	-	-	-	0	1	0	0
Annonaceae							
Annonaceae sp.	-	-	-	0	0	0	3
Apocynaceae							
Apocynaceae sp.	-	-	-	0	1	0	0
<i>Oxypetalum</i> sp.	-	-	-	0	2	1	0
Araceae							
Araceae sp.	-	-	-	1	0	0	0
Aristolochiaceae							
Aristolochia bahiensis F.González	Liana	Pi	Ane	1	1	1	0
Asteraceae							
Ageratum conyzoides L.	Erva	-	Ane	2	0	1	0
Asteraceae sp.	-	-	-	1	0	0	0
Bidens squarrosa Kunth	Erva	Pi	Zoo	0	0	2	0
Cyanthillium cinereum (L.) H.Rob.	Erva	Pi	Ane	0	1	0	0
Erechtites hieracifolius (L.) Raf. ex DC.	Erva	Pi	Ane	0	1	0	0
Gamochaeta americana (Mill.) Wedd.	Erva	Pi	Ane	6	4	2	2
Mikania micrantha Kunth	Liana	-	-	1	0	0	0
<i>Mikania</i> sp.	-	-	-	0	0	1	0
Mikania sp. 2	-	-	-	0	1	0	0
Mikania sp. 3	-	-	-	1	0	0	0
Pluchea sagittalis (Lam.) Cabrera	Erva	-	Ane	0	1	0	0
							Continua

Continuação (Tabela 3)							
Pseudognaphalium sp.	-	-	_	0	0	1	0
Vernonanthura polyanthes (Sprengel) Vega &	Δrb	_	Δne	1	0	0	0
Dematteis	MU		Anc	1	0	0	0
Cannabaceae							
Trema micrantha (L.) Blume	Arb/ Árv	Pi	Zoo	12	15	9	1
Clusiaceae							
Tovomitopsis paniculata (Spreng.) Planch. & Triana	Árv	ST	Zoo	21	19	1	0
Convolvulaceae							
<i>Ipomoea</i> sp.	-	-	-	0	1	0	0
<i>Ipomoea</i> sp.2	-	-	-	0	0	1	0
Curcubitaceae							
Curcubitaceae sp.	-	-	-	0	0	1	0
Cyperaceae							
Cyperus brevifolius (Rottb.) Endl. ex Hassk.	Erva	Pi	Aut	3	0	0	0
Cyperus sp.	Erva	-	-	0	1	0	0
Cyperus sp.2	Erva	-	-	0	0	1	0
Euphorbiaceae							
Aparisthmium cordatum (A.Juss.) Baill.	Arb/ Árv	SI	Zoo	1	34	0	0
Cnidoscolus oligandrus (Müll.Arg.) Pax	Árv	-	Zoo	0	4	0	1
Croton sp.	-	-	-	4	0	0	0
Fabaceae							
Fabaceae sp.	-	-	-	0	0	0	1
Schizolobium parahyba (Vell.) Blake	Árv	Pi	Ane	0	0	1	1
Heliconiaceae							
Heliconiaceae sp.	-	-	-	0	1	0	0
Lamiaceae							
Leonurus japonicus Houtt.	Erva	Pi	-	0	0	1	0
Leonurus sp.				1	0	0	0
Linderniaceae							

Continua...

Continuação (Tabela 3)

Torenia thouarsii (Cham. & Schltdl.) Kuntze	Erva	Pi	Aut	0	0	17	0
Loganiaceae							
Spigelia asperifolia Progel	Erva	Pi	Aut	2	1	4	0
Malvaceae							
<i>Triumfetta</i> sp.	-	-	-	7	9	2	0
Melastomataceae							
Clidemia hirta (L.) D.Don	Arb	Pi	Zoo	1	4	0	0
Moraceae							
Ficus sp.	-	-	-	1	0	0	0
Muntingiaceae							
Muntingia calabura L.	Árv	Pi	Zoo	211	133	19	1
Onagraceae							
Ludwigia sp.	-	-	-	1	0	0	0
Oxalidaceae							
Oxalis corniculata L.	Erva	Pi	Aut	0	0	1	0
Passifloraceae							
Passiflora sp.	-	-	-	0	0	0	1
Phyllanthaceae							
Phyllanthus niruri L.	Erva	Pi	Zoo	0	0	1	0
Phytolaccaceae							
<i>Phytolacca</i> cf. <i>americana</i> L.	Arb	Pi	Zoo	0	1	2	0
Piperaceae							
Piper cf. amplum Kunth	Arb	-	Zoo	20	23	3	0
Piper sp.	-	-	-	0	10	0	0
Plantaginaceae							
Stemodia verticillata (Mill.) Hassl.	Erva	Pi	Aut	1	0	0	0
Scoparia dulcis L.	Erva	Pi	Aut	0	0	1	0
Poaceae							

Continua...

Continuação (Tapela :

Eragrostis cf. polytricha Nees	Erva	Pi	Ane	0	0	0	1
Urochloa mutica (Forssk.) T.Q.Nguyen	Erva	Pi	Ane	0	0	1	0
Megathyrsus maximus (Jacq.) B.K.Simon &	Frva	Pi	Δne	0	0	1	0
S.W.L.Jacobs	Liva	11	Mic	0	0	I	0
Rutaceae							
Zanthoxylum rhoifolium Lam.	Árv	Pi	Zoo	1	4	0	0
Solanaceae							
Cestrum sp.	Arb/ Árv	-	-	0	1	0	0
Physalis sp.	-	-	-	1	0	0	0
Solanum americanum Mill.	Erva	SI	Zoo	3	0	2	0
Solanum asperum Rich.	Arb/ Árv	SI	Zoo	24	17	16	11
Solanum atropurpureum Schrank	Arb	-	Zoo	0	1	0	0
Solanum cordifolium Dunal	Arb	Pi	Zoo	9	6	2	4
<i>Solanum</i> sp.	-	-	-	1	0	0	0
Solanum sp. 2	-	-	-	0	1	0	0
Urticaceae							
Cecropia glaziovii Snethl.	Árv	Pi	Zoo	16	19	6	2
Cecropia hololeuca Miq.	Arb	Pi	Zoo	3	6	0	0
Verbenaceae							
Priva bahiensis A.DC.	Erva	Pi	-	1	0	0	0
Vitaceae							
Cissus sp.	-	-	-	0	1	0	0
Indeterminado							
Indet.	-	-	-	0	0	1	0
Indet. 2	-	-	-	0	0	1	0
Indet. 3	-	-	-	0	0	1	0
Indet. 4	-	-	-	0	0	0	1
Indet. 5	-	-	-	0	0	0	1
Indet. 6	-	-	-	1	0	0	0

Continua...

Continuação (Tabela 3)								
Indet. 7	-	_	_	1	0	0	0	-
Indet. 8	-	-	-	1	0	0	0	
Indet. 9	-	-	-	0	1	0	0	
Indet. 10	-	-	-	1	0	0	0	
Indet. 11	-	-	-	1	0	0	0	
Indet. 12	-	-	-	1	0	0	0	
Indet. 13	-	-	-	1	0	0	0	
Indet. 14	-	-	-	0	1	0	0	
Indet. 15	-	-	-	0	1	0	0	
Indet. 16	-	-	-	1	0	0	0	
Indet. 17	-	-	-	0	2	0	0	
Indet. 18	-	-	-	0	3	0	0	
Indet. 19	-	-	-	0	1	0	0	
Indet. 20	-	-	-	1	0	0	0	
Indet. 21	-	-	-	0	1	0	0	
Indet. 22	-	-	-	0	1	0	0	
Indet. 23	-	-	-	0	1	0	0	

3.3 Área foliar e produção de massa seca

O somatório da área foliar apresentou diferenças significativas entre os tratamentos pelo teste não paramétrico de Kruskal-Wallis (p<0,05) (Figura 1.13). O cenário RCP8.5_WR, que apresentou menor somatório de área foliar total (1,85 m²), diferiu estatisticamente dos demais tratamentos (RCP8.5_WR x Cur: Kruskal-Wallis= 0,00069; RCP8.5_WR x Cur_WR: Kruskal-Wallis= 0,0013, p<0,05; RCP8.5_WR x RCP8.5: Kruskal-Wallis= 0,0023). Os tratamentos Cur, Cur_WR e RCP8.5 não apresentaram diferenças significativas entre eles.



Figura 1.13 Teste não paramétrico de Kruskal-Wallis (p<0,05) do somatório da área foliar (m²) dos quatro ambientes estudados (Cur, Cur_WR, RCP8.5 e RCP8.5_WR). Floresta Estacional Semidecidual, na Floresta Nacional de Pacotuba, ES, Brasil. Cur: cenário atual sem restrição hídrica; Cur WR: cenário atual com restrição hídrica; RCP8.5: cenário futuro sem restrição hídrica; RCP8.5 WR: cenário futuro com restrição hídrica. Fonte: a autora.

O teste não paramétrico de Kruskal-Wallis (p<0,05) revelou diferenças significativas entre os tratamentos estudados em relação à massa seca das folhas, dos caules e massa seca total dos indivíduos (Figura 1.14). O teste não mostrou diferenças significativas entre os tratamentos para a massa seca das raízes (Kruskal-Wallis= 0,081, p<0,05). Corroborando com os resultados encontrados para a área foliar, o ambiente RCP8.5_WR se diferiu estatisticamente dos demais ambientes para massa seca das folhas (RCP8.5_WR x Cur: Kruskal-Wallis= 0,0059; RCP8.5_WR x Cur_WR: Kruskal-Wallis= 0,014; RCP8.5_WR x RCP8.5: Kruskal-Wallis= 0,0099), dos caules (RCP8.5_WR x Cur: Kruskal-Wallis= 0,0083; RCP8.5_WR x Cur_WR: Kruskal-Wallis= 0,034; RCP8.5_WR x RCP8.5: Kruskal-Wallis= 0,022; RCP8.5_WR x Cur_WR: Kruskal-Wallis= 0,022; RCP8.5_WR x Cur_WR: Kruskal-Wallis= 0,045; RCP8.5_WR x RCP8.5: Kruskal-Wallis= 0,016). Não houve diferenças significativas entre os outros tratamentos estudados.



Figura 1.14 Teste não paramétrico de Kruskal-Wallis (p<0,05) da massa seca das folhas (a), dos caules (b) e massa seca total (c) dos indivíduos dos quatro ambientes estudados (Cur, Cur_WR, RCP8.5 e RCP8.5_WR). Floresta Estacional Semidecidual, na Floresta Nacional de Pacotuba, ES, Brasil. Cur: cenário atual sem restrição hídrica; Cur WR: cenário atual com restrição hídrica;

RCP8.5: cenário futuro sem restrição hídrica; RCP8.5 WR: cenário futuro com restrição hídrica. Fonte: a autora.

3.4 Similaridade Florística

O teste não paramétrico de Kruskal-Wallis (p<0,05) revelou diferenças significativas entre os tratamentos estudados em relação à densidade dos indivíduos (Figura 1.15). O cenário Cur apresentou maior média, diferindo da densidade dos ambientes RCP8.5 e RCP8.5_WR (Cur x RCP8.5: Kruskal-Wallis= 0,0041; Cur x RCP8.5_WR: Kruskal-Wallis= 0,0001, p<0,05) e não se diferindo estatisticamente de Cur_WR (Cur x Cur_WR: Kruskal-Wallis= 0,69, p<0,05). O Cur_WR se diferiu estatisticamente dos tratamentos futuros (Cur_WR x RCP8.5: Kruskal-Wallis= 0,014; Cur_WR x RCP8.5_WR: Kruskal-Wallis= 0,00036, p<0,05). Os ambientes do cenário futuro foram significativamente diferentes entre si (RCP8.5 x RCP8.5_WR: Kruskal-Wallis= 0,011, p<0,05), sendo o RCP8.5_WR, o tratamento que apresentou menor valor.



Figura 1.15 Teste não paramétrico de Kruskal-Wallis (p<0,05) do número de indivíduos dos quatro ambientes estudados (Cur, Cur_WR, RCP8.5 e RCP8.5_WR). Floresta Estacional Semidecidual, na Floresta Nacional de Pacotuba, ES, Brasil. Cur: cenário atual sem restrição hídrica; Cur WR: cenário atual com restrição hídrica; RCP8.5: cenário futuro sem restrição hídrica; RCP8.5 WR: cenário futuro com restrição hídrica. Fonte: a autora.

A NMDS revelou a formação de grupos com maior similaridade de espécies (Figura 1.16), sendo confirmado pela análise de similaridade (ANOSIM), a qual mostrou que a composição das espécies dos quatro ambientes variou significativamente entre elas para a distância avaliada (ANOSIM: R= 0,118, p < 0,01). O NMDS apresentou um stress de 0,13 demonstrando que o escalonamento forneceu uma boa representação dos dados originais.


Figura 1.16 Escala multidimensional não métrica (NMDS) baseada na composição das espécies entre as bandejas dos quatro ambientes estudados (Cur, Cur_WR, RCP8.5 e RCP8.5_WR), utilizando a distância euclidiana. Floresta Estacional Semidecidual, na Floresta Nacional de Pacotuba, ES, Brasil. Cur: cenário atual sem restrição hídrica; Cur WR: cenário atual com restrição hídrica; RCP8.5: cenário futuro sem restrição hídrica; RCP8.5 WR: cenário futuro com restrição hídrica. Fonte: a autora.

As curvas de rarefação e extrapolação (Figura 1.17) calculadas para a riqueza de espécies indicaram que a amostragem foi satisfatória para avaliar os quatro ambientes. Os tratamentos Cur e Cur_WR apresentaram a maior riqueza de espécies para o número de unidades amostrais e indivíduos (Figura 1.17a e 1.17b). Foram observadas riquezas semelhantes entre os tratamentos Cur, Cur_WR e RCP8.5 usando curvas de rarefação e extrapolação baseadas nas unidades amostrais, entretanto há diferenças entre esses ambientes para o RCP8.5_WR que apresentou menor riqueza de espécies (Figura 1.17b).



Figura 1.17 Curvas de rarefação (linha sólida) e extrapolação (linhas tracejadas), baseadas no número de unidades amostrais (a), de indivíduos (b) e na riqueza de espécies para os quatro ambientes estudados (Cur, Cur_WR, RCP8.5 e RCP8.5_WR). Floresta Estacional Semidecidual, na Floresta Nacional de Pacotuba, ES, Brasil. Cur: cenário atual sem restrição hídrica; Cur WR: cenário atual com restrição hídrica; RCP8.5: cenário futuro sem restrição hídrica; RCP8.5 WR: cenário futuro com restrição hídrica. As curvas de rarefação e extrapolação apresentam as linhas que representam os valores médios e o desvio padrão com intervalos de confiança de 95%. Fonte: a autora.

4 DISCUSSÃO

Os resultados mostraram que a crise climática, fator condicionante das mudanças ambientais, influencia na composição e diversidade das espécies vegetais do banco de sementes do solo de florestas estacionais semideciduais. Devido à ausência de dados que descrevam como as plântulas dessa fitofisionomia se comportarão frente às mudanças climáticas, este estudo apresenta as primeiras informações com base experimental sobre a germinação de espécies de plantas presentes no banco de sementes do solo nos climas atual e futuro. Essas informações são fundamentais para a compreensão de processos que ameaçam a resiliência dos ecossistemas, afetam

a distribuição de espécies e podem favorecer a invasão biológica por plantas exóticas e/ou com potencial invasor.

4.1 Temperatura do solo e consumo de água

Após a dispersão, as sementes são enterradas no solo ou permanecem em sua superfície. Desta forma, uma vez que as temperaturas mais altas do ar influenciam em elevadas temperaturas do solo, principalmente em florestas estacionais onde o dossel costuma ser mais aberto no período mais seco do ano, a temperatura possui grande importância na emergência das plântulas (OOI et al., 2009; ROYER et al., 2011; GIORIA e al., 2020). A mortalidade das sementes e transpiração das folhas recém formadas pode aumentar devido ao aumento da evaporação da umidade do solo, além de ocasionar falha no recrutamento das espécies produzindo perda líquida de sementes do banco (OOI, 2012). O aumento da temperatura do solo pode reduzir, ainda, a proporção de sementes viáveis dentro do banco de sementes, com temperaturas letais para as mesmas (OOI, 2012; SILVA et al., 2021). Fato este que pode explicar os resultados encontrados neste estudo, já que a diferença de temperatura máxima na superfície e à 2 cm de profundidade do banco de sementes do solo no ambiente atual sem restrição hídrica (Cur) para o ambiente futuro mais pessimista (RCP8.5_WR) foi de 8,7 °C e 5,9 °C, respectivamente.

Em ambientes nos quais a dinâmica populacional das plantas é impulsionada por regimes imprevisíveis de chuvas, como é caso do remanescente em estudo, as sementes que não possuem dormência germinam rapidamente após eventos de precipitação (HOLMGREN et al., 2006). No entanto, as chuvas nem sempre são suficientes para que as plantas completem seu ciclo de vida devido ao baixo volume hídrico, como observado no ambiente futuro com restrição hídrica (RCP8.5_WR), fazendo com que o risco de extinção local de espécies possa aumentar ao longo do tempo (VENABLE, 2007).

4.2 Composição e diversidade do banco de sementes

A composição refletida em termos de abundância e riqueza de espécies, foi negativamente impactada pelo aumento de temperatura e CO₂ atmosférico, sobretudo no cenário mais extremo (RCP8.5_WR), considerando o déficit hídrico no solo. Uma das consequências globais das mudanças climáticas confirmada por inúmeros pesquisadores é a perda de diversidade e alteração na estrutura, demografia e distribuição de espécies nas florestas tropicais (DEB et al., 2018; YANG et al., 2021; ARTAXO et al., 2022). Nas florestas estacionais, apesar de evidências evolutivas indicarem persistência de espécies adaptadas à sazonalidade climática, aquelas que ainda são intolerantes a essa condição, no entanto, podem estar vulneráveis no futuro (PENNINGTON et al., 2009; PETRIE et al., 2017; CALVO-RODRÍGUEZ et al., 2021). Assim, um desafio para os pesquisadores da biodiversidade será compreender as respostas morfofisiológicas e alterações nos traços funcionais das espécies de plantas de interesse para conservação e uso em restauração (MARCHIN et al., 2022).

Os resultados do presente estudo demonstraram também que houve diferenças em relação ao número de indivíduos e densidade de sementes por m² entre os ambientes avaliados. Os dois tratamentos do cenário atual (Cur e Cur_WR) apresentaram maior abundância de indivíduos e espécies quando comparados aos tratamentos do cenário futuro (RCP.8.5 e RCP8.5_WR), sendo Cur o tratamento que apresentou a maior riqueza e exclusividade de espécies. Aproximadamente 76% das espécies totais amostradas foram específicas de algum dos quatro tratamentos, podendo inferir que grande parte das espécies possui condições ambientais preferenciais ou, antagonicamente, restrição a alguma característica do ambiente. Com a ocorrência de muitas espécies exclusivas nos quatro tratamentos tem-se a necessidade de conservação do remanescente, com o propósito de proteger as espécies não tolerantes às diferentes condições impostas pelo ambiente. É um novo modelo de relação entre a sociedade com a emissão de CO₂.

Com elevadas temperaturas e déficit hídrico, a germinação de algumas espécies pode ser inibida, como é mostrado claramente neste estudo com o ambiente RCP8.5_WR. O aumento da temperatura acima do nível ótimo para a espécie é responsável pela perda de viabilidade das sementes e o aumento da mortalidade das plântulas (SILVA et al., 2021; ENRÍQUEZ-DE-SALAMANCA, 2022). Além disso, a perda de dormência de algumas espécies causada pela elevada temperatura, como foi o caso da *S. parahyba* no ambiente futuro, pode posteriormente comprometer a estratégia de cobertura do remanescente e ter um impacto negativo na persistência das espécies e longevidade do banco de sementes (OOI, 2012). Cabe salientar o importante papel funcional que tal espécie tem na captura e deposição de nitrogênio ao solo.

Ademais, espécies de florestas tropicais podem estar sob pressão de efeitos nocivos, como a falta de germinação do que espécies em outras partes do mundo, porque já estão perto de seus limites térmicos superiores (SILVA et al., 2021), mesmo que as condições climáticas sejam restauradas o banco de sementes já foi comprometido. Uma avaliação do banco de dados global de germinação da Kew Gardens revelou que até 2070, 22% das 190 espécies de plantas tropicais experimentarão temperaturas além da amplitude de tolerância à germinação e 56% das 142 estarão acima de sua faixa ideal (SENTINELLA et al., 2020).

A densidade de sementes viáveis no solo pode variar muito em função do grau de conservação da floresta, bem como das condições ambientais e sazonalidade (GROMBONE-GUARATINI; RODRIGUES, 2002; KUNZ; MARTINS, 2016; YANG et al., 2021). Neste estudo

foi encontrada densidade de 280 sementes.m-², valor dentro do esperado, pois a média para florestas tropicais é de valores menores a 500 sementes.m-² de solo (GARWOOD, 1989; CORREIA; MARTINS, 2015). Estudos têm mostrado que quanto menor e mais degradado é o fragmento, maior é a densidade de sementes, permitindo inferir que o remanescente estudado está preservado, sendo importante objeto para conservação do ecossistema (SCHORN et al., 2013; SOUZA et al., 2017). Quando analisada por ambiente, a densidade de sementes aumenta nos cenários atuais (Cur: +76%; Cur_WR: +59%) e diminui nos cenários futuros (RCP8.5: -50%; RCP8.5_WR: -85%) em comparação com o número total de densidade deste estudo, demonstrando que nem sempre a densidade de sementes isoladamente pode ser um bom indicador de conservação de uma vegetação.

As famílias com maior riqueza de espécies neste estudo (Asteraceae, Solanaceae e Cyperaceae) também aparecem em destaque em outros estudos de banco de sementes do solo em florestas tropicais, assim como o predomínio de espécies herbáceas (LOPES et al., 2006; FRANCO et al., 2012; CAPELLESSO et al., 2015; CORREIA; MARTINS, 2015; KUNZ; MARTINS, 2016; GORSANI, 2019). A característica de dispersão (em sua maioria anemocóricas e zoocóricas) dessas famílias pode ter contribuído para a ampla disseminação dos seus indivíduos. A presença da família Asteraceae pode atrair polinizadores e dispersores, desempenhando importante papel ecológico na produção e deposição de serapilheira e matéria orgânica no ecossistema florestal (BECHARA et al., 2007) Ademais, pode ser um bom indício do potencial regenerativo da floresta, uma vez que a maioria das suas espécies possuem características de colonizadoras (VENN et al., 2012; MANGELSDORFF et al., 2012).

O aumento de espécies invasoras é outra possível consequência das mudanças climáticas nos remanescentes florestais (BRADLEY et al., 2010; MOZDZER; CAPLAN, 2018; HERINGER et al., 2019), podendo se tornar uma barreira aos esforços de restauração florestal nas próximas décadas e, ainda, aumentar os efeitos da fragmentação na biodiversidade do ecossistema (MAGNAGO et al., 2015; CUPERTINO-EISENLOHR et al., 2017). Assim, a família Muntigiaceae merece destaque por ser representada apenas por *Muntingia calabura*, espécie essa com maior abundância do banco de sementes de forma geral e, especificamente, nos ambientes atuais (Cur e Cur_WR). Tal espécie de porte arbustivo-arbóreo, foi descrita na Costa Rica em floresta tropical seca e é considerada invasora na Floresta Atlântica. A *M. calabura* tem rápido crescimento e produz frutos avermelhados com muitas sementes, as quais são dispersadas pelos animais (FLEMING et al., 1985; ANSORI et al., 2021), contribuindo para sua ampla disseminação geográfica. A elevada densidade no banco de sementes do solo do presente estudo pode ser explicada por sua alta e longa produtividade de sementes durante todo ano, o que permite o acúmulo no solo elevadas quantidades, invadindo áreas rapidamente (FLEMING et al., 1985; FORNARA; DALLING, 2005). Todavia é

uma espécie pioneira que é substituída por espécies em estágios mais avançados de sucessão em menos de 30 anos (FLEMING et al., 1985; FORNARA; DALLING, 2005). Vale ressaltar, ainda, que a espécie influenciou a baixa densidade nos tratamentos futuros.

O mecanismo de dispersão mais frequentemente encontrado foi a zoocórica, corroborando com o que é encontrado em Florestas Atlânticas, chegando a 75% das espécies em Florestas Estacionais Semideciduais (BARBORSA, et al., 2012; SOUZA et al., 2017). Tal fato é indicativo de que as relações ecológicas de dispersão flora-fauna estão acontecendo, sendo o ecossistema fornecedor de recursos e abrigo de animais (FRANCO et al., 2012).

A maior parte das espécies encontradas são características de início de sucessão. Embora se desenvolvam em ambientes abertos e sol pleno, a maioria delas não toleram elevadas temperaturas (SILVA et al., 2021), por isso elas estão entre as que estão em maior risco de perder populações pelas mudanças climáticas (WALCK et., 2011). A presença dessas espécies em abundância destaca o valor do banco de sementes no processo restauração e manutenção do processo de sucessão (SOUZA et al., 2006; CORREIA; MARTINS, 2015). Em contrapartida, o pequeno número de espécies de sucessão tardia encontrada neste estudo pode se relacionar às sementes recalcitrantes, que germinam logo após a sua dispersão e, ainda, a algumas espécies que provavelmente produzem sementes grandes em pequeno número, sendo mais suscetíveis à predação no remanescente (BAIDER et al., 1999; KUNZ; MARTINS, 2016).

4.3 Área foliar e produção de massa seca

As florestas em ambientes mais secos atingem área basal e índice de área foliar mais baixos do que florestas em locais mais úmidos (MCDOWELL; ALLEN, 2015). Baixos níveis de água no solo podem inibir a sua absorção pelas raízes e diminuir o fluxo de seiva, comprometendo o crescimento e desenvolvimento das plantas (TAIZ et al., 2017). Isso pode explicar os baixos valores encontrados para o cenário mais pessimista estudado (RCP8.5_WR). Além do baixo número de indivíduos emergidos nesse cenário, eles podem estar abaixo da sua produtividade e biomassa máximas (SPERRY et al., 2019) e apresentam adaptações ao estresse hídrico, como alterações de taxas de crescimento e diminuição da área foliar (CARTER; WHITE, 2009).

Uma das primeiras características adaptativas das plantas ao déficit hídrico e elevado DPV é a redução da área foliar devido ao aumento de acúmulo de carboidratos estruturais (TAIZ et al., 2017, TRUGMAN et al., 2019). A baixa área foliar específica ajuda na maior eficiência de absorção do recurso limitante, o carbono, necessário para um bom crescimento (BLOOM et al., 1995). À medida que os períodos de seca aumentam sob uma atmosfera em aquecimento e elevação do CO₂ atmosférico, a mortalidade aumenta, enquanto a produtividade e a biomassa diminuem (BECKNELL et al., 2012; MCDOWELL et al., 2022).

4.4 Similaridade Florística

As análises estatísticas demonstraram diferenças significativas entre os cenários, com maior similaridade dentro dos cenários atuais (Cur e Cur_WR) e dentro dos cenários futuros (RCP.85 e RCP8.5_WR). A temperatura pode funcionar como ajuste na germinação para condições específicas nos ambientes, influenciando na diversidade de espécies, como foi já foi encontrado em outros estudos (MA et al., 2020; SILVA et al., 2021).

Uma vez detectada a mudança drástica na composição florística em função das mudanças no clima induzidas experimentalmente, mesmo que as plantas adultas tolerem tais condições adversas, a regeneração por sementes será severamente prejudicada. Assim, o percentual de espécies lenhosas diminuirá em termos de germinação e sobrevivência de mudas no pior cenário estudado.

5 CONCLUSÕES

O conhecimento gerado por meio deste estudo sobre a resiliência do banco de sementes do solo de floresta estacional, revelou que houve diferenças na composição florística entre os cenários atuais e futuro. As condições ambientais impostas pelas mudanças climáticas, podem ser consideradas impactantes nas comunidades vegetais, uma vez que o banco de sementes do solo é um dos mecanismos que garante a perpetuidade da floresta.

O déficit hídrico e aumento previsto de temperatura e CO₂ prevê diminuição no potencial de regeneração do banco de sementes devido à perda da viabilidade das sementes e ao aumento da mortalidade por plântulas. Em contrapartida a dominância da espécie invasora *M. calabura* desperta atenção para acompanhamento no remanescente florestal.

Trata-se de uma nova abordagem para um estudo de banco de sementes do solo. Assim, esses resultados podem contribuir para o desenvolvimento de estratégias conservacionistas (por exemplo: produção de mudas) que leve em consideração atributos funcionais que porventura minimizem os efeitos da crise climática nos ecossistemas florestais, além de subsidiar ações e tomada de decisões sobre políticas públicas relacionadas à preservação dos ecossistemas de florestas estacionais.

6 REFERÊNCIAS

ABREU, K. M. P.; SILVA, G. F.; SILVA, A. G. Análise fitossociológla da Floresta Nacional de Pacotuba, Cachoeiro de Itapemirim, ES-BRASIL. **Cerne**, v. 19, n. 1, p. 157-168, 2013.

ALVARES, C. A.; STAPE, J. L.; SENTELHAS, P. C.; MORAES, G. DE.; LEONARDO, J.; SPAROVEK, G. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, n.6 p.711-728, 2013.

ANSORI, A. N. M.; KHARISMA, V. D.; SOLIKHAH, T. I. Medicinal properties of Muntingia calabura L.: A Review. **Research Journal of Pharmacy and Technology**, v. 14, n. 8, p. 4509-4512, 2021.

ARTAXO, P.; HANSSON, H. C.; MACHADO, L. A. T.; RIZZO, L. Tropical forests are crucial in regulating the climate on Earth. **PLOS Climate**, v. 1, n. 8, p. e0000054, 2022.

BAIDER, C.; TABARELLI, M.; MANTOVANI, W. O banco de sementes de um trecho de Floresta Atlântica Montana (São Paulo, Brasil). **Revista Brasileira de Biologia**, v. 59, n. 2, p. 319-328, 1999.

BARBOSA, J. M. et al. Ecologia da Dispersão de Sementes em Florestas Tropicais. In: MARTINS, S. V. (Ed.). **Ecologia de Florestas Tropicais do Brasil**. 2a ed. Viçosa, MG: Editora UFV, 2012. p. 85–106.

BECHARA, F. C. et al. Unidades demonstrativas de restauração ecológica através de técnicas nucleadoras de biodiversidade. **Revista Brasileira de Biociências**, v. 5, p. 9-11, 2007.

BECKNELL, J. M.; KUCEK, L. K.; POWERS, J. S. Aboveground biomass in mature and secondary seasonally dry tropical forests: A literature review and global synthesis. **Forest Ecology and Management**, v. 276, p. 88-95, 2012.

BELL, D. M.; BRADFORD, J. B.; LAUENROTH, W. K. Early indicators of change: divergent climate envelopes between tree life stages imply range shifts in the western United States. **Global Ecology and Biogeography**, v. 23, n. 2, p. 168-180, 2014.

BFG – The Brazil Flora Goup. Brazilian Flora 2020: leveraging the power of a collaborative scientific network. **Taxon**, v.71, v.1, p.178-198, 2022.

BLOOM, A. J.; CHAPIN III, F. S.; MOONEY, H.A. Resource limitation in plants-an economic analogy. **Annual review of Ecology and Systematics**, v. 16, n. 1, p. 363-392, 1985.

BONAL, D.; BURBAN, B.; STAHL, C.; WAGNER, F.; HÉRAULT, B. The response of tropical rainforests to drought—lessons from recent research and future prospects. **Annals of forest science**, v. 73, n. 1, p. 27-44, 2016.

BOUCHER, D. et al. How climate change might affect tree regeneration following fire at northern latitudes: a review. **New Forests**, p. 1-29, 2020.

BRAGA, A. J. T.; GRIFFITH, J. J., PAIVA, H. N., MEIRA NETO, J. A. A. Composição do banco de sementes de uma floresta semidecidual secundária considerando seu potencial de uso para recuperação ambiental. **Revista Árvore**, v. 32, n. 6, p. 1089-1098, 2008.

BRADLEY, B. A.; WILCOVE, D. S.; OPPENHEIMER, M. Climate change increases risk of plant invasion in the Eastern United States. **Biological Invasions**, v. 12, n. 6, p. 1855-1872, 2010.

BROWN, D. Estimating the composition of a forest seed bank: a comparison of seed extration and seedling emergence methods. **Canadian Journal of Botany**, Canadá, v.70, p. 1603-1612, 1992.

BYKOVA, O. et al. Temperature dependence of the reproduction niche and its relevance for plant species distributions. **Journal of Biogeography**, v. 39, n. 12, p. 2191-2200, 2012.

CALVO-RODRÍGUEZ, S.; SÁNCHEZ-AZOFEIFA, G. A.; DURÁN, S. M.; ESPÍRITO-SANTO, M. M.; NUNES, Y. R. F. Dynamics of carbon accumulation in tropical dry forests under climate change extremes. **Forests**, v.12, n.1, 106, 2021.

CAPELLESSO, E. S.; SANTOLIN, S. F.; ZANIN, E. M. Banco e chuva de sementes em área de transição florestal no sul do Brasil. **Revista Árvore**, v. 39, n. 5, p. 821–829, 2015.

CARMO, F. M. S. et al. Germinação do banco de sementes de espécies nativas sob dossel de espécies exóticas. **Revista Árvore**, Viçosa, MG, v. 36, n. 4, p. 583-591, 2012.

CARTER, J. L.; WHITE, D. A. Plasticity in the Huber value contributes to homeostasis in leaf water relations of a mallee Eucalypt with variation to groundwater depth. **Tree Physiology**, v. 29, n. 11, p. 1407-1418, 2009.

CHANCE, B., MAEHLY, A. C. Assay of catalases and peroxidases: Methods in Enzymology. Academic Press, v. 2, p. 764–775, 1955.

CHAO, A. et al. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. **Ecological monographs**, v. 84, n. 1, p. 45-67, 2014.

CLARKE, K. R. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. **Australian journal of ecology**, v. 18, n. 1, p. 117-143, 1993.

COLWELL, R. K. et al. Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages. **Journal of plant ecology**, v. 5, n. 1, p. 3-21, 2012.

CORREIA, G. G. S.; MARTINS, S. V. Banco de Sementes do Solo de Floresta Restaurada, Reserva Natural Vale, ES. **Floresta e Ambiente**, v. 22, n. 1, p. 79-87, 2015.

CUPERTINO-EISENLOHR, M. A. et al. Stability or breakdown under climate change? A key group of woody bamboos will find suitable areas in its richness center. **Biodiversity and Conservation**, v. 26, n. 8, p. 1845-1861, 2017.

DEB, J. C.; PHINN, S.; BUTT, N.; McALPINE, C. A. Climate change impacts on tropical forests: identifying risks for tropical Asia. **Journal of Tropical Forest Science**, v.30, n.2, p.182-194, 2018.

DOBROWSKI, S. Z.; SWANSON, A. K.; ABATZOGLOU, J. T.; HOLDEN, Z. A.; SAFFORD, H. D.; SCHWARTZ, M. K.; GAVIN, D. G. Forest structure and species traits mediate projected recruitment declines in western US tree species. **Global Ecology and Biogeography**, v. 24, n. 8, p. 917-927, 2015.

ENRÍQUEZ-DE-SALAMANCA, A. Effects of Climate Change on Forest Regeneration in Central Spain. **Atmosphere**, v. 13, n. 7, p. 1143, 2022.

FLEMING, T. H. et al. Phenology, seed dispersal and colonization in Muntingia calabura, a neotropical pioneer tree. **American Journal of Botany**, v. 72, n. 3, p. 383–391, 1 mar. 1985.

FORNARA, D. A.; DALLING, J. W. Seed bank dynamics in five Panamanian forests. **Journal of Tropical Ecology**, v. 21, n. 02, p. 223–226, 16 mar. 2005.

FRANCO, B. K. S. et al. Densidade e composição florística do banco de sementes de um trecho de Floresta Estacional Semidecidual no campus da Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG. **Revista Árvore**, v. 36, n. 3, p. 423-432, 2012.

FREIRE, J.C.; RIBEIRO, M.A.V.; BAHIA, V.G.; LOPES, A.S.; AQUINO, L.H. Respostas do milho cultivado em casa de vegetação a níveis de água em solos da região de Lavras (MG). **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v. 4, p. 5-8, 1980.

GANDOLFI, S.; LEITÃO FILHO, H. de F.; BEZERRA, C. L. F. Levantamento florístico e caráter sucessional das espécies arbustivo-arbóreas de uma Floresta Mesófila Semidecídua no município de Guarulhos, SP. **Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão**, v. 55, n. 4, p.753-767, 1995.

GARWOOD, N. C. Tropical soil seed bank: a review. In: LECK, M. A.; PARKER, V. T.; SIMPSON, R. L. **Ecology of soil seed banks**. New York: Academic Press, p. 149-210, 1989.

GIORIA, M. et al. Phylogenetic relatedness mediates persistence and density of soil 1094 seed banks. **Journal of Ecology**, v. 108, n. 5, p. 2121-2131, 2020.

GORSANI, R. G. Chuva e banco de sementes em Floresta Estacional Semidecidual com diferentes históricos de uso do solo. 2019. 116 f. Tese (Doutorado em Ciências Florestais) - Universidade Federal do Espírito Santo, 2019.

GROMBONE-GUARATINI, M. T.; RODRIGUES, R. R. Seed bank and seed rain in a seasonal semi-deciduous forest in south-eastern Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, v. 18, n. 5, p. 759–774, 2002.

HAVIR, E. A.; MCHALE, N. A. Biochemical and developmental characterization of multiple forms of catalase in tobacco leaves. **Plant physiology**. v. 84, p. 450–455, 1987.

HERINGER, G.et al. Can Acacia mangium and Acacia auriculiformis hinder restoration efforts in the Brazilian Atlantic Forest under current and future climate conditions?. **Biological Invasions**, v. 21, n. 9, p. 2949-2962, 2019.

HERNANDEZ, P. A.; GRAHAM, C. H.; MASTER, L. L.; ALBERT, D. L. The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. **Ecography**, v. 29, n. 5, p. 773-785, 2006.

HIJMANS, R. J.; CAMERON, S. E.; PARRA, J. L.; JONES, P. G.; JARVIS, A. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. **International Journal of Climatology:** A Journal of the Royal Meteorological Society, v. 25, n. 15, p. 1965-1978, 2005.

HOLMGREN, M. et al. Extreme climatic events shape arid and semiarid ecosystems. Frontiers in Ecology and the Environment, v. 4, n. 2, p. 87-95, 2006.

HSIEH, T. C., MA, K. H., CHAO, A. **iNEXT**: iNterpolation and EXTrapolation for species diversity. R package version, v. 2, n. 8, p. 1-18, 2016. <u>https://cran.rproject.org/web/packages/iNEXT/iNEXT.pdf</u>

IBÁÑEZ, I. et al. Exploiting temporal variability to understand tree recruitment response to climate change. **Ecological Monographs**, v. 77, n. 2, p. 163-177, 2007.

Instituto Capixaba de Pesquisa, Assistência Técnica e Extensão Rural - Incaper. **Dados médios da série histórica da estação meteorológica localizada no município de Cachoeiro de Itapemirim/ES (Pacotuba)**. https://meteorologia.incaper.es.gov. br/graficos-da-serie-historica cachoeiro de itapemirim. 25 Jun. 2019.

Intergovernmental Panel on Climate Change – IPCC. 2013. Summary for policymakers. In: Climate change 2013: The physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Stocker, T. F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S. K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex and P. M. Midgley (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, pp. 1 – 30.

Intergovernmental Panel on Climate Change - IPCC. Climate Change 2014. Synthesis Report." In: Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, ed. L.A Pachauri, R.K., Meyer., 151 p.

JIMÉNEZ-ALFARO, B. et al. Seed germination traits can contribute better to plant community ecology. **Journal of Vegetation Science**, v. 27, n. 3, p. 637-645, 2016.

JONES, H. G. Use of infrared thermometry for estimation of stomatal conductance as a possible aid to irrigation scheduling. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 95, p. 139-149, 1999.

JUDD, W. S. et al. **Sistemática vegetal**: um enfoque filogenético. 3 ed. Porto Alegre, RS: Artmed, 2009. 612 p.

KAR, M., MISHRA, D. Catalase, peroxidase, and polyphenoloxidase activities during rice leaf senescence. **Plant Physiology**, v. 57, p. 315–319, 1976.

KUNZ, S. H., MARTINS, S. V. Soil seed bank in seasonal semideciduous forest and abandoned pasture. **Revista Árvore**, v. 40, n. 6, p. 991–1001, dez. 2016.

LONG, R. L. et al. The ecophysiology of seed persistence: a mechanistic view of the journey to germination or demise. **Biological Reviews**, v. 90, n. 1, p. 31-59, 2015.

LOPES, K. P., SOUZA, V. C., ANDRADE, L. A., DORNELAS, G. V., BRUNO, R. L. A. Estudo do banco de sementes em povoamentos florestais puros e em uma capoeira de Floresta Ombrófila Aberta, no município de Areia, PB, Brasil. **Acta Botânica Brasilica**, v. 20, n. 1, p. 105-113, 2006.

MA, M.; COLLINS, S. L.; DU, G. Direct and indirect effects of temperature and precipitation on alpine seed banks in the Tibetan Plateau. **Ecological Applications**, 2020.

MAGNAGO, L. F. S. et al. Would protecting tropical forest fragments provide carbon and biodiversity cobenefits under REDD+?. **Global Change Biology**, v. 21, n. 9, p. 3455-3468, 2015.

MAGURRAN, A. E. Medindo a diversidade biológica. Curitiba: UFPR, 2013. 261 p.

MANGELSDORFF, R.; PIEPENBRING, M.; PERDOMO-SÁNCHEZ, O. Correlation of diversity of rust fungi and their host plants with disturbance and conservation of vegetation in western Panama. **Biodiversity and Conservation**, v. 21, n. 9, p. 2323-2339, 2012.

MARCHIN, R. M.; BACKES, D.; OSSOLA, A.; LEISHMAN, M. R.; TJOELKER, M. G.; ELLSWORTH, D. S. Extreme heat increases stomatal conductance and drought-induced mortality risk in vulnerable plant species. **Global Change Biology**, v.28, n.3, p.1133-1146, 2022.

MCDOWELL, N. G.; ALLEN, C. D. Darcy's law predicts widespread forest mortality under climate warming. **Nature Climate Change**, v. 5, n. 7, p. 669-672, 2015.

MCDOWELL, N. G. et al. Mechanisms of woody-plant mortality under rising drought, CO2 and vapour pressure deficit. **Nature Reviews Earth & Environment**, v. 3, n. 5, p. 294-308, 2022.

METZ, J.; FREUNDT, H; JELTSCH, F. Stable germination behavior but partly changing seed–seed interactions along a steep rainfall gradient. **Basic and applied ecology**, v. 28, p. 5-16, 2018.

MORITZ, C.; AGUDO, R. The future of species under climate change: resilience or decline?. **Science**, v. 341, n. 6145, p. 504-508, 2013.

MOZDZER, T. J.; CAPLAN, J. S. Complementary responses of morphology and physiology enhance the stand-scale production of a model invasive species under elevated CO₂ and nitrogen. **Functional Ecology**, v. 32, n. 7, p. 1784-1796, 2018.

MUELLER-DOMBOIS, D.; ELLENBERG, H. Aims and methods vegetation ecology. J. Wiley, New York. 1974, 547 p.

OKSANEN, J.; BLANCHET, F.; FRIENDLY, M.; KINDT, R.; LEGENDRE, P.; McGLINN, D. et al. **Vegan**: Community Ecology Package. R package, version 2.4.3, 2017.

OOI, M. K. J.; AULD, T. D.; DENHAM, A. J. Climate change and bet-hedging: interactions between increased soil temperatures and seed bank persistence, **Global Change Biology**, n, v. 15, n. 10, p. 2375-2386, 2009.

OOI, M. K. J. Seed bank persistence and climate change. **Seed Science Research**, v. 22, n. S1, p. S53-S60, 2012.

PANETTA, A. M.; STANTON, M. L.; HARTE, J. Climate warming drives local extinction: Evidence from observation and experimentation. **Science Advances**, v. 4, n. 2, p. eaaq1819, 2018.

PENNINGTON, R. T.; LAVIN, M.; OLIVEIRA-FILHO, A. Wood plant diversity, evolution, and ecology in the tropics: perspectives from seasonally dry tropical forests. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v.40, p.437-457, 2009.

PEREIRA, A. R.; ANGELOCCI, L. R.; SENTELHAS, P. C. Agrometeorologia: fundamentos e aplicações práticas. Guaíba: Agropecuária, 2002.

PHILLIPS, S. J. A brief tutorial on Maxent. 2017. <u>http://biodiversityinformatics.amnh.org/open</u> source/maxent/.

PETRIE, M. D. et al. Climate change may restrict dryland forest regeneration in the 21st century. **Ecology**, v. 98, n. 6, p. 1548-1559, 2017.

R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2017. https://www.R-project.org/

REDE SPECIESLINK. **Centro de Referência em Informação Ambiental**. Disponível em: br/>. Acesso em: 10 mar. 2022">http://www.splink.org.br/>br/>. Acesso em: 10 mar. 2022.

ROYER, P. D. et al. Extreme climatic event-triggered overstorey vegetation loss increases understorey solar input regionally: primary and secondary ecological implications. **Journal of Ecology**, v. 99, n. 3, p. 714-723, 2011.

SCHORN, L. A. et al. Composição do banco de sementes no solo em áreas de preservação permanente sob diferentes tipos de cobertura. **Floresta**, v. 43, n. 1, p. 49-58, 2013.

SENTINELLA, A. T. et al. Tropical plants do not have narrower temperature tolerances, but are more at risk from warming because they are close to their upper thermal limits. **Global Ecology and Biogeography**, v. 29, n. 8, p. 1387-1398, 2020.

SILVA, I. M. S. et al. Response of central Amazon rainforest soil seed banks to climate change-Simulation of global warming. **Forest Ecology and Management**, v. 493, p. 119224, 2021.

SOUZA, P. A. de et al. Avaliação do banco de sementes contido na serapilheira de um fragmento florestal visando recuperação de áreas degradadas. **Cerne**, v. 12, n. 1, 2006.

SOUSA, T. R. et al. The effect of forest fragmentation on the soil seed bank of Central Amazonia. **Forest ecology and management**, v. 393, p. 105-112, 2017.

SPERRY, J. S. et al. The impact of rising CO₂ and acclimation on the response of US forests to global warming. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 116, n. 51, p. 25734-25744, 2019.

TAIZ, L. et al. Fisiologia Vegetal. 6. ed. Porto Alegre: Artmed. 2017.

THE ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. **Botanical Journal of the Linnean Societ**, London, v. 181, p. 1-20, 2016.

TRUGMAN, A. T. et al. Climate and plant trait strategies determine tree carbon allocation to leaves and mediate future forest productivity. **Global change biology**, v. 25, n. 10, p. 3395-3405, 2019.

VANDVIK, V. et al. Seed banks are biodiversity reservoirs: species–area relationships 1230 above versus below ground. **Oikos**, v. 125, n. 2, p. 218-228, 2016.

VAN DER PIJL, L. **Principles of dispersal in higher plants**. 3. ed. New York: Springer-Verlag, 1982. 215 p.

VENABLE, D. Lawrence. Bet hedging in a guild of desert annuals. **Ecology**, v. 88, n. 5, p. 1086-1090, 2007.

VENN, S.; PICKERING, C.; GREEN, K. Short-term variation in species richness across an altitudinal gradient of alpine summits. **Biodiversity and Conservation**, v. 21, n. 12, p. 3157-3186, 2012.

VIANI, R.A.G. Juvenile trees from a riparian forest in Bofete, SP, southeastern Brazil. Field Guide Museum, 2007.

WALCK, J. L.; HIDAYATI, S. N.; DIXON, K. W.; THOMPSON, K. E. N.; POSCHLOD, P. Climate change and plant regeneration from seed. **Global Change Biology**, v.17, n. 6, p. 2145-2161, 2011.

YANG, X. et al. Global patterns of potential future plant diversity hidden in soil seed banks. **Nature communications**, v. 12, n. 1, p. 1-8, 2021.

CAPÍTULO II – ECOFISIOLOGIA DE ESPÉCIES GERMINADAS DO BANCO DE SEMENTES DO SOLO DE FLORESTA ESTACIONAL FRENTE ÀS MUDANÇAS CLIMÁTICAS

RESUMO

As florestas estacionais podem ser impactadas mais negativamente pelas mudanças climáticas quando comparadas às florestas úmidas, por estarem sob estresse ambiente em função da flutuação dos regimes hídricos e térmicos. Assim, estudos sobre o comportamento ecofisiológico de espécies de estágio inicial de sucessão ecológica, em diferentes condições ambientais, são importantes para compreensão do funcionamento dos ecossistemas em cenários climáticos futuros. O objetivo deste estudo foi avaliar o efeito das mudanças climáticas nos aspectos ecofisiológicos das espécies de maior abundância (Solanum asperum Rich, Solanum cordifolium Dunal e Trema micrantha (L.) Blume) do banco de sementes do solo de um remanescente de Floresta Estacional Semidecidual Submontana. Em 12 parcelas (40 m x 50 m= 2,4 ha) estabelecidas em estudo anterior, foram coletadas 48 amostras compostas do banco de sementes, sendo 12 repetições/tratamento. Condicionadas em bandejas plásticas, as amostras foram distribuídas em casas de vegetação climatizadas, onde foram simulados dois cenários climáticos (cenários atual e futuro – RCP8.5) com dois níveis de água no solo (capacidade de campo e 50% da capacidade de campo), compondo assim quatro tratamentos: Cur: cenário atual sem restrição hídrica; Cur_WR: cenário atual com restrição hídrica; RCP8.5: cenário futuro sem restrição hídrica; RCP8.5_WR: cenário futuro com restrição hídrica. As três espécies selecionadas ocorreram nos quatro ambientes para realização das análises ecofisiológicas: determinação das trocas gasosas foliares, fluorescência da clorofila a, índice de clorofila, potencial hídrico foliar, índice de estresse hídrico, determinação da atividade enzimática e determinação de pigmentos, carboidratos, área foliar e produção de massa seca. Para verificar a influência das mudanças climáticas para as três espécies estudadas foi realizada análise de variância e as médias de cada tratamento foram comparadas pelo teste de Tukey (p≤0,05). Os resultados demonstraram forte influência das mudanças climáticas nos aspectos ecofisiológicos das espécies de estágio inicial de sucessão. Sob condições do tratamento RCP8.5_WR foram observados potenciais hídricos foliares menores, aumento da fluorescência mínima e atividade enzimática, indicando danos ao fotossistema II e, consequentemente, limitando os processos fisiológicos. Embora não tenha sido observado padrão de variação entre as espécies para as enzimas antioxidantes, pigmentos e carboidratos, de modo geral, percebe-se indivíduos mais estressados no cenário pessimista (RCP8.5_WR). O conhecimento obtido sobre a ecofisiologia de S. asperum, S. cordifolium e T. micrantha revelou a susceptibilidade das espécies frente às mudanças climáticas.

Palavras-chave: estágio sucessional inicial; estresse oxidativo; estresse térmico e hídrico.

ABSTRACT

Seasonal forests can be more negatively impacted by climate change when compared to humid forests, as they are under ambient stress due to fluctuations in water and thermal regimes. Thus, studies on the ecophysiological behavior of species in the early stages of ecological succession, in different environments, are important for understanding the functioning of ecosystems in future climate scenarios. The aim of this study was to evaluate the effect of climate change on the ecophysiology of the most abundant emergent species (Solanum asperum Rich, Solanum cordifolium Dunal and Trema micrantha (L.) Blume) from the soil seed bank of a remnant of Submontane Semideciduous Seasonal Forest. In 12 plots (40 m x 50 m= 2.4 ha) established in a previous study, 48 composite samples of the seed bank were collected, with 12 replicates/treatment. Conditioned in plastic trays, the samples were distributed in acclimatized greenhouses, where two environments of controlled climatic conditions were established (current and future scenarios - RCP8.5) with two water levels (Field capacity and 50% of field capacity) therefore composing four treatments: Cur: current scenario without water restriction; Cur_WR: current scenario with water restriction; RCP8.5: future scenario without water restriction; RCP8.5_WR: future scenario with water restriction. Three species that occurred in the four environments were selected to carry out the ecophysiological analyzes (determination of gas exchange, chlorophyll a fluorescence and chlorophyll index, leaf water potential, water stress index, determination of enzymatic activity and determination of pigments and carbohydrates), leaf area dry mass production. To verify the influence of climate change for the three studied species, variance analysis was performed and the means of each treatment were compared by the Tukey test ($p \le 0.05$). The results showed a strong influence of climate change on the ecophysiological patterns of early successional stage species. Under RCP8.5_WR, more negative leaf water potentials, increased minimum fluorescence and enzymatic activity were observed, indicating damage to photosystem II and, consequently, limiting physiological processes. Although there was no pattern of variation between species for antioxidant enzymes, pigments and carbohydrates, in general, more stressed individuals were observed in the pessimistic scenario (RCP8.5_WR). The knowledge obtained about the ecophysiology of S. asperum, S. cordifolium and T. micrantha revealed the susceptibility of the species to climate change.

Keywords: early successional stage; oxidative stress; thermal and water stress.

1. INTRODUÇÃO

As condições previstas em cenários climáticos futuros, como a mudança de temperatura, umidade do ar, concentração de CO₂, disponibilidade hídrica e frequência de incêndios em habitats naturais, além de afetar todo o processo de produção, germinação, desenvolvimento e sobrevivência das plântulas (OOI, 2012; IPCC, 2014; LONG et al., 2015; JIMÉNEZ-ALFARO et al., 2016; BOUCHER et al., 2020), impactam os processos fisiológicos das plantas como fotossíntese, respiração e transpiração (HUGHES, 2000; DUSENGE et al., 2019). A diminuição da transpiração e o aumento da fotossíntese líquida são apontadas como as principais consequências dos processos fisiológicos influenciados pelas mudanças climáticas (LONG et al., 2004; NÓIA JÚNIOR et al., 2019; SPERRY et al., 2019).

Inicialmente, com níveis mais elevados de CO₂ as plantas se beneficiam, em razão da maior eficiência nas trocas gasosas foliares (DE FARIA et al., 2018). No entanto, mudanças nos níveis de CO₂ atmosférico são acompanhadas de interações ecológicas envolvendo outros fatores ambientais. Por exemplo, o déficit hídrico, seja no solo ou na forma de vapor no ar, que pode alterar gravemente os processos fisiológicos das plantas, influenciando o fluxo de seiva e reduzindo a condutância estomática para controlar a transpiração e a perda de água (SAPETA et al., 2013; NÓIA JÚNIOR et al., 2019; SOUZA et al., 2019; GROSSIORD et al., 2020). O aumento do CO₂, portanto, impactará indiretamente o desempenho da planta por meio de seu efeito na temperatura do ar e no estresse hídrico (DUSENGE et al., 2019).

Desta forma, o estresse hídrico interfere nas funções regulares das plantas, afetando o turgor e o potencial hídrico (NAWAZ et al., 2015; GROSSIORD et al., 2020) que alteram as características morfológicas, fisiológicas e moleculares nos indivíduos vegetais (VURUKONDA et al., 2016). Além disso, pode induzir desequilíbrio entre a geração de Espécies Reativas de Oxigênio (ERO) e da temperatura nas plantas (QURESHI et al., 2018).

A temperatura é um dos fatores do ambiente físico mais importantes na distribuição de espécies em todo o mundo e a maioria dos processos biológicos são sensíveis a tal variável (DUSENGE et al., 2019). Sob elevadas temperaturas ocorre o aumento do processo de respiração, redução da eficiência fotossintética, podem promover estresse oxidativo e aumentar a perda de água (HASANUZZAMAN et al., 2013; YAMORI et al., 2014; NÓIA JÚNIOR et al., 2018). O estresse térmico altera a fisiologia e o metabolismo das plantas. Todavia, seu efeito é reforçado quando combinado com outros estresses abióticos, como seca e estresse salino (CHAUDHRY; SIDHU, 2022).

Neste sentido, devido à grande diversidade e complexidade dos ecossistemas de florestas tropicais em respostas às alterações ambientais, existe variabilidade de resposta às

condições climáticas entre as espécies (BONAL et al., 2016; BOUCHER et al., 2020). Com todas essas mudanças que ocorrem nas plantas, têm-se uma amplitude de respostas secundárias, mais precisamente, aumentos consideráveis nos carboidratos estruturais das folhas, de antocianinas e potencial da água na folha (DRAKE et al., 1997; HILTON et al., 2006). O aumento do teor de carboidratos é uma das mudanças mais pronunciadas observada nas folhas de plantas que crescem em condições de mudanças climáticas (DRAKE et al., 1997). Além disso, o estresse térmico afeta significativamente o maquinário fotossintético dos vegetais, reduzindo o nível de pigmentos fotossintéticos (JAJOO; ALLAKHVERDIEV, 2017).

Deste modo, a compreensão da regeneração natural do ecossistema, diante de um distúrbio, favorece o uso dessas informações para resolução de gargalos que dificultam o restabelecimento de sua estrutura e função (FERREIRA; VIEIRA, 2017). Um dos grandes problemas para utilização de espécies em estágios iniciais de sucessão, de forma geral, é o escasso conhecimento acerca de seu comportamento silvicultural, os padrões de vulnerabilidade das espécies às mudanças climáticas e das características de regeneração no processo de sucessão (GOLFARI, 1975; POWERS et al., 2020). Embora anteriormente consideradas de pequena importância silvicultural, essas espécies desempenham importante função na sucessão secundária e na ecologia da vegetação, proporcionando condições necessárias ao desenvolvimento das espécies em estágios mais avançados, como também são identificadas entre as que mais se encontram em risco devido as mudanças climáticas (WALCK et al., 2011; CORREIA; MARTINS, 2015; SILVA et al., 2021).

Assim, estudos sobre os aspectos ecofisiológico de espécies de estágios iniciais de sucessão ecológica, sob diferentes condições ambientais são importantes para compreensão do funcionamento dos ecossistemas em cenários futuros. Ademais, os resultados oriundos poderão dar suporte a tomadas de decisão para conservação das espécies e projetos de restauração de áreas degradadas. Destarte, o objetivo deste capítulo foi avaliar o efeito das mudanças climáticas na ecofisiologia das espécies emergentes de maior abundância (*S. asperum, S. cordifolium* e *T. micrantha*) do banco de sementes do solo de um remanescente de Floresta Estacional Semidecidual Submontana. Para isso, a seguinte hipótese foi testada: (i) a ecofisiologia das plântulas emergentes será influenciada pelas diferentes condições climáticas impostas.

2. MATERIAL E MÉTODOS

A descrição e caraterização da área de estudo, a coleta do banco de sementes do solo, a definição dos cenários climáticos e níveis de água utilizados neste capítulo estão apresentadas nos tópicos 2.1, 2.2, 2.3 e 2.4 do Capítulo I desta tese. Para melhor visualização e disposição dos dados, os tratamentos foram denominados da seguinte forma: Cur: cenário atual sem restrição hídrica; Cur WR: cenário atual com restrição hídrica; RCP8.5: cenário futuro sem restrição hídrica; RCP8.5 WR: cenário futuro com restrição hídrica.

O fluxograma metodológico que representa as etapas necessárias para a realização do presente capítulo da tese é apresentado na Figura 2.1.



Figura 2.1 Fluxograma de todas as etapas metodológicas realizadas no capítulo II desta tese. Fonte: a autora.

2.1 Coleta dos dados

Das espécies de estágios iniciais de sucessão que ocorrem nas florestas estacionais tem-se o gênero mais rico e diversificado da família Solanaceae, *Solanum*, um dos maiores

entre as angiospermas (SAMPAIO et al., 2014). *Solanum asperum* Rich e *Solanum cordifolium* Dunal são espécies de ampla distribuição e características de áreas antropizadas, principalmente em vegetações de clima estacional. A *Trema micrantha* (L.) Blume (Cannabaceae) é uma espécie pioneira arbórea, de ampla ocorrência (desde o Amazonas até o Rio Grande do Sul), natural no Brasil e muito utilizada para a recuperação ambiental de áreas degradadas (CASTELLANI; AGUIAR, 1998). Essas três espécies, devido à sua plasticidade morfológica, ajustam-se aos diferentes tipos de ambientes (KAGEYAMA et al., 2001; SAMPAIO et al., 2014).

As espécies *S. asperum*, *S. cordifolium* e *T. micrantha* (Figura 2.2) foram escolhidas, pois além da ocorrência em todos os tratamentos estudados para realização das análises, suas características morfológicas permitirem a aplicação das metodologias propostas nesse capítulo.



Figura 2.2 Espécies germinadas do banco de sementes do solo do remanescente de Floresta Estacional Semidecidual na Floresta Nacional de Pacotuba, ES, Brasil, sob cenários de mudanças climáticas escolhidas para realização das análises ecofisiológicas. (a) *Solanum asperum* Rich, (b) *Solanum cordifolium* Dunal, (c) *Trema micrantha* (L.) Blume. Fonte: a autora.

As análises foram realizadas ao final do experimento (após cinco meses de instalação), em dias de céu aberto. Com o objetivo de elucidar a metodologia, todas as análises realizadas estão descritas a seguir:

2.1.1 Aspectos ecofisiológicos

2.1.1.2 Trocas gasosas foliares

A determinação das trocas gasosas foliares foi realizada com um medidor portátil de fotossíntese (LI-6400, LICOR, EUA), no período da manhã, entre 8h30min e 10h. Foram determinadas a taxa fotossintética líquida (μ mol m⁻² s⁻¹), a taxa de transpiração foliar (mmol H₂O m⁻² s⁻¹), a condutância estomática ao vapor de água (mol H₂O m⁻² s⁻¹) e a concentração intercelular de CO₂ (μ mol mol⁻¹).

Os parâmetros de fluorescência da clorofila medidos foram a eficiência quântica máxima do fotossistema II (Fv/Fm) e a fluorescência inicial (F0), com auxílio do equipamento FluorPen modelo FP 100 (Photon Systems Instruments, Brno, República Checa), em dois horários do dia: 7h e 12h.

2.1.1.4 Potencial hídrico foliar

O potencial hídrico foliar foi medido com o auxílio de uma câmara de pressão modelo 3005-1422 (Soil Moisture Equipment Corp, EUA). As medições foram realizadas às 4h (Ψ4h) e às 12h (Ψ12h) utilizando-se folhas completamente expandidas.

2.1.1.5 Temperatura foliar

As imagens térmicas foram obtidas utilizando uma câmera termográfica modelo FLIR T430sc (FLIR Systems, Wilsonville, OR, EUA), com resolução de 320×240 pixels. A distância entre a câmera e as mudas foi ajustada em 0,4 m e a emissividade utilizada foi de 0,96. As imagens foram processadas com o auxílio do *software* FLIR tools.

2.1.1.6 Índice de estresse hídrico (Crop Water Stress Index - CWSI)

O *Crop Water Stress Index* de cada espécie estudada foi calculado de acordo com Jones (1999) utilizando a seguinte equação:

$$CWSI = (Tleaf - Twet)/(Tdry - Twet)$$
(1)

Em que:

Tleaf= temperatura média da folha em condição ambiente;

Twet= temperatura de uma folha saturada, pulverizada com água cinco minutos antes da leitura da temperatura; e

Tdry= temperatura de uma folha sob condições não transpirante, revestidas com vaselina para fechamento estomático.

2.1.2 Determinação da atividade enzimática

Para determinação da atividade enzimática, ao final do experimento foram retiradas amostras de folhas totalmente expandidas (entre 10h30min e 11h30min, horário local). A determinação das atividades enzimáticas seguiu os protocolos adaptados descritos por Peixoto et al. (1999). Para os extratos enzimáticos brutos foi realizada maceração de 0,3 g de amostra foliar em nitrogênio líquido e adicionando 2 mL de solução, composta por tampão de fosfato

de potássio 0,1 M (pH 6,8), ácido etilenodiaminotetracético 0,1 mM, fluoreto de fenilmetilsufônico 1 mM e polivinilpolipirrolidona 1%.

A metodologia de Del Longo et al. (1993) foi seguida para a determinação da atividade da superóxido dismutase (SOD, EC 1.15.1.1) com mistura de reação (2,97 mL) composta por tampão de fosfato de potássio a 50 mM (pH 7,8), metionina a 13 mM, azul de p-nitro tetrazólio a 75 μ M, ácido etilenodiaminotetracético 0,1 mM e riboflavina a 2 μ M. A reação foi iniciada com a adição de 30 μ L do extrato enzimático bruto. Com o auxílio do espectrofotômetro com absorbância de 560 nm foi realizada a leitura e conferida à atividade do composto formazana azul produzido pela reação de foto redução do azul de p-nitro tetrazólio (GIANNOPOLITIS; RIES, 1977).

A atividade da catalase (CAT, EC 1.11.1.6.) foi determinada conforme descrito por Havir e Mchale (1987). A mistura de reação (2,9 mL) constituiu de tampão de fosfato de potássio a 50 mM (pH 7,0) e peróxido de hidrogênio a 12,5 mM. A reação foi iniciada a partir da adição de 100 µL do extrato enzimático. A reação do extrato foi avaliada em espectrofotômetro UV-Visivel modelo Multiskan Go (Thermo Scientific, Multiskan GO, Finlândia) à 25 °C em absorbância no comprimento de onda 240 nm em dois tempos, nos segundos iniciais e no primeiro minuto da reação. A atividade da CAT foi quantificada com base no coeficiente de extinção molar do peróxido de hidrogênio (36 mM cm⁻¹) (ANDERSON et al.,1995).

A avaliação da peroxidase do pirogalol (POX, EC 1.11.1.7) foi determinada com base na produção de purpurogalina a 420 nm à 25 °C (KAR; MISHRA, 1976). Para determinação da atividade da POX foi realizada a leitura no primeiro minuto de reação e calculada levando-se em consideração um coeficiente de extinção molar de purpurogalina 2,47 (cm⁻¹ mM) (CHANCE; MAEHLEY, 1955).

A atividade da peroxidase do ascorbato (APX, EC 1.11.1.11) foi determinada conforme metodologia de Nakano e Asada (1981) com adaptação de Koshiba (1993). A mistura de reação para a APX (2,9 mL) foi composta por solução tampão de fosfato de potássio a 50 mM (pH 6,0), ácido ascórbico em concentração de 0,8 mM e peróxido de hidrogênio a 1 mM. A reação se iniciou com a adição de uma alíquota de 100 μ L do extrato enzimático. A leitura foi realizada em espectrofotômetro a 290 nm e 25 °C no início e após um minuto de reação. A atividade da APX foi determinada com base no coeficiente de extinção molar de 2,8 mM⁻¹ cm⁻¹.

2.1.3 Determinação de pigmentos e carboidratos

Os extratos para as determinações dos pigmentos cloroplastídicos, antocianinas e flavonoides foram realizados a partir de 0,04 g de tecido foliar fresco em homogeneização com etanol 95%. A solução foi incubada durante 24h, a 4 °C no escuro. Foram determinados os valores de clorofilas (Chla e Chlb) e carotenoides totais a partir de 250 μ L de extrato etanólico em leitura espectofométrica. Os comprimentos de onda foram obtidos seguindo as equações de Lichtenthaler e Buschmann (2001):

$$Clorofila \ a = (13,36 \times A664) - (5,19 \times A648) \tag{2}$$

$$Clorofila \ b = (27,43 \times A648) - (8,12 \times A664) \tag{3}$$

Clorofila Total = (Clorofila a) + (Clorofila b) $\tag{4}$

 $Carotenoides = (1000 \times A470) - (2,13 \times Clorofila a) - (97,64 \times Clorofila b) \div 209$ (5)

Em que:

A470= absorbância a 470nm;

A664 = absorbância a 664nm; e

A648 = absorbância a 648nm.

O teor de antocianinas nas folhas foi estimado de acordo o método de Beggs e Wellmann (1994), com adaptações. A reação no escuro foi realizada durante 24 horas, a 4 °C, com 1,5 mL de extrato etanólico em HCl a 1%. As leituras foram realizadas em 535 nm. O conteúdo de antocianina foi lido em absorbância por grama de massa seca utilizada (Abs g⁻¹ MS).

O teor de flavonoides foi estimado pelo método de Flint et al. (1985), com adaptações. A reação colorimétrica foi constituída de 150 μ L de extrato etanólico, 30 μ L cloreto de alumínio, 100 μ L de acetato de potássio 1M e 1290 μ L de água destilada. O volume final foi homogeneizado em 25 °C por 30 minutos e a leitura realizada em 428 nm. O conteúdo de flavonoides totais foi expresso em absorbância por grama de massa seca utilizada (Abs g⁻¹ MS).

A quantificação de açúcares solúveis totais (carboidratos totais mg glicose g⁻¹ MS) foliares seguiu o método fenol-sulfúrico de acordo Dubois et al. (1956). Para isso, foi utilizada uma alíquota de 25 μ L de extrato etanólico 95% (o mesmo utilizado nas análises de pigmentos), acrescentou-se 225 μ L de água, 0,250 μ L de fenol 5% e 1,25 mL de ácido sulfúrico PA. As leituras de absorbância foram realizadas em espectrofotômetro (Multiskan Go, Thermo Fisher Scientific Oy, Finland) a 490 nm.

Para a dosagem do teor de sacarose foliar (mg sacarose g^{-1} MS) foi utilizado o método de antrona, degradando-se os carboidratos redutores mediante a ação do hidróxido de potássio, como descrito por Riazi et al. (1985). Para isso, foi utilizada uma alíquota de 25 µL de extrato

etanólico 95% (o mesmo utilizado nas análises de pigmentos), acrescentou-se 75 μL de água, 50 μL de solução de KOH 5,4 N e 1,5 mL de solução de antrona. Todas as soluções foram fervidas por 10 minutos a 100 °C, após o acréscimo da solução de KOH e, posteriormente, fervidas por mais 5 minutos a 100 °C, após adição da solução de antrona. As leituras de absorbância foram realizadas em espectrofotômetro (Multiskan Go, Thermo Fisher Scientific Oy, Finland) a 620 nm.

Para a determinação do amido (μ g Amido mg⁻¹MS), às 12 horas foi coletada uma folha madura e totalmente expandida por planta, e acondicionada a -30 °C. As folhas foram maceradas com nitrogênio líquido e realizado os extratos alcoólicos (BUCKERIDGE; DIETRICH, 1990). O amido foi hidrolisado em ácido perclórico (35%), após a secagem do precipitado em estufa a 50 °C (PASSOS, 1996) e foram quantificados pelo método do ácido fenol sulfúrico (DUBOIS et al., 1956).

2.2 Área foliar e produção de massa seca

A área foliar (m²) das espécies para cada tratamento estabelecido neste estudo foi determinada com o auxílio de um medidor de área foliar LI-3100 (Li-Cor, USA). As folhas de todos os indivíduos das espécies dos quatro tratamentos foram destacadas para realização da análise para verificar diferenças.

Para a determinação da produção de massa seca do caule (g), massa seca das folhas (g) e massa seca da raiz (g) das espécies estudadas em cada tratamento, o material vegetal de cada indivíduo foi seccionado e condicionado separadamente em sacos de papel para estufa de circulação forçada de ar a temperatura de 65 °C, até atingir a massa constante. As raízes foram lavadas para a retirada do excesso de solo. Após a secagem, a massa seca dos indivíduos de cada espécie foi pesada em balança analítica digital com precisão de 0,0001 g. As análises descritas foram realizadas ao fim da avaliação das plantas germinadas no período de emergência.

2.3 Análise de dados

Dentro de cada cenário foi adotado um delineamento inteiramente casualizado (DIC), tendo os níveis de disponibilidade hídrica e os diferentes cenários climáticos como tratamentos. As variáveis ecofisiológicas coletadas de cada espécie estudada foram testadas para verificar se atendem aos pressupostos da normalidade dos resíduos (teste de Shapiro-Wilk) e da homogeneidade das variâncias (teste de homocedasticidade de Levene). Os dados obtidos para cada espécie foram submetidos à análise de variância (ANOVA) para avaliar a interação entre os níveis de água e ambientes. As médias de cada tratamento foram comparadas pelo teste de Tukey (p≤0,05). Todas as análises foram realizadas com o auxílio do pacote "*stats*" do *software* R.3.2.2 (R-Core-Team, 2017).

3 RESULTADOS

As trocas gasosas foliares dos indivíduos de S. asperum, S. cordifolium e T. micrantha foram influenciadas pelos diferentes cenários climáticos e níveis de disponibilidade hídrica segundo o Teste de Tukey ($p \le 0.05$) (Figura 2.3). Taxas mais elevadas de assimilação líquida de CO₂ (Figura 2.3 a; b; c) foram observadas para todas as espécies avaliadas no cenário futuro, onde havia enriquecimento de CO₂ e temperatura mais elevada. Os indivíduos de S. asperum apresentaram diferença significativa quando comparados às taxas fotossintéticas líquidas de CO₂ dos indivíduos de cada tratamento, cerca de 61% a mais no cenário RCP8.5, quando comparado com o Cur e 52% a mais em RCP8.5 WR do que o ambiente CUR WR. Os indivíduos de S. asperum apresentaram diferenças significativas dentro dos mesmos tratamentos (Cur x CUR_WR e RCP8.5 x RCP8.5_WR) (Figura 2.3a). Já para a espécie S. cordifolium o tratamento RCP8.5_WR foi o que apresentou maior valor, aproximadamente 35% maior do que o tratamento Cur. Assim, não foram observadas diferenças significativas dentro do cenário atual (Cur x Cur_WR), mas no cenário futuro foi constatado (RCP8.5 x RCP8.5_WR) (Figura 2.3b). Para T. micrantha o ambiente RCP8.5 foi cerca de 36% maior que o Cur. Todavia, o ambiente Cur_WR não apresentou diferenças significativas com Cur e RCP8.5 WR (Figura 2.3c). Os ambientes com restrição hídrica apresentaram os menores valores para T. micrantha para taxa de assimilação líquida de CO₂.

Os indivíduos que cresceram nos ambientes RCP8.5 e RCP8.5_WR apresentaram menores valores de condutância estomática (gs) para as três espécies avaliadas (Figura 2.3 d; e; f). Além disso, todos os ambientes foram estatisticamente diferentes entre si, sendo observados maiores valores de gs no tratamento Cur para todas as espécies.



Figura 2.3 Trocas gasosas foliares em dois cenários climáticos (Current: cenário atual; RCP8.5: cenário futuro), em indivíduos de *Solanum asperum, Solanum cordifolium* e *Trema micrantha*, sem restrição hídrica (100% irrigadas) e com restrição hídrica (50% da capacidade de campo). Taxa fotossintética líquida (µmol m⁻² s⁻¹) (a; b; c); condutância estomática ao vapor de água (mol H₂O m⁻² s⁻¹) (d; e; f); taxa de transpiração foliar (mmol H₂O m⁻² s⁻¹) (g; h; i); concentração de CO₂ na câmara subestomática (µmol mol⁻¹) (j; k; l). Diferentes letras representam diferenças estatisticamente significativas entre os tratamentos (Tukey, $p \le 0,05$). As diferenças estatísticas entre os cenários climáticos são representadas por letras maiúsculas (maiúsculas para 100% e maiúsculas/vermelhas para 50%), para um mesmo nível de água no solo, e minúsculas entre os níveis de disponibilidade de água dentro de cada cenário climático. As barras de erro representam o desvio padrão. Fonte: a autora.

Apesar da redução da abertura estomática observada no tratamento RCP8.5, a taxa de transpiração foi mais elevada nesse ambiente e mais baixa no tratamento RCP8.5_WR para as três espécies estudadas (Figura 2.3 g; h; i). Neste sentido, a taxa de transpiração foi afetada pela disponibilidade hídrica e o enriquecimento de CO₂ no cenário futuro. O efeito do estresse hídrico (RCP8.5_WR) sobre o cenário futuro (RCP8.5 x RCP8.5_WR) provocou uma redução de 88% para *S. asperum*; 67% para *S. cordifolium* e 86% para *T. micrantha* na taxa de transpiração.

A concentração intercelular de CO₂ foi favorecida nos ambientes enriquecidos com CO₂, independente da restrição hídrica (Figura 2.3 j; k; l). Os resultados mostraram que não houve diferenças significativas entre os tratamentos atuais (Cur x Cur_WR) para nenhuma das espécies avaliadas. No entanto, vale frisar que todos os outros tratamentos apresentaram diferenças entre si (Cur x RCP8.5; Cur_WR x RCP8.5_WR e RCP8.5 x RCP8.5_WR). Os valores foram maiores 53% em *S. asperum*, 49% em *S. cordifolium* e 49% em *T. micrantha* em indivíduos das espécies desenvolvidos no tratamento RCP8.5, quando comparados com o tratamento Cur.

O potencial hídrico foliar variou significativamente pelo Teste de Tukey ($p \le 0,05$) para os horários avaliados (4h e 12h) para as três espécies (Figura 2.4 a; b; c; d; e; f). Foi observado que o enriquecimento de CO₂ e restrição hídrica afetou o potencial hídrico nos dois horários, sendo os menores valores encontrados no horário das 12h no tratamento mais pessimista (RCP8.5_WR) para todas as espécies avaliadas, ou seja, indivíduos mais estressados (Figura 2.4 d; e; f). Ademais, no horário mais estressante o potencial hídrico dos indivíduos no tratamento RCP8.5_WR foi menor 56% em *S. asperum*; 67% em *S. cordifolium* e 33% em *T. micrantha* em relação ao tratamento Cur; 44% em *S. asperum*, 64% em *S. asperum*, 68% em *S. cordifolium* e 39% em *T. micrantha* quando comparado com o tratamento RCP8.5. Desta forma,



os resultados podem indicar maior tolerância hídrica da espécie *T. micrantha*, com um uso de mais restrito de água.

Figura 2.4 Potencial hídrico (Ψ) (mega Pascal - MPa) às 4h (a; b; c) e às 12h (d; e; f) em dois cenários climáticos (Current: cenário atual; RCP8.5: cenário futuro), em indivíduos de *Solanum asperum, Solanum cordifolium* e *Trema micrantha*, sem restrição hídrica (100% irrigadas) e com restrição hídrica (50% da capacidade de campo). Diferentes letras representam diferenças estatisticamente significativas entre os tratamentos (Tukey, $p \le 0,05$). As diferenças estatísticas entre os cenários climáticos são representadas por letras maiúsculas (maiúsculas para 100% e maiúsculas/vermelhas para 50%), para um mesmo nível de água no solo, e minúsculas entre os níveis de disponibilidade de água dentro de cada cenário climático. As barras de erro representam o desvio padrão. Fonte: a autora.

A fluorescência da clorofila a, apresentada na forma eficiência fotoquímica potencial do fotossistema II (Fv/Fm) e fluorescência mínima (f0), foi influenciada pelos tratamentos impostos (Tukey, $p \le 0,05$) (Figura 2.5). A razão Fv/Fm às 7h se diferenciou em *S. asperum* entre os tratamentos Cur x RCP8.5 e RCP8.5 x RCP8.5_WR (Figura 2.5a). Em *T. micrantha* houve diferença apenas entre os tratamentos sem e com restrição hídrica (Cur x Cur_WR e RCP8.5 x RCP8.5_WR) (Figura 2.5c). Já para *S. cordifolium* não foram observadas diferenças entre os ambientes, com uma média de 0,64, o que indica uma diminuição da eficiência fotoquímica (Figura 2.5b).



Figura 2.5 Fluorescência da clorofila: eficiência quântica máxima do fotossistema II (Fv/Fm) e a fluorescência inicial (f0) às 7h (a; b; c; g; h; i) e às 12h (d; e; f; j; k; l) em dois cenários climáticos (Current: cenário atual; RCP8.5: cenário futuro), em indivíduos de *Solanum asperum, Solanum cordifolium* e *Trema micrantha*, sem restrição hídrica (100% irrigadas) e com restrição hídrica (50% da capacidade de campo). Diferentes letras representam diferenças estatisticamente significativas entre os tratamentos (Tukey, $p \le 0,05$). As diferenças estatísticas entre os cenários climáticos são representadas por letras maiúsculas (maiúsculas para 100% e maiúsculas/vermelhas para 50%), para um mesmo nível de água no solo, e minúsculas entre os níveis de disponibilidade de água dentro de cada cenário climático. As barras de erro representam o desvio padrão. Fonte: a autora.

Às 12h o efeito da restrição hídrica variou significativamente no cenário futuro sobre o Fv/Fm para *S. asperum* e *S. cordifolium* e entre os ambientes de estresse hídrico (Cur_WR x RCP8.5_WR) para as três espécies estudadas, com redução dos valores no cenário mais pessimista (Figura 2.5 d; e). Ademais, a espécie *T. micrantha* apresentou diferenças entre os ambientes Cur e RCP8.5 (Figura 2.5f). Os resultados mostram uma foto inibição dinâmica marcante.

Corroborando com os resultados encontrados para Fv/Fm, na F0 foi observado que a maior limitação da eficiência na recuperação da fluorescência ocorreu no ambiente RCP8.5_WR às 12h (Tukey, $p \le 0.05$) (Figura 2.5 j; k l). Às 7h a F0 apresentou variação significativa entre os cenários atual e futuro, exceto para *S. cordifolium* (Figura 2.5 g; h; i). A F0 foi afetada pela disponibilidade hídrica no cenário atual e futuro para as três espécies estudadas no horário das 12h, evidenciando o impacto do alto DPV nos processos fisiológicos dos indivíduos. Menores valores de Fv/Fm ao meio dia para *T. micrantha* no tratamento RCP8.5 indica ser uma espécie mais sensível.

O efeito dos diferentes ambientes estudados sobre as espécies *S. asperum*, *S. cordifolium* e *T. micrantha* também pode ser observado pelo índice de estresse hídrico (CWSI) (Figura 2.6). O CWSI diferenciou-se estatisticamente entre todos os tratamentos (Tukey, $p \le 0,05$) para as três espécies estudadas, com aumento significativo dentro de cada cenário para os indivíduos sob estresse hídrico. Os maiores valores foram encontrados no tratamento mais pessimista (RCP8.5_WR), onde tem enriquecimento de CO₂ e restrição hídrica. Os indivíduos desenvolvidos no tratamento RCP8.5_WR apresentaram valores maiores de 38% em *S. asperum*; 68% em *S. cordifolium* e 35% em *T. micrantha*, quando comparados com o ambiente Cur.



Figura 2.6 Índice de estresse hídrico em dois cenários climáticos (Current: cenário atual; RCP8.5: cenário futuro), em indivíduos de *Solanum asperum* (a), *Solanum cordifolium* (b) e *Trema micrantha* (b), sem restrição hídrica (100% irrigadas) e com restrição hídrica (50% da capacidade de campo). Diferentes letras representam diferenças estatisticamente significativas entre os tratamentos (Tukey, $p \le 0.05$). As diferenças estatísticas entre os cenários climáticos são representadas por letras maiúsculas (maiúsculas para 100% e maiúsculas/vermelhas para 50%), para um mesmo nível de água no solo, e minúsculas entre os níveis de disponibilidade de água dentro de cada cenário climático. As barras de erro representam o desvio padrão. Fonte: a autora.

As atividades enzimáticas, pigmentos e carboidratos foram afetados pelos diferentes ambientes em todas as espécies analisadas (Tukey, $p \le 0.05$) (Tabela 2.1; 2.2 e 2.3). Os resultados mostraram que as enzimas SOD, CAT, POX e APX tiveram sua atividade alterada pelas características do ambiente e disponibilidade hídrica. A atividade da enzima antioxidante SOD foi maior no tratamento RCP8.5_WR para *S. asperum*, no RCP8.5 para *S. cordifolium*, apresentando valores mais baixos para o tratamento Cur (Tabela 2.1 e 2.2). Indivíduos mais estressados aumentaram a atividade da SOD em 71 e 23%, respectivamente, em relação ao Cur. Enquanto para *T. micrantha* o maior valor foi em Cur, não diferindo-se estatisticamente dentro do mesmo cenário (Tabela 2.3). Fica evidente que a *T. micrantha* exibe um comportamento discrepante quando comparado com as demais espécies.

No ambiente RCP8.5_WR, caracterizado com maior nível de CO₂ e restrição hídrica, ocorreu a maior atividade da CAT e APX para *S. asperum*. Todavia, os menores valores foram encontrados no cenário RCP8.5, mostrando que o enriquecimento de CO₂ contribui para menor estresse dos indivíduos, o contrário acontece quando é associado a restrição hídrica (Tabela 2.1). Para *S. cordifolium* a CAT apresentou maior atividade nos cenários com restrição hídrica, tanto no cenário atual como no futuro (Cur_WR e RCP8.5_WR) (Tabela 2.2). Enquanto a APX no ambiente Cur se destacou dos demais. Vale ressaltar que o RCP8.5 foi o tratamento que ocorreu menor atividade da APX para *S. cordifolium*. Para *T. micrantha* a atividade da APX foi mais intensa nos tratamentos do cenário atual (Cur e Cur_WR), corroborando com a CAT,

principalmente no tratamento com restrição hídrica (Cur_WR), sendo o RCP8.5 o ambiente com menor atividade registrada para *T. micrantha* (Tabela 2.3).

Tabela 2.1 Efeitos da atividade de enzimas antioxidantes, pigmentos e carboidratos: superóxido dismutase (SOD); catalase (CAT); peroxidase (POX); peroxidase do ascorbato (APX); clorofila a (Chla), b (Chlb) e totais; carotenoides; antocianina; flavonoides; carboidratos totais; sacarose e amido dos quatro ambientes estudados (Cur, Cur_WR, RCP8.5 e RCP8.5_WR) em indivíduos de *Solanum asperum* Rich. Cur: cenário atual sem restrição hídrica; Cur WR: cenário atual com restrição hídrica; RCP8.5: cenário futuro sem restrição hídrica; RCP8.5 WR: cenário futuro com restrição hídrica.*

Solanum asperum Rich.	Cur	Cur_WR	RCP8.5	RCP8.5_WR
SOD (U min ⁻¹ g ⁻¹ MS)	3081,76 Bb	4071,22 <mark>B</mark> a	7865,39 Ab	10552,35 <mark>A</mark> a
CAT (µmol min ⁻¹ g ⁻¹ MS)	23,44 Aa	23,47 <mark>B</mark> a	11,17 Bb	26,40 Aa
POX (µmol min ⁻¹ g ⁻¹ MS)	2580,28 Ab	3297,27 <mark>A</mark> a	2683,11 Aa	2530,98 <mark>Ba</mark>
APX (µmol min ⁻¹ g ⁻¹ MS)	306,07 Aa	329,25 <mark>B</mark> a	199,13 Bb	668,34 <mark>Aa</mark>
Chla (mg g ⁻¹ MS)	85,17 Aa	96,42 <mark>B</mark> a	69,35 Bb	218,32 Aa
Chlb (mg g ⁻¹ MS)	24,95 Aa	26,00 <mark>B</mark> a	12,93 Bb	73,30 Aa
Clorofilas totais (mg g ⁻¹ MS)	110,17 Aa	120,13 <mark>Ba</mark>	82,69 Bb	290,34 Aa
Carotenoides (mg g ⁻¹ MS)	18,06 Bb	27,82 <mark>B</mark> a	24,65 Ab	50,71 Aa
Antocianina (Abs g ⁻¹ MS)	3,72 Ba	3,71 <mark>B</mark> a	4,51 Ab	6,41 Aa
Flavonoides (Abs g ⁻¹ MS)	1,46 Ba	1,03 Ba	3,32 Aa	3,47 Aa
Carboidratos totais (mg glicose g ⁻¹ MS)	9,22 Bb	43,01 Aa	13,69 Ab	26,36 <mark>B</mark> a
Sacarose (mg sacarose g ⁻¹ MS)	53,21 Aa	51,34 <mark>A</mark> a	47,97 Bb	51,00 <mark>A</mark> a
Amido (ug Amido mg ⁻¹ MS)	6.65 Bb	11.67 Aa	9.65 Aa	9.34 Ba

*Letras iguais não diferem entre si pelo teste de Tukey (p<0,05). As diferenças estatísticas entre os cenários climáticos são representadas por letras maiúsculas (maiúsculas para Cur e RCP8.5 e maiúsculas/vermelhas para Cur_WR e RCP8.5_WR) e minúsculas entre os níveis de disponibilidade de água dentro de cada cenário climático. Os valores são as médias de cada variável.

A atividade da enzima POX para *S. asperum* foi maior no tratamento Cur_WR, se diferindo estatisticamente dos demais (Tabela 2.1). Em contrapartida para *S. cordifolium* e *T. micrantha* o ambiente RCP8.5_WR apresentou alta expressividade, com uma produção maior em 63 e 98%, respectivamente, em relação ao Cur (Tabela 2.2 e 2.3).

O tratamento RCP8.5_WR apresentou maiores teores de clorofilas totais para *S. asperum* e *S. cordifolium*, sendo fortemente afetadas pelas condições do cenário futuro (Tabela 2.1 e 2.2). Enquanto para *T. micrantha* o RCP8.5 foi o tratamento que se destacou em relação aos demais (Tabela 2.3). Maiores concentrações de clorofila a e b foram observados para todas as espécies no cenário futuro (RCP8.5 e RCP8.5_WR).

Tabela 2.2 Efeitos da atividade de enzimas antioxidantes, pigmentos e carboidratos: superóxido dismutase (SOD); catalase (CAT); peroxidase (POX); peroxidase do ascorbato (APX); clorofila a (Chla), b (Chlb) e totais; carotenoides; antocianina; flavonoides; carboidratos totais; sacarose e amido dos quatro ambientes estudados (Cur, Cur_WR, RCP8.5 e RCP8.5_WR) em indivíduos de *Solanum cordifolium* Dunal. Cur: cenário atual sem restrição hídrica; Cur WR: cenário atual com restrição hídrica; RCP8.5: cenário futuro sem restrição hídrica; RCP8.5 WR: cenário futuro com restrição hídrica.*

Solanum cordifolium Dunal	Cur	Cur_WR	RCP8.5	RCP8.5_WR
SOD (U min ⁻¹ g ⁻¹ MS)	498,99 Bb	645,03 <mark>A</mark> a	672,97 Aa	648,75 Aa
CAT (µmol min ⁻¹ g ⁻¹ MS)	7,68 Bb	12,50 Aa	10,40 Ab	12,03 Aa
POX (µmol min ⁻¹ g ⁻¹ MS)	85,82 Ba	113,09 <mark>B</mark> a	268,53 Aa	234,48 <mark>Aa</mark>
APX (µmol min ⁻¹ g ⁻¹ MS)	41,75 Aa	33,49 <mark>A</mark> b	25,83 Bb	31,68 <mark>Aa</mark>
Chla (mg g ⁻¹ MS)	31,15 Bb	39,81 <mark>B</mark> a	40,86 Ab	49,83 Aa
Chlb (mg g ⁻¹ MS)	12,27 Ba	12,91 <mark>B</mark> a	21,46 Aa	18,29 Ab
Clorofilas totais (mg g ⁻¹ MS)	43,52 Bb	52,61 <mark>Ba</mark>	62,72 Aa	68,15 Aa
Carotenoides (mg g ⁻¹ MS)	6,94 Bb	10,65 <mark>B</mark> a	8,08 Ab	11,76 <mark>Aa</mark>
Antocianina (Abs g ⁻¹ MS)	0,84 Bb	1,32 Aa	1,04 Ab	1,37 Aa
Flavonoides (Abs g ⁻¹ MS)	0,55 Bb	0,90 <mark>A</mark> a	1,03 Aa	0,95 <mark>A</mark> a
Carboidratos totais (mg glicose g ⁻¹ MS)	3,34 Bb	4,59 <mark>A</mark> a	4,97 Aa	4,64 Aa
Sacarose (mg sacarose g ⁻¹ MS)	12,16 Ba	11,71 <mark>A</mark> a	20,54 Aa	11,85 Ab
Amido (µg Amido mg ⁻¹ MS)	3,33 Ba	3,35 <mark>B</mark> a	5,77 Aa	5,76 <mark>A</mark> a

*Letras iguais não diferem entre si pelo teste de Tukey (p<0,05). As diferenças estatísticas entre os cenários climáticos são representadas por letras maiúsculas (maiúsculas para Cur e RCP8.5 e maiúsculas/vermelhas para Cur_WR e RCP8.5_WR) e minúsculas entre os níveis de disponibilidade de água dentro de cada cenário climático. Os valores são as médias de cada variável.

No cenário com restrição hídrica e enriquecimento de CO₂ foram observadas maiores concentrações de carotenoides para *S. asperum* (três vezes maior em relação a Cur) e *S. cordifolium* (Tabela 2.1 e 2.2). Todavia, o ambiente que apresentou maior produção de carotenoides para a *T. micrantha* foi o Cur_WR, cenário atual com restrição hídrica, sendo observado teores dez vezes maiores que em Cur (Tabela 2.3).

Concentrações mais elevadas de antocianinas foram observadas no cenário mais pessimista (RCP8.5_WR) para as três espécies analisadas, variando significativamente quando comparada com os demais tratamentos. Seguindo o mesmo padrão das antocianinas, a concentração de flavonoides para a espécie *S. asperum* apresentou maior produção no cenário futuro (Tabela 2.1), enquanto para *S. cordifolium* a restrição hídrica afetou o cenário atual também (Tabela 2.2). Essas diferenças não foram verificadas para *T. micrantha* (Tabela 2.3).

A produção de carboidratos totais, sacarose e amido não seguiu um padrão, variando de acordo a espécie. Para *S. asperum* os maiores valores de carboidratos totais e amido foram encontrados no tratamento Cur_WR, enquanto para o teor de sacarose foi em Cur (Tabela 2.1).

Tabela 2.3 Efeitos da atividade de enzimas antioxidantes, pigmentos e carboidratos: superóxido dismutase (SOD); catalase (CAT); peroxidase (POX); peroxidase do ascorbato (APX); clorofila a (Chla), b (Chlb) e totais; carotenoides; antocianina; flavonoides; carboidratos totais; sacarose e amido dos quatro ambientes estudados (Cur, Cur_WR, RCP8.5 e RCP8.5_WR) em indivíduos de *Trema micrantha* (L.) Blume. Cur: cenário atual sem restrição hídrica; RCP8.5 WR: cenário atual com restrição hídrica; RCP8.5: cenário futuro sem restrição hídrica; RCP8.5 WR: cenário futuro com restrição hídrica.*

interio e o ini resurguo interiota				
Trema micrantha (L.) Blume	Cur	Cur_WR	RCP8.5	RCP8.5_WR
SOD (U min ⁻¹ g ⁻¹ MS)	8450,76 Aa	7864,84 <mark>A</mark> a	5386,84 Ba	5791,02 <mark>B</mark> a
CAT (µmol min ⁻¹ g ⁻¹ MS)	42,94 Ab	52,14 Aa	18,28 Ab	35,06 <mark>B</mark> a
POX (µmol min ⁻¹ g ⁻¹ MS)	70,01 Bb	195,18 <mark>Ba</mark>	716,94 Aa	4104,60 Ab
APX (µmol min ⁻¹ g ⁻¹ MS)	129,75 Bb	288,01 Ba	450,36 Aa	350,53 Ab
Chla (mg g ⁻¹ MS)	107,07 Bb	158,76 <mark>B</mark> a	157,71 Ab	163,94 Aa
Chlb (mg g ⁻¹ MS)	60,05 Ba	38,01 Ab	93,91 Aa	42,32 Ab
Clorofilas totais (mg g ⁻¹ MS)	167,35 Bb	198,66 <mark>Aa</mark>	251,06 Aa	206,52 Ab
Carotenoides (mg g ⁻¹ MS)	3,51 Bb	44,99 <mark>A</mark> a	33,45 Aa	34,37 Ba
Antocianina (Abs g ⁻¹ MS)	3,47 Aa	3,87 <mark>B</mark> a	3,86 Ab	4,26 <mark>A</mark> a
Flavonoides (Abs g ⁻¹ MS)	3,44 Aa	4,02 Aa	3,50 Aa	4,14 Aa
Carboidratos totais (mg glicose g ⁻¹ MS)	23,02 Aa	18,72 Bb	23,12 Aa	23,53 <mark>A</mark> a
Sacarose (mg sacarose g ⁻¹ MS)	41,14 Aa	41,34 <mark>Aa</mark>	46,34 Aa	41,53 <mark>A</mark> a
Amido (ug Amido mg ⁻¹ MS)	2 79 Ba	4 05 Ba	11 67 A a	7 59 Ab

*Letras iguais não diferem entre si pelo teste de Tukey (p<0,05). As diferenças estatísticas entre os cenários climáticos são representadas por letras maiúsculas (maiúsculas para Cur e RCP8.5 e maiúsculas/vermelhas para Cur_WR e RCP8.5_WR) e minúsculas entre os níveis de disponibilidade de água dentro de cada cenário climático. Os valores são as médias de cada variável.

O somatório da área foliar não apresentou diferenças significativas entre os tratamentos pelo teste não paramétrico de Kruskal-Wallis (p<0,05) para nenhuma das espécies analisadas (*S. asperum*: Kruskal-Wallis= 0,32; Cur= 0,16 m²; Cur_WR= 0,11 m²; RCP8.5= 0,43 m²; RCP8.5_WR= 0,15 m²; *S. cordifolium*: Kruskal-Wallis= 0,57; Cur= 0,42 m²; Cur_WR= 0,08 m²; RCP8.5= 0,11 m²; RCP8.5_WR= 0,07 m²; *T. micrantha*: Kruskal-Wallis= 0,14; Cur= 0,24 m²; Cur_WR= 0,61 m²; RCP8.5= 0,31 m²; RCP8.5_WR= 0,14 m²). O enriquecimento do CO₂ beneficiou a produção de área foliar nos tratamentos RCP8.5 e RCP8.5_WR, o que pode ter compensado o menor número de indivíduos emergidos quando comparado com os demais ambientes.
Corroborando com os resultados anteriores, o teste não paramétrico de Kruskal-Wallis (p<0,05) não revelou diferenças significativas entre os tratamentos estudados em relação à massa seca das folhas (*S. asperum*: Kruskal-Wallis= 0,31; *S. cordifolium*: Kruskal-Wallis= 0,65; *T. micrantha*: Kruskal-Wallis= 0,15), dos caules (*S. asperum*: Kruskal-Wallis= 0,54; *S. cordifolium*: Kruskal-Wallis= 0,64; *T. micrantha*: Kruskal-Wallis= 0,12), das raízes (*S. asperum*: Kruskal-Wallis= 0,32; *S. cordifolium*: Kruskal-Wallis= 0,57; *T. micrantha*: Kruskal-Wallis= 0,40; *S. cordifolium*: Kruskal-Wallis= 0,65; *T. micrantha*: Kruskal-Wallis= 0,13).

4. DISCUSSÃO

Os resultados demonstraram forte influência das mudanças climáticas nas variáveis analisadas para as espécies de estágio inicial de sucessão, do banco de sementes do solo de florestas estacionais semidecíduas. Embora não tenha sido observado um padrão de variação entre as espécies para a atividade das enzimas antioxidantes, pigmentos e carboidratos, de modo geral, percebe-se indivíduos mais estressados no cenário futuro. A ausência de trabalhos que abordem o desempenho dessas espécies frente às mudanças climáticas, fortalece os resultados aqui encontrados e apontam o ineditismo deste estudo.

As trocas gasosas foliares dos indivíduos de *S. asperum*, *S. cordifolium* e *T. micrantha* evidenciaram o estímulo causado pelo enriquecimento de CO₂ no cenário futuro, tanto para indivíduos com e sem restrição hídrica (RCP8.5 e RCP8.5_WR). A taxa fotossintética líquida e a concentração intercelular de CO₂ foram intensificadas no cenário futuro, principalmente no tratamento RCP8.5, onde não havia restrição hídrica. Neste sentido, a concentração elevada de CO₂ atmosférico aumenta a diferença na pressão parcial de CO₂ entre a atmosfera e os tecidos do mesófilo da folha, aumentando a taxa fotossintética bruta (AINSWORTH; ROGERS, 2007). Estudos realizados relataram que sob condições de mudanças climáticas o rendimento fotossintético das plantas tende a aumentar significativamente (REDDY et al., 2010; SOUZA et al., 2019). Com o aumento da fotossíntese, uma vez que o CO₂ é substrato da enzima mais abundante do planeta, a Ribulose 1,5-bisfosfato carboxilase/oxigenase (Rubisco), os resultados demonstraram que as três espécies estudadas superaram a atividade da mesma, em condições estressantes (ZINTA et al., 2014; JIAO et al., 2019).

Como os estômatos são "protetores" da fotossíntese e da transpiração vegetal, sua abertura se ajusta ativamente a vários sinais externos e são altamente sensíveis ao DPV (SPERRY et al., 2019; GROSSIORD et al., 2020). Então, com o aumento da taxa fotossintética líquida, a condutância estomática diminuiu no cenário futuro, especialmente no tratamento RCP8.5_WR, onde os indivíduos estavam sob déficit hídrico. Plantas sob seca severa, em

função do DPV ao longo do dia, têm estômatos parcial ou totalmente fechados (MARCHIN et al., 2022). Apesar da transpiração também ter atingido valores mais baixos no cenário futuro, os valores mais altos encontrados foram no tratamento RCP8.5, ou seja, com alta concentração de CO₂. A regulação da abertura estomática é uma das primeiras respostas das plantas a alterações do déficit de pressão à vapor (DPV), temperatura do ar e aumento do CO₂ (MARENCO et al., 2014; JIAO et al., 2019; AMARAL et al, 2022).

Sob elevada concentração de CO₂ a atividade de carboxilação é estimulada, ocorrendo uma otimização e a diminuição da transpiração (LONG et al., 2004; MARENCO et al., 2014; TAIZ et al., 2017). Em respostas ao alto DPV ocorre a redução da turgescência das células e os estômatos se fecham, diminuindo a transpiração (CHAVES et al., 2009; TAIZ et al., 2017) e melhorando a eficiência do uso da água na folha para evitar a falha hidráulica (GAO et al., 2017; PAUDEL et al., 2018; SOUZA et al., 2019). A partir da resposta da assimilação de CO₂ intracelular é possível deduzir a diminuição na absorção por meio dos estômatos (LONG et al., 2004; DUSENGE et al., 2019). Desta forma, é muito importante o controle estomático nestas condições para reduzir a perda excessiva de água pela transpiração. Além disso, as plantas que têm forte controle estomático podem se adaptar bem a ambientes mésicos, pois, podem aumentar a transpiração sob baixo DPV ou elevar sua taxa de crescimento (GAO et al., 2017).

As mudanças climáticas também influenciaram o potencial hídrico das folhas nos indivíduos das três espécies estudadas. Com a redução da condutância estomática sob déficit hídrico os indivíduos, além da transpiração, buscaram controlar a manutenção do seu potencial hídrico (GUO et al., 2010; NÓIA JUNIOR et al., 2019). Pode-se observar que apesar dos menores valores serem encontrados às 12h, na avaliação das 4h, os tratamentos dos cenários futuros também eram menores que o cenário atual. Neste sentido, o efeito do aumento da temperatura do ar, DPV e concentração de CO₂ no cenário futuro era estressante para as espécies, mesmo a noite, quando a transpiração é baixa e a planta se reidrata. Sob condições de restrição hídrica e em horário quando a transpiração é máxima (12h), o tratamento RCP8.5_WR foi o mais estressante para os indivíduos de todas as espécies.

O aumento de CO₂, da temperatura do ar e do DPV afetaram as variáveis de fluorescência da clorofila. Características de estresse no tratamento RCP8.5_WR, principalmente no horário de 12h foram constatadas com a redução da razão Fv/Fm e aumento da fluorescência mínima (f0) para as três espécies, além da diminuição dos teores de clorofilas a e b para a espécie *T. micrantha*.

A razão Fv/Fm às 8h indicou que não houve danos ao fotossistema II (PSII), uma vez que os indivíduos recuperaram o PSII durante a noite, obtendo um Fv/Fm dentro da faixa padrão

para maioria das espécies de plantas, sob condições não estressantes (MURCHIE; LAWSON, 2013; ZHA et al., 2017). A redução da razão Fv/Fm às 12h devido às condições do tratamento RCP8.5_WR, aponta a inativação fotoquímica do PSII, ou, ainda, o aumento na dissipação de energia térmica de antenas de clorofila associadas ao PSII (WU et al., 2018).

Para F0 os resultados apontaram que o aumento provocado pelo cenário futuro, principalmente sob condições de restrição hídrica (RCP8.5_WR), indicando que a dissipação de calor ocorreu de forma descontrolada, causada pelo fechamento estomático e aumento do potencial hídrico, produzindo excesso de excitação dentro das folhas (THWE; KASEMSAP, 2014). Ademais, o aumento em F0 pode indicar alterações estruturais nos pigmentos das antenas, como dissociação dos pigmentos das antenas coletoras de luz do complexo principal do PSII (MISHRA; TERASHIMA, 2003; MISHRA et al., 2007).

A concentração de clorofila nas folhas é muito sensível às mudanças ambientais, por isso, é um excelente indicador do estado fisiológico das plantas (MIELKE et al., 2010; AGARWAL; GUPTA, 2018). A foto-oxidação induzida pela restrição hídrica, como no ambiente RCP8.5_WR, leva a diminuição do teor de clorofilas (RAHDARI et al., 2012), variando conforme o período e o estresse hídrico experimentado pelas plantas (SAPETA et., 2013). Dentre as três espécies analisadas somente *T. micrantha* apresentou redução nos teores de clorofilas a e b nos cenários futuros (RCP8.5 e RCP8.5_WR), mostrando que a elevada concentração de CO₂, o aumento da temperatura e o déficit hídrico, são fatores que reduzem o a absorção de fótons pelas folhas e, consequentemente, concentração de clorofila nas folhas (MATHUR et al., 2014; PERDOMO et al., 2017). Ademais, maiores valores de carotenoides indicam sua atuação como fotoprotetor na maquinaria fotossintética (BAKER, 2008).

Os resultados das variáveis de fluorescência indicaram que houve alterações das reações fotoquímicas, evidenciando que as reações de oxidação e redução que ocorrem na cadeia de transporte de elétrons da fotossíntese podem promover danos foto inibidores e/ou foto-oxidativos nos dois fotossistemas.

Os indivíduos de *S. asperum*, *S. cordifolium* e *T. micrantha* se mostraram em condição mais estressante pelo CWSI no cenário futuro, sobretudo no tratamento mais pessimista RCP8.5_WR. O índice CWSI possui escala de 0 a 1, onde 0 é a condição menos estressante e 1 a condição mais estressante (JACKSON et al., 1981; VAZQUEZ, 2013). Estudos indicaram que o indicativo limiar de estresse é 0,7 MPa, podendo variar conforme a espécie (BELLVERT et al., 2014; MATESE et al., 2018). Neste sentido, os indivíduos de *S. asperum* e *T. micrantha* às 12h no tratamento RCP8.5_WR apresentaram condições totalmente estressantes, com índices variando de -0,83 MPa até -1,52 MPa.

O fechamento estomático, evidente em RCP8.5_WR, é inversamente proporcional a temperatura foliar (POU et al., 2014; GARCÍA-TEJERO et al., 2016). Neste sentido, as três espécies apresentaram estresse severo, onde a limitação de água e condições do ambiente (alto DPV) causaram alterações nos processos de dissipação de calor e resfriamento foliar dos indivíduos, ocasionando o aumento da temperatura foliar. Devido ao aumento da temperatura média e da seca induzido pelas mudanças climáticas, as atividades morfológicas e fisiológicas dos ecossistemas terrestres apresentam danos potentes (AINSWORTH et al., 2020).

As condições previstas de aumento de temperatura, concentração de CO₂ e déficit hídrico paras os cenários de mudanças climáticas aumentam a formação de centros de reação inativos ou danificados do fotossistema II, modificam proteínas da membrana envolvida no transporte de elétrons e causam estresse oxidativo nas enzimas (LI et al., 2017). Assim, o desequilíbrio subsequente entre as reações fotoquímicas e bioquímicas na fotossíntese pode induzir produção de espécies reativas de oxigênio (ERO), especialmente nos cloroplastos e, o estresse oxidativo resultante pode causas peroxidação lipídica e ruptura da membrana em plantas (CHOUDHURY et al., 2017; HE et al., 2017; QURESHI et al. 2018; TANG et al., 2018; ANJUM et al., 2020; HASANUZZAMAN et al., 2020).

Os resultados demonstraram que ocorreu aumento na atividade das enzimas SOD, CAT e APX para a espécie *S. asperum* nos tratamentos do cenário futuro. Para *S. cordifolium* observou-se a intensificação das enzimas SOD, CAT e POX, principalmente nos tratamentos com restrição hídrica. Já para *T. micrantha* nota-se um aumento expressivo da enzima POX no tratamento mais pessimista, enquanto para CAT e APX foi verificado uma maior produção no tratamento do cenário atual com restrição hídrica (Cur_WR). O aumento na produção dessas enzimas causado pelos ambientes impostos, evidenciam a maior produção de ERO, como O_2^- , H_2O^2 e OH⁻ (LI et al., 2017). Estudos demonstraram que as plantas sob condições de estresse ambiente, como acontece nas mudanças climáticas, são protegidas contra os efeitos das ERO pelo aumento das atividades de enzimas antioxidantes (SÁNCHEZ-RODRÍGUEZ et al., 2012; HE et al., 2014).

Dos diferentes mecanismos relacionados à tolerância das plantas ao estresse ambiente, a ativação do sistema de defesa antioxidante é uma característica adaptativa, composta pelas diferentes enzimas e antioxidantes, desempenhando um importante papel protetor contra efeitos deletérios das ERO (MITTLER, 2002). Funciona como uma regulação fisiológica interna em resposta aos estímulos ambientais em condições adversas, protegendo a planta contra o efeito das ERO (SALAZAR-PARRA et al., 2012; HE et al., 2014; LI et al. 2017; AGHAIE et al., 2018). A formação de ERO afetou negativamente o funcionamento da cadeia transportadora de elétron, como pode ser observado nos resultados de redução do Fv/Fm e aumento do f0. Ademais, a disponibilidade reduzida de água, nos ambientes com restrição hídrica, induziu o encolhimento do volume celular que leva ao aumento da viscosidade do conteúdo celular, resultando em danos às proteínas e enzimas responsáveis pela fotossíntese nas plantas (IMPA et al. 2012).

Outra estratégia utilizada pelas plantas para manter o fluxo de água e evitar a cavitação e embolia, é o armazenamento de amido pelas células do parênquima axial e radial (BAROTTO et al., 2017). O contato direto do parênquima com os vasos, libera açúcares, que contribuem para a manutenção e elevação da pressão osmótica no interior dos mesmos, e facilitam o fluxo de água (BRAUN, 1984; LIMA et al., 2009; SCHIMPL et al., 2019). O aumento da concentração de CO₂ causa maior produção de carboidratos, resultando na regulação de diferentes processos fisiológicos por meio de mecanismos de sinalização de açúcar nas plantas (THOMPSON et al., 2017). Assim, a sacarose é o principal produto das células fotossintéticas, a principal forma de carbono translocado na maioria das plantas, e o principal substrato para o metabolismo (LONG et al., 2004). O conjunto de sacarose nas folhas reflete o equilíbrio da fotossíntese, crescimento, armazenamento, assimilação de nutrientes e, mudanças no teor de sacarose podem influenciar o fluxo de carbono de toda a planta (FARRAR et al., 2000).

Assim como constatado pelos resultados, principalmente para *S. cordifolium* e *T. micrantha*, estudos em condições estressantes apontam o acúmulo de açúcares na forma de amido nas células do parênquima, no xilema e ainda o caminhamento do açúcar do parênquima para o interior dos vasos, sugerindo a estratégia para controlar os efeitos da embolia (HACKE; SPERRY, 2003; LIMA et al, 2009; ROWLAND et al., 2015). Quando a fotossíntese excede a capacidade de utilização e exportação de carboidratos, a sacarose se acumula no floema foliar e nos vacúolos do mesófilo (LONG et al., 2004). Níveis aumentados de sacarose que se acumulam nas folhas podem potencialmente reduzir a capacidade fotossintéticos, e em curto prazo, reduzir a capacidade de produção de ATP dentro do cloroplasto na etapa fotoquímica, na cadeia de transporte de eletróns (HARLEY; SHARKEY, 1991; MOORE et al., 1999).

Neste sentido, a quebra de amido e liberação de açúcares no xilema são alguns dos principais mecanismos de regulação osmótica presentes nas plantas que contribuem para regulação do balanço hídrico e, ainda, evitam que a perda excessiva de água seja capaz de causar embolia nos vasos do xilema (HACKE; SPERRY, 2003).

Elevadas concentrações de CO₂ na atmosfera estimulam a fotossíntese, onde a produção de biomassa acima do solo e a produtividade das plantas tendem aumentar significativamente (BERNACCHI et al., 2005; REDDY et al., 2010; SOUZA et al., 2019; CHAUDHRY; SIDHU, 2022). No entanto, a elevada quantidade de indivíduos germinados no cenário atual (Cur e Cur_WR) para as três espécies abordadas pode ter compensado o desempenho do cenário futuro (RCP8.5 e RCP8.5_WR) em números de área foliar e massa seca, não sendo encontradas diferenças entre os ambientes. Além disso, o CO₂ atmosférico não só afeta o crescimento da parte aérea das plantas, mas também dificulta o crescimento radicular de plantas herbáceas (CHAUDHRY; SIDHU, 2022).

4 CONCLUSÕES

Os conhecimentos obtidos por meio deste estudo sobre os aspectos ecofisiológicos de *S. asperum*, *S. cordifolium* e *T. micrantha* revelaram a susceptibilidade dessas espécies frente às mudanças climáticas. O cenário previsto para o futuro demonstra que essas espécies serão fortemente afetadas, impactando as comunidades vegetais e sua perpetuação. Os resultados evidenciam o quanto as florestas, mesmo que conservadas, protegidas, podem estar vulneráveis a uma mudança na estrutura e composição em função das mudanças climáticas.

O trabalho trata-se de um ineditismo para casos de ecofisiologia de espécies em estágios iniciais de florestas estacionais, oriundas de bancos de sementes do solo sob cenários de crise climática. Possibilita, ainda, a identificação de espécies resilientes que trabalhe com economia hídrica e tenha maior tolerância às condições impostas. Dessa forma, os resultados podem subsidiar ações conservacionistas para propagação e conservação das espécies como o ajustamento das plantas em viveiro sob estresse hídrico; a regeneração assistida e a utilização de espécies adaptadas.

5 REFERÊNCIAS

AGARWAL, A.; GUPTA, S. D. Assessment of spinach seedling health status and chlorophyll content by multivariate data analysis and multiple linear regression of leaf image features. **Computers and Electronics in Agriculture**, v. 152, p. 281-289, 2018.

AGHAIE, P. et al. Tolerance evaluation and clustering of fourteen tomato cultivars grown under mild and severe drought conditions. **Scientia Horticulturae**, v. 232, p. 1-1983 12, 2018.

AINSWORTH, E. A.; LEMONNIER, P.; WEDOW, J. M. The influence of rising tropospheric carbon dioxide and ozone on plant productivity. **Plant Biology**, v. 22, p. 5-11, 2020.

AINSWORTH, E. A.; ROGERS, A. The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising [CO₂]: mechanisms and environmental interactions. **Plant, cell & environment**, v. 30, n. 3, p. 258-270, 2007.

AMARAL, G. C. et al. Climate change and the growth of Amazonian species seedlings: an ecophysiological approach to Euterpe oleracea. **New Forests**, p. 1-19, 2022.

ANDERSON, M. D.; PRASAD, T. K.; STEWART C. R. Changes in isozyme profiles of catalase, peroxidase, and glutathione reductase during acclimation to chilling in mesocotyls of maize seedlings. **Plant Physiology**, v. 109, p. 1247-1257, 1995.

ANJUM, N. A. et al. Reactive oxygen species detection-approaches in plants: Insights into genetically encoded FRET-based sensors. **Journal of Biotechnology**, v. 308, p. 108-117, 2020.

BAKER, N. R. Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis in vivo. **Annu. Rev. Plant Biol.**, v. 59, p. 89-113, 2008.

BAROTTO, A. J. et al. Wood density and anatomy of three *Eucalyptus* species: implications for hydraulic conductivity. **Forest Systems**, v. 26, n. 1, p. 010, 2017.

BEGGS, C. J.; WELLMANN, E. Photocontrol of flavonoid biosynthesis. In: **Photomorphogenesis in plants**. Springer, Dordrecht, 1994. p. 733-751.

BELLVERT, J. et al. Mapping crop water stress index in a 'Pinot-noir'vineyard: comparing ground measurements with thermal remote sensing imagery from an unmanned aerial vehicle. **Precision agriculture**, v. 15, n. 4, p. 361-376, 2014.

BERNACCHI, C. J. et al. The growth of soybean under free air [CO₂] enrichment (FACE) stimulates photosynthesis while decreasing in vivo Rubisco capacity. **Planta**, v. 220, n. 3, p. 434-446, 2005.

BONAL, D.; BURBAN, B.; STAHL, C.; WAGNER, F.; HÉRAULT, B. The response of tropical rainforests to drought—lessons from recent research and future prospects. **Annals of forest science**, v. 73, n. 1, p. 27-44, 2016.

BOUCHER, D. et al. How climate change might affect tree regeneration following fire at northern latitudes: a review. **New Forests**, p. 1-29, 2020.

BRAUN, H. J. The significance of the acessory tissues of the hydrosystem for osmotic water shifting as the second principle of water ascent, with some thoughts concerning the evolution trees. **IAWA Bulletin**, v. 5, p.275-294. 1984.

BUCKERIDGE, M. S.; DIETRICH, S. M. C. Galactomannan from Brazilian legume seeds. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 13, n. 1, p. 109–112, 1990.

CASTELLANI, E. D.; AGUIAR, I. B. de. Condições preliminares para a germinação de sementes de candiúba (Trema micrantha (L.) Blume.). **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 2, p. 80-83, 1998.

CHANCE, B., MAEHLY, A. C. Assay of catalases and peroxidases:Methods in Enzymology. Academic Press, v. 2, p. 764–775, 1955.

CHAUDHRY, S.; SIDHU, G. P. S. Climate change regulated abiotic stress mechanisms in plants: a comprehensive review. **Plant Cell Reports**, v. 41, n. 1, p. 1-31, 2022.

CHAVES, M. M.; FLEXAS, J.; PINHEIRO, C. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. **Annals of botany**, v. 103, n. 4, p. 551-560, 2009.

CHOUDHURY, F. K. et al. Reactive oxygen species, abiotic stress and stress combination. **The Plant Journal**, v. 90, n. 5, p. 856-867, 2017.

CORREIA, G. G. S.; MARTINS, S. V. Banco de Sementes do Solo de Floresta Restaurada, Reserva Natural Vale, ES. **Floresta e Ambiente**, v. 22, n. 1, p. 79-87, 2015.

DE FARIA, A. P. et al. The increase of current atmospheric CO₂ and temperature can benefit leaf gas exchanges, carbohydrate content and growth in C4 grass invaders of the Cerrado biome. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 127, p. 608-616, 2018.

DEL LONGO, O. T., GONZALEZ, C. A., PASTORI, G. M., TRIPPI, V. S. Antioxidant Defences under Hyperoxygenic and Hyperosmotic Conditions in Leaves of Two Lines of Maize with Differential Sensitivity to Drought. **Plant and Cell Physiology**, v. 34, n. 7, p. 1023–1028, 1993.

DRAKE, B. G.; GONZÀLEZ-MELER, M. A.; LONG, S. P. More efficient plants: a consequence of rising atmospheric CO₂?. **Annual review of plant biology**, v. 48, n. 1, p. 609-639, 1997.

DUBOIS, M. et al. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. **Analytical chemistry**, v. 28, n. 3, p. 350-356, 1956.

DUSENGE, M. E.; DUARTE, A. G.; WAY, D. A. Plant carbon metabolism and climate change: elevated CO₂ and temperature impacts on photosynthesis, photorespiration and respiration. **New Phytologist**, v. 221, n. 1, p. 32-49, 2019.

FARRAR, J.; POLLOCK, C.; GALLAGHER, J. Sucrose and the integration of metabolism in vascular plants. **Plant science**, v. 154, n. 1, p. 1-11, 2000.

FERREIRA, M. C.; VIEIRA, D. L. M. Topsoil for restoration: Resprouting of root fragments and germination of pioneers trigger tropical dry forest regeneration. **Ecological Engineering**, v. 103, p. 1-12, 2017.

FLINT, S. D.; JORDAN, P. W.; CALDWELL, M. M. Plant protective response to enhanced UV-B radiation under field conditions: leaf optical properties and photosynthesis. **Photochemistry and Photobiology**, v. 41, n. 1, p. 95-99, 1985.

GAO, J. et al. Physiological homeostasis and morphological plasticity of two tree species subjected to precipitation seasonal distribution changes. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 25, p. 1-19, 2017.

GARCÍA-TEJERO, I. F. et al. Thermal data to monitor crop-water status in irrigated Mediterranean viticulture. **Agricultural Water Management**, v. 176, p. 80-90, 2016.

GIANNOPOLITIS, C. N.; RIES, S. K. Superoxide dismutases: I., occurrence in higher plants. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 59, p. 309-314, 1977.

GOLFARI, L. **Zoneamento ecológico do Estado de Minas Gerais**. Belo Horizonte: Centro de Pesquisa Florestal da Região do Cerrado, 1975. 65p.

GROSSIORD, C. et al. Plant responses to rising vapor pressure deficit. **New Phytologist**, v. 226, n. 6, p. 1550-1566, 2020.

GUO, X. Y.; ZHANG, X. S.; HUANG, Z. Y. Drought tolerance in three hybrid poplar clones submitted to different watering regimes. **Journal of Plant Ecology**, v. 3, n. 2, p. 79–87, 2010.

HACKE, U.G.; SPERRY, J.S. Limits to xylem refilling under negative pressure in *Laurus nobilis* and *Acer negundo*. **Plant Cell and Environment,** v. 26, p.303-311, 2003.

HARLEY, P. C.; SHARKEY, T. D. An improved model of C3 photosynthesis at high CO₂: reversed O₂ sensitivity explained by lack of glycerate reentry into the chloroplast. **Photosynthesis Research**, v. 27, n. 3, p. 169-178, 1991.

HASANUZZAMAN, M. et al. Physiological, biochemical, and molecular mechanisms of heat stress tolerance in plants. **International journal of molecular sciences**, v. 14, n. 5, p. 9643-9684, 2013.

HASANUZZAMAN, M.et al. Reactive oxygen species and antioxidant defense in plants under abiotic stress: Revisiting the crucial role of a universal defense regulator. Antioxidants, v. 9, n. 8, p. 681, 2020.

HAVIR, E. A.; MCHALE, N. A. Biochemical and developmental characterization of multiple forms of catalase in tobacco leaves. **Plant Physiology**, v. 84, p. 450-55, 1987.

HE, B. et al. Physiological responses of Scaevola aemula seedlings under high temperature stress. **South African Journal of Botany**, v. 112, p. 203-209, 2017.

HILTON, L. D. H. S. C. et al. **Ecology and evolution of flowers**. Oxford University Press on Demand, 2006.

HUGHES, L. Biological consequences of global warming: is the signal already apparent?. **Trends in ecology & evolution**, v. 15, n. 2, p. 56-61, 2000.

Intergovernmental Panel on Climate Change - IPCC. Climate Change 2014. Synthesis Report." In: Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, ed. L.A Pachauri, R.K., Meyer., 151 p.

JAJOO, A.; ALLAKHVERDIEV, S. I. High-temperature stress in plants: consequences and strategies for protecting photosynthetic machinery. **Plant stress physiology**, v. 2017, p. 138-154, 2017.

JACKSON, R. D.; IDSO, S. B.; REGINATO, R.J.; PINTER, P. J. Canopy temperature as a crop water stress indicator. **Water Resour. Res.**, v. 17, p. 1133-1138, 1981.

JIAO, X. C. et al. Coordination between vapor pressure deficit and CO₂ on the regulation of photosynthesis and productivity in greenhouse tomato production. **Scientific reports**, v. 9, n. 1, p. 1-10, 2019.

JIMÉNEZ-ALFARO, B. et al. Seed germination traits can contribute better to plant community ecology. **Journal of Vegetation Science**, v. 27, n. 3, p. 637-645, 2016.

KAGEYAMA, P. Y. et al. Restauração da mata ciliar: manual de recuperação de áreas ciliares e microbacias. 2002.

KAR, M., MISHRA, D. Catalase, peroxidase, and polyphenoloxidase activities during rice leaf senescence. **Plant Physiology**, v. 57, p. 315–319, 1976.

KOSHIBA, T. Cytosolic ascorbate peroxidase in seedlings and leaves of maize (Zea mays). **Plant and Cell Physiology**, v. 34, p. 713-721, 1993.

LI, J. et al. Influence of drought stress on photosynthetic characteristics and protective enzymes of potato at seedling stage. Journal of the Saudi Society of Agricultural Sciences, v. 16, n. 1, p. 82-88, 2017.

LICHTENTHALER, H. K.; BUSCHMANN, C. Chlorophylls and carotenoids: Measurement and characterization by UV-VIS spectroscopy. **Current protocols in food analytical chemistry**, v. 1, n. 1, p. F4. 3.1-F4. 3.8, 2001.

LIMA, R. S.; OLIVEIRA, P. L.; RODRIGUES, L. R. Wood anatomy of *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong (Leguminosae-Mimosoideae) occurring in two environments. **Brazilian Journal of Botany**, v. 32, n. 2, p. 361-374, 2009.

LONG, S. P. et al. Rising atmospheric carbon dioxide: plants FACE the future. **Annu. Rev. Plant Biol.**, v. 55, p. 591-628, 2004.

LONG, R. L. et al. The ecophysiology of seed persistence: a mechanistic view of the journey to germination or demise. **Biological Reviews**, v. 90, n. 1, p. 31-59, 2015

NAKANO, Y.; ASADA, K. Hidrogen peroxide is sacavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplast. **Plant Cell Physiology**, v. 22, p. 867-880, 1981.

NAWAZ, F. et al. Effect of selenium foliar spray on physiological and biochemical processes and chemical constituents of wheat under drought stress. **Ecotoxicology and environmental safety**, v. 113, p. 191-200, 2015.

MARCHIN, R. M. et al. Extreme heat increases stomatal conductance and drought-induced mortality risk in vulnerable plant species. **Global Change Biology**, v. 28, n. 3, p. 1133-1146, 2022.

MARENCO, R. A. et al. Fisiologia de espécies florestais da Amazônia: fotossíntese, respiração e relações hídricas. **Revista Ceres**, v. 61, p. 786-799, 2014.

MATESE, A. et al. Estimation of water stress in grapevines using proximal and remote sensing methods. **Remote Sensing**, v. 10, n. 1, p. 114, 2018.

MATHUR, S.; AGRAWAL, D.; JAJOO, A. Photosynthesis: response to high temperature stress. Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology, v. 137, p. 116-126, 2014.

MIELKE, M. S.; SCHAFFER, B.; LI, C. Use of a SPAD meter to estimate chlorophyll content in Eugenia uniflora L. leaves as affected by contrasting light environments and soil flooding. **Photosynthetica**, v. 48, n. 3, p. 332-338, 2010.

MISHRA, A. N.; SRIVASTAVA, A.; STRASSER, R. J. Elastic and plastic responses of *Vicia faba* leaves to high temperature and high light stress. In: **Gordon Conference on** "Temperature stress in plants. 2007.

MISHRA, A. N.; TERASHIMA, I. Changes in photosystem activities during adapta-tion of *Vicia faba* seedlings to low, moderate and high temperature. In: **Plant Cell Physiology, v. Abstract, p. Annual Symposium JSPP, Nara. Japan**. 2003. p. 27-29.

MITTLER, R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. **Trends in plant science**, v. 7, n. 9, p. 405-410, 2002.

MOORE, B. D. et al. The biochemical and molecular basis for photosynthetic acclimation to elevated atmospheric CO₂. **Plant, Cell & Environment**, v. 22, n. 6, p. 567-582, 1999.

MURCHIE, E. H.; LAWSON, T. Chlorophyll fluorescence analysis: a guide to good practice and understanding some new applications. **Journal of experimental botany**, v. 64, n. 13, p. 3983-3998, 2013.

NÓIA JÚNIOR, R. de S. et al. Characterization of photosynthesis and transpiration in two rubber tree clones exposed to thermal stress. **Brazilian Journal of Botany**, v. 41, n. 2276 4, p. 785-794, 2018.

NÓIA JÚNIOR, R. DE S. et al. Ecophysiological acclimatization to cyclic water stress in *Eucalyptus*. Journal of Forestry Research, v. 1, p. 1-10, 2019.

OOI, M. K. J. Seed bank persistence and climate change. **Seed Science Research**, v. 22, n. S1, p. S53-S60, 2012.

PAUDEL, I. et al. Elevated CO₂ compensates for drought effects in lemon saplings via stomatal downregulation, increased soil moisture, and increased wood carbon storage. **Environmental and experimental botany**, v. 148, p. 117-127, 2018.

PEIXOTO, P. H. P. et al. Aluminum effects on lipid peroxidation and on the activities of enzymes of oxidative metabolism in sorghum. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v. 3, p. 137-143, 1999.

PERDOMO, J. A. et al. Rubisco and rubisco activase play an important role in the biochemical limitations of photosynthesis in rice, wheat, and maize under high temperature and water deficit. **Frontiers in plant science**, v. 8, p. 490, 2017.

POWERS, J. S. et al. A catastrophic tropical drought kills hydraulically vulnerable tree species. **Global Change Biology**, v. 26, n. 5, p. 3122-3133, 2020.

POU, A. et al. Validation of thermal indices for water status identification in grapevine. **Agricultural water management**, v. 134, p. 60-72, 2014.

QURESHI, M. K. et al. Role of reactive oxygen species and contribution of new players in defense mechanism under drought stress in rice. **International Journal of Agriculture & Biology**, v. 20, n. 6, p. 1339-1352, 2018.

R Core Team. **R**: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2017. https://www.R-project.org/

RAHDARI, P.; SEYED, M. H.; SHAHROKH, T. The studying effect of drought stress on germination, proline, sugar, lipid, protein and chlorophyll content in purslane (Portulaca oleracea L.) leaves. **Journal of Medicinal Plants Research**, v. 6, n. 9, p. 1539-1547, 2012.

REDDY, A. R.; RASINENI, G. K.; RAGHAVENDRA, A. S. The impact of global elevated CO₂ concentration on photosynthesis and plant productivity. **Current Science**, p. 46-57, 2010.

RIAZI, A.; MATSUDA, K.; ARSLAN, A. Water-stress induced changes in concentrations of proline and other solutes in growing regions of young barley leaves. **Journal of Experimental Botany**, v. 36, n. 11, p. 1716-1725, 1985.

ROWLAND, L. et al. Death from drought in tropical forests is triggered by hydraulics not carbon starvation. **Nature**, v. 528, n. 7580, p. 119-122, 2015.

SALAZAR-PARRA, C. et al. Climate change (elevated CO2, elevated temperature and moderate drought) triggers the antioxidant enzymes' response of grapevine cv. Tempranillo, avoiding oxidative damage. **Physiologia plantarum**, v. 144, n. 2, p. 99-110, 2012.

SAMPAIO, V. S.; ARAÚJO, N. D.; AGRA, M. F. Characters of leaf epidermis in Solanum (clade Brevantherum) species from Atlantic forest of northeastern Brazil. **South African Journal of Botany**, v. 94, p. 108-113, 2014.

SÁNCHEZ-RODRÍGUEZ, E. et al. Antioxidant response resides in the shoot in reciprocal grafts of drought-tolerant and drought-sensitive cultivars in tomato under water stress. **Plant Science**, v. 188, p. 89-96, 2012.

SAPETA, H. et al. Drought stress response in Jatropha curcas: growth and physiology. **Environmental and Experimental Botany**, v. 85, p. 76-84, 2013.

SCHIMPL, F. C. et al. Physiological responses of young Brazil nut (*Bertholletia excelsa*) plants to drought stress and subsequent rewatering. **Flora**, v. 252, p. 10-17, 2019.

SILVA, I. M. S. et al. Response of central Amazon rainforest soil seed banks to climate change-Simulation of global warming. **Forest Ecology and Management**, v. 493, p. 119224, 2021.

SOUZA, J. P. et al. Elevated atmospheric CO₂ concentration improves water use efficiency and growth of a widespread Cerrado tree species even under soil water deficit. Acta Botanica Brasilica, v. 33, n. 3, p. 425-436, 2019.

SPERRY, J. S. et al. The impact of rising CO₂ and acclimation on the response of US forests to global warming. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 116, n. 51, p. 25734-25744, 2019.

TAIZ, L. et al. Fisiologia Vegetal. 6. ed. Porto Alegre: Artmed. 2017.

TANG, Y. Y. et al. Regulatory mechanism of NaCl stress on photosynthesis and antioxidant capacity mediated by transglutaminase in cucumber (Cucumis sativus L.) seedlings. **Scientia** horticulturae, v. 235, p. 294-306, 2018.

THOMPSON, M. et al. Effects of elevated carbon dioxide on photosynthesis and carbon partitioning: a perspective on root sugar sensing and hormonal crosstalk. **Frontiers in Physiology**, p. 578, 2017.

THWE, A. A; KASEMSAP, P. Quantification of OJIP fluorescence transient in tomato plants under acute ozone stress. Agriculture and Natural Resources, v. 48, n. 5, p. 665-675, 2014.

VAZQUEZ, P. Comparación de índices de estrés hídrico, a partir de información captada por el sensor MODIS, en la región pampeana argentina. **Cuadernos Geográficos**, v. 52, p.46-68, 2013.

VURUKONDA, S. S. K. P.et al. Enhancement of drought stress tolerance in crops by plant growth promoting rhizobacteria. **Microbiological research**, v. 184, p. 13-24, 2016.

WALCK, J. L.; HIDAYATI, S. N.; DIXON, K. W.; THOMPSON, K. E. N.; POSCHLOD, P. Climate change and plant regeneration from seed. **Global Change Biology**, v.17, n. 6, p. 2145-2161, 2011.

WU, Y. J. et al. Photosynthetic gas-exchange and PSII photochemical acclimation to drought in a native and non-native xerophytic species (*Artemisia ordosica* and *Salix psammophila*). **Ecological Indicators**, v. 94, p. 130-138, 2018.

YAMORI, W.; HIKOSAKA, K.; WAY, D. A. Temperature response of photosynthesis in C 3, C 4, and CAM plants: temperature acclimation and temperature adaptation. **Photosynthesis research**, v. 119, n. 1-2, p. 101-117, 2014.

ZHA, T. et al. Diurnal response of effective quantum yield of PSII photochemistry to irradiance as an indicator of photosynthetic acclimation to stressed environments revealed in a xerophytic species. **Ecological Indicators**, v. 74, p. 191-197, 2017.

ZINTA, G. et al. Physiological, biochemical, and genome-wide transcriptional analysis reveals that elevated CO 2 mitigates the impact of combined heat wave and drought stress in Arabidopsis thaliana at multiple organizational levels. **Global Change Biology**, v. 20, n. 12, p. 3670-3685, 2014.

CONCLUSÕES GERAIS

Esta é uma nova abordagem para um estudo de banco de sementes do solo em florestas estacionais da Mata Atlântica, com a condução do experimento de forma controlada, simulando o cenário futuro previsto. As áreas em que se espera que as espécies persistam são essenciais para alcançar uma conservação adequada a longo prazo.

Os resultados mostraram que a regeneração natural pode ser significativamente afetada pelas mudanças climáticas e com potencial para alterar a diversidade e composição florística. Além disso, espécies vegetais que permanecerem no cenário futuro desenvolverão características adaptativas, pois, as espécies mais afetadas são aquelas em seu limite ecofisiológico. O estresse causado pelas mudanças climáticas pode desempenhar um papel crítico e empurrar as espécies para mais perto dos limiares de mortalidade.

O estudo fornece subsídios para a recuperação de áreas degradadas e para o desenvolvimento de programas de conservação que auxiliem a gestão das florestas, na conservação e planejamento de ações de manutenção da área protegida frente às mudanças climáticas. No entanto, são necessários esforços políticos em termos de planejamento do uso da terra, estratégias de uso sustentável e redução das emissões de gases de efeito estufa. Neste contexto, é importante a continuidade de estudos envolvendo as mudanças climáticas com as espécies oriundas do banco de sementes do solo de florestas estacionais que se destacaram na comunidade.