



**UNIVERSIDADE FEDERAL DO OESTE DO PARÁ  
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA, PÓS-GRADUAÇÃO E INOVAÇÃO  
TECNOLÓGICA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO SOCIEDADE, NATUREZA E  
DESENVOLVIMENTO**

**DELIANE VIEIRA PENHA DE OLIVEIRA**

**O USO DA ÁGUA POR ÁRVORES DE UMA FLORESTA TROPICAL EM RESPOSTA  
À SAZONALIDADE**

**SANTARÉM-PA  
2019**

**DELIANE VIEIRA PENHA DE OLIVEIRA**

**O USO DA ÁGUA POR ÁRVORES DE UMA FLORESTA TROPICAL EM RESPOSTA  
À SAZONALIDADE**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação *Stricto Sensu* Sociedade, Natureza e Desenvolvimento, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutora em Ciências Ambientais pela universidade Federal do Oeste do Pará. Área de concentração: Impactos Ambientais e Sociais da Mudança do Uso da Terra na Amazônia.

Orientador: Drº José Mauro Sousa de Moura  
Coorientador: Drº Tomas Ferreira Domingues

**SANTARÉM-PA  
2019**

**Dados Internacionais de Catalogação-na-Publicação (CIP)**  
**Sistema Integrado de Bibliotecas – SIBI/UFOPA**

---

- O48u Oliveira, Deliane Vieira Penha de  
O uso da água por árvores de uma floresta tropical em resposta à sazonalidade. /  
Deliane Vieira Penha de Oliveira. – Santarém, 2019.  
114 p. : il.  
Inclui bibliografias.
- Orientador: José Mauro Sousa de Moura  
Coorientador: Tomas Ferreira Domingues  
Tese (Doutorado) – Universidade Federal do Oeste do Pará, Pró-Reitoria de Pesquisa,  
Pós-Graduação e Inovação Tecnológica, Programa de Pós-Graduação em Sociedade,  
Natureza e Desenvolvimento.
1. Estratégias hidráulicas. 2. Iso/ Anisohídrica. 3. Vulnerabilidade ao embolismo. I.  
Moura, José Mauro Sousa de, *orient.* II. Domingues, Tomas Ferreira, *coorient.* III.  
Título.

CDD: 23 ed. 575.76


DELIANE VIEIRA PENHA DE OLIVEIRA

## O USO DA ÁGUA POR ÁRVORES DE UMA FLORESTA TROPICAL EM RESPOSTA À SAZONALIDADE


Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação *Stricto Sensu* Sociedade, Natureza e Desenvolvimento, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutora em Ciências Ambientais pela universidade Federal do Oeste do Pará. Área de concentração: Impactos Ambientais e Sociais da Mudança do Uso da Terra na Amazônia.

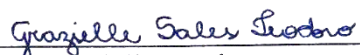
Conceito: APROVADO


Data de aprovação 13 / 09 / 2019


  
Drº José Mauro Sousa de Moura – Orientador  
Universidade Federal do Oeste do Pará (UFOPA)

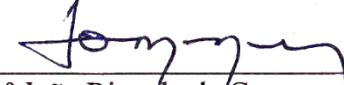
Drº Tomas Ferreira Domingues – Coorientador  
Universidade de São Paulo (USP)

  
Dra Luciana Alves  
Universidade da Califórnia em Los Angeles (UCLA)

  
Dra Grazielle Teodoro  
Universidade Federal do Pará (UFPA)

  
Drº Rodrigo da Silva  
Universidade Federal do Oeste do Pará (UFOPA)

  
Drº Advanio Inácio Siqueira Silva  
Universidade Federal do Oeste do Pará (UFOPA)

  
Drº João Ricardo da Gama  
Universidade Federal do Oeste do Pará (UFOPA)

## DEDICATÓRIA

*Dedico este trabalho ao meu esposo e melhor amigo **Adson Tomas**, por ter sido minha fortaleza em todo tempo. Por acreditar e me encorajar a cumprir essa jornada. Pela paciência e cuidado. Por me tranquilizar cuidando dos nossos filhos com tanta excelência. À minha caçulinha **Nina Sofia**. Ela nasceu durante o doutorado... poderia se chamar vida...! Ao **Mauro Brum**, por acreditar e me fazer acreditar que eu poderia ser capaz de fazer um bom trabalho, por dedicar tanto tempo, amor e principalmente paciência durante todo esse processo. Por me dar todos os tipos de suporte que precisei.*

## AGRADECIMENTO

Finalizar o doutorado foi bem mais difícil que começar, e sobre o começo, eu quero agradecer ao meu orientador, José Mauro, que despertou em mim um sonho que eu já havia enterrado, ele acreditou mais em mim que eu mesma. Apesar dele não trabalhar com ecofisiologia, me deu todas as condições necessárias para executar esse trabalho. Obrigada pelo convite, por confiar em mim, por me dar liberdade e a chance de aprender com meus erros (foram tantos!). Através dele eu tive a chance de conhecer pessoas incríveis e fazer parcerias sem as quais eu não teria feito absolutamente nada. Scott Saleska foi um desses parceiros. Muito obrigada por financiar todo meu campo, viagens e análises que precisei fazer em Campinas. Por me dar a chance de fazer parte de um grupo de pesquisa internacional, com o qual aprendi/aprendo tanto! Também agradeço ao Rafael Oliveira e ao Tomas Domingues por serem tão acessíveis às minhas dúvidas acadêmicas e tão sensíveis à minha realidade. Obrigada pela paciência, conselhos e humanidade. Tomas aceitou o desafio de me coorientar e no segundo ano de doutorado o batizei de “remedinho”, porque quando comecei a ter os primeiros sinais de ansiedade e autossabotagem (diagnosticados no último ano), ele pacientemente me tranquilizava, encorajava, direcionava...As discussões científicas com que ele sempre foram muito ricas, e todas as vezes eu pensava: “nossa, como eu preciso estudar mais!” A maneira de “dizer” o quanto eu não sabia sempre foi muito respeitosa e me dava mais apetite para melhorar. Mas uma das principais marcas do Tomas na minha jornada, foi quando tivemos uma conversa sobre maternidade/paternidade na Floresta do Tapajós. Depois daquela ocasião eu nunca mais senti culpa por tentar conciliar maternidade e ciência, aceitei que amo as duas coisas e que poderia fazê-las, e fiz, estou fazendo...! (um dia, quem sabe, eu escrevo sobre o preço dessa escolha).

Nesse contexto de parcerias, também agradeço o apoio, principalmente em campo, do “Coronel”, Neill Prohaska, Kleber Campos e Rardilis Branches. Coronel foi um ajudante de campo incansável, cuidadoso e excelente! Neill me apresentou o porômetro, me ensinou a escalar e deu suporte logístico, além de discutir questões chaves do trabalho. Kleber e Rardilis foram...nem sei como dizer. Como classificar pessoas que acordam de madrugada, ficam mais de 12h em campo coletando dados, escalando em árvores e ouvindo muitos mosquitos “cantando no pé” do ouvido? Eu realmente sou grata a vocês, rapazes. Super obrigada pelas campanhas que puderam ir comigo!! Ainda sobre colaboração efetiva, agradeço ao professor Anderson Meneses pela paciência e

disponibilidade para ensinar e discutir a estatística do trabalho, por ser um excelente exemplo de seriedade, compromisso, organização e rigor com a ciência. Agradeço à Nathalia Restrepo-Coupe, uma mulher extraordinariamente competente, acessível e humana, que colaborou brilhantemente no processamento dos dados de microclima. Meu obrigada também ao Mauro Brum, que foi meu principal exemplo de postura como estudante de doutorado. Foi também um exemplo de caráter, respeito, cidadania, ética, honestidade.... Ele é um ser humano incrível! Eu não tenho dúvidas de que tudo que consegui realizar nesse trabalho, só foi possível devido a colaboração dele. Ele me ensinou desde formulação de hipóteses até curvas de cavitação e programação em R! Depois do meu marido, foi a pessoa que mais aturou o “jeito Deliane de ser”. Mais que entender as lacunas que existiam na minha formação, ele, humilde e pacientemente, ajudou a preencher cada uma delas. Quando engravidei da Nina, ele foi a primeira pessoa a quem dei a notícia, a mensagem de volta foi: “DELIAAANEE!! Eu vou te ajudar no que for preciso, você pode contar comigo!!”. Eu já tinha a colaboração incondicional dele, mas naquele dia nasceu um amigo-irmão. E sim, como um homem nobre e de palavra que ele é, me ajudou em tudo que precisei. Além disso, através dele conheci a Sullen, que é uma mulher incrivelmente encantadora. Obrigada por sempre me acolher em Campinas. Devo demais a esse casal. Obrigada, obrigada e obrigada!

Agradeço o suporte da Universidade e órgãos de fomento públicos Estaduais e Federais. Sem os quais eu provavelmente não conseguiria fazer pós-graduação. O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001 e FAPESPA. Obrigada à Universidade Federal do Oeste do Pará (UFOPA), Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP) e do Estado de São Paulo (USP- Ribeirão Preto) por todo apoio necessário, especialmente, recursos humanos e estrutural. Agradeço *“(...) a todo povo brasileiro, aqueles jovens, senhores e senhoras que acordam cedo e partem para uma rotina de labuta e trabalho pesado nas faxinas, nas cozinhas, nas fábricas, nos campos, nas escolas, nos escritórios privados ou mesmo nas repartições públicas, a toda classe de trabalhadores que existe nesse país. Vocês ajudaram de alguma maneira a mover a nossa economia, pagaram seus impostos com o árduo suor do trabalho, muitas vezes injusto, e fizeram que o governo destinasse parte do dinheiro arrecadado em investimento em ciência. **Eu garanto a vocês que eu investi bem o vosso dinheiro em um trabalho que, embora muitos o considerem dispensável, é digno como qualquer outro. Afirmo a todos que coloquei todo meu***

*amor em cada ato destinado ao conhecimento produzido aqui. A vocês, ilustres conhecidos e desconhecidos o meu muito obrigado” (Mauro Brum).*

Ainda no âmbito institucional, agradeço ao programa de Doutorado Sociedade, Natureza e Desenvolvimento e ao grupo de pesquisa Biogeofísica da Região Amazônica e Modelagem Ambiental (BRAMA) da Universidade Federal do Oeste do Pará (UFOPA). A convivência com professores, técnicos e alunos ao longo dessa jornada contribuíram bastante para meu crescimento pessoal e profissional. Em especial, agradeço ao professor Rodrigo da Silva, líder do BRAMA, e aos professores Adelaine Michela Figueira, José Mauro e Júlio Tota, aos colegas de convivência (quase) diária Daniel Jati, Talita Baena, Alan Magalhães, Gleice Machado, Samuel e a todos os PIBICs. Todas essas pessoas de alguma forma contribuíram com a minha formação e para a conclusão desse trabalho.

Agradeço ao Herbário da UFOPA (HSTM) e à EMBRAPA Amazônia Oriental pelo apoio com a identificação das plantas e ao LBA em Santarém pelo suporte logístico para o trabalho de campo, especialmente à Elizangela, Louro, Adão, Eliete e Genilson. Essa equipe é maravilhosa!! Obrigada por auxiliarem nos trâmites com autorização para entrada na floresta junto aos órgãos competentes, por darem muitos outros tipos de suporte para que meu trabalho de campo fosse “mais leve” e possível de ser executado.

Agradeço aos diversos profissionais que ao longo dessa jornada compartilharam suas experiências comigo, me incentivaram, deram conselhos, contribuições científicas, acreditaram que eu poderia finalizar essa etapa (sim, pensei inúmeras vezes em desistir), dedicaram tempo e paciência para consolar uma caboclinha amazônica cheia de medos, inseguranças e baixa autoestima. Além dos que eu já citei aqui, muito obrigada Amanda Mortati, Thais Elias, Leandro Giacomini, Rodrigo Fadini, Advanio Silva, Edgard Tribuzy, Flavia Costa, Laurens Poorter, Rodrigo Bacaro, Laurindo Campos, Erika Berenguer, Filipe França, Bruno Rosado, Luciana Alves, Grazielle Teodoro e Luiz Aragão.

Um dos ganhos mais preciosos do doutorado foi, sem dúvida alguma, a oportunidade de conhecer pessoas tão incríveis. Algumas se tornaram bem próximas... meus queridos amigos Cristiane Cunha, Neriane da Hora, Carla Bentes, Elton Teixeira, Jéssica Ariana, Luiza Cosme, Tony Oliveira, essa jornada com vocês foi incrível. Obrigada pela reciprocidade, suporte, amizade, aventuras, contribuições...



É verdade que cuidar da família demanda muito tempo e causa um *delay* na produção acadêmica. Mas não abriria mão de ter esse “monte” de filhos por mais produção. Eu sou muito grata pela vida deles, porque eles me trazem vida e me ajudam a querer ser uma pessoa melhor todos os dias. Eu agradeço por tudo que eles representam e também por terem sido compreensíveis e pacientes com meu cansaço, estresse e ausência. Nicole, no auge dos seus 10 anos, orou por mim, me deu colo e força diversas vezes, sem dúvida ela é a melhor primogênita e a melhor irmã do mundo! Nicolas e Nina tornaram essa jornada mais leve, apesar de todo trabalho que crianças na idade deles dão. O amor e a alegria que eles proporcionam supera e muito, toda energia e atenção que eles demandam. Meu companheiro e melhor amigo, Adson. Nossa! Ele nem parece gente... é o ser humano que mais admiro, que diversas vezes me encorajou, enxugou minhas lágrimas, foi para o campo comigo (mesmo sendo bem urbano). Ele fez inúmeras renúncias. Inclusive quando teve todas as razões pra ir embora, ele escolheu ficar. Mais que isso, escolheu me ajudar a melhorar. Esteve ao meu lado sempre. O seu cuidado e amor foram firmes em todas as horas. Meu querido, a nossa família é a nossa maior e principal conquista, você é o melhor presente que eu poderia dar aos meus filhos. Obrigada por ser a pessoa que você! Qualquer expressão aqui ainda seria pouco para dizer o quanto você merece reconhecimento e o quanto eu sou grata pela sua vida. Agradeço também à minha mãe Delgina e meu pai e Délio, minha irmã Deugiele, minhas cunhadas Juli e Ádria e minha prima, quase irmã gêmea, Paula. Como eu sou grata por cuidarem de mim, por apontarem meus erros e “segurarem as pontas” em casa durante minha ausência em diversas vezes.

A curva de aprendizado durante o doutorado foi muito dolorosa, em parte pelas grandes lacunas na minha formação acadêmica, em parte pelo meu processo de aprendizagem ser bastante lento, em parte pelo tempo enorme sofrendo com autossabotagem, ansiedade e me achando uma impostora. Amigos, família e colegas de profissão foram muito importantes para que eu superasse todas essas questões. No entanto, a intervenção da psicóloga Carla foi imprescindível para que meu quadro não evoluísse para algo mais sério, como depressão. Então eu agradeço muito à essa profissional tão excelente e cuidadosa. Em um ano de terapia percorri o caminho do equilíbrio emocional e nesse final do doutorado as “coisas aqui dentro” estão mais ajustadas que no começo. Muito, muito obrigada por me mostrar o caminho do autoconhecimento, da importância de cuidar da saúde mental e de que tudo isso não é frescura.

Sempre dizia que eu tinha tudo pra dar errado, mas como era teimosa, daria certo. Hoje percebo o quanto eu estava errada (não em relação à teimosia). Hoje percebo o contrário, eu tive

tudo pra dar certo (colaboradores de alto nível, financiamento, estrutura física, etc.), mas só tive essa percepção quando entendi que “a fé é a certeza de coisas que se esperam, a convicção de fatos que se não veem”. Hoje posso facilmente contemplar os pequenos milagres que convergiram para que eu chegasse até aqui. Finalizo essa etapa da vida profissional com a sensação de dever cumprido e com o coração cheio de gratidão por tudo e por todos que estiveram comigo nessa jornada. Outra vez, Obrigada!

## EPÍGRAFE

*“Coragem é fazer apesar do medo, da maneira  
menos estúpida possível”*

Nathalia Arcuri

## RESUMO

A Floresta Amazônica afeta o clima regional e global. Modelos climáticos sinalizam para um aumento na frequência e intensidade da seca na região, portanto, o conhecimento sobre como a vegetação responde às mudanças nas condições ambientais sazonais é importante para entender a vulnerabilidade da floresta ao estresse hídrico. Apesar dos avanços importantes na compreensão do efeito da seca nas florestas tropicais da Amazônia, a relação entre estratégias de uso da água e atributos funcionais do xilema e da folha, bem como os efeitos dessas estratégias sobre a dinâmica de carboidratos não estruturais foliares não é bem compreendida. O principal objetivo desse trabalho foi identificar as estratégias de uso da água por árvores da Floresta Nacional do Tapajós. Foram levantadas questões discutidas em dois capítulos. O capítulo 1 refere-se à identificação das estratégias de uso da água baseada na classificação iso/anisohídrica e a relação com atributos funcionais hidráulicos do xilema e da folha. Enquanto no capítulo 2 buscou-se responder qual a dinâmica de carboidratos não estruturais foliares (CNE) na escala diária e sazonal de árvores que ocupam diferentes estratos na estrutura vertical da floresta tropical sazonal. Os resultados revelam que árvores de dossel, meio do dossel e sub-bosque, representam um contínuo de estratégias de uso da água, com forte controle estomático (estratégia isohídrica) prevalecendo em árvores de dossel, menor controle estomático (estratégia anisohídrica) no sub-bosque e árvores do meio dossel apresentaram comportamento intermediário. A regulação das trocas gasosas pelos estômatos e a manutenção do potencial hídrico foliar estão associados à vulnerabilidade do xilema ao embolismo e à tolerância à perda do turgor foliar. Os potenciais hídricos que impõem limites máximos e mínimos de condutância estomática ( $g_s$ ) para a comunidade indicam que esses limites são determinados pelo teor de água do solo e déficit de pressão de vapor. Em relação aos CNEs, foi identificado que os padrões diários e sazonais de açúcares solúveis e amido foliares diferem de acordo com o eixo de disponibilidade de água e luz em cada microambiente em que plantas dos diferentes estratos ocorrem. De modo geral, árvores de dossel e sub-bosque apresentaram padrão de resposta diário e sazonal similares, enquanto árvores do meio dossel divergiu dos demais grupos. Os resultados sugerem que o metabolismo foliar relacionado ao C não foi limitado pela seca para dossel e sub-bosque, mas o contrário pode ter ocorrido para o meio do dossel. Os mecanismos para compreender esses processos ainda precisam ser explorados. Os resultados desse trabalho suportam a hipótese de segregação de nicho pelo uso da água e da luz em florestas úmidas sazonais da

Amazônia e demonstram uma diversidade de estratégias hidráulicas, em vez de uma dicotomia iso/anisohídrica. Além disso, têm implicações importantes para entender como os diferentes padrões de condutância estomática influenciam a diversidade funcional em uma floresta tropical sazonal, bem como para criar representações mais realistas em modelos de dinâmica de vegetação, permitindo maior precisão nas previsões de mudanças climáticas e na compreensão da relação entre vegetação e atmosfera.

**Palavras-Chaves:** Estratégias Hidráulicas. Iso/Anisohídrica. Vulnerabilidade ao Embolismo. Potencial Hídrico no Ponto de Perda de Turgor. Carboidrato Não Estrutural.

## ABSTRACT

The Amazon rainforest affects the regional and global climate. Climate models foresee an increase in the frequency and intensity of drought in the region, so knowledge about how vegetation responds to changes in seasonal environmental conditions is helpful to understanding the vulnerability of the forest to water stress. Despite of important advances in understanding the effect of drought on tropical rainforests in the Amazon, the relationship between water use strategies and functional attributes of xylem and leaf as well as the effects of these strategies on leaf nonstructural carbohydrate dynamics is not well understood. The main objective of this work was to identify the strategies of water use by trees of the Tapajos National Forest. Questions were raised and discussed in two chapters. Chapter 1 refers to the identification of water use strategies based on iso/anisohydric classification and the relation with xylem and leaf hydraulic functional attributes. While in chapter 2 we tried to describe the dynamics of non-structural leaf carbohydrates (CNE) of trees occupying different extracts in the vertical structure of the tropical forest in the daily and seasonal scales. The results reveal that canopy, middle canopy and understory trees represent a continuum of water use strategies, with strong stomatal control (isohydric strategy) prevailing in canopy trees and lower stomatal control (anisohydric strategy) in the understory. Middle canopy trees showed intermediate behavior. Regulation of gas exchange by stomata and maintenance of leaf water potential are associated with xylem vulnerability to embolism and tolerance to loss of leaf turgor. The water potentials that impose maximum and minimum stomatal conductance ( $g_s$ ) limits on the community indicate that these limits are determined by soil water content and vapor pressure deficit. Regarding the CNEs, it was identified that the daily and seasonal patterns of soluble sugars and leaf starch differ according to the axis of water and light availability in each microenvironment where plants of different habits occur. Overall, canopy and understory trees showed similar daily and seasonal response patterns, while mid-canopy trees differed from the other groups. Results suggest that C-related leaf metabolism was not limited by canopy and understory drought, but the opposite may have occurred for the canopy medium. The mechanisms for understanding these processes have yet to be explored. The results of this work support the hypothesis of niche segregation by the use of water and light in seasonal rainforests of the Amazon and demonstrate a diversity of hydraulic strategies rather than an iso/anisohydric dichotomy. In addition, they have important implications for understanding how different stomatal conductance

patterns influence functional diversity in a seasonal rainforest, as well as for creating more realistic representations in vegetation dynamics models, allowing greater accuracy in climate change predictions and understanding of the relationship between vegetation and atmosphere.

**Keywords:** Hydraulic Strategies. Iso/Anisohydric. Vulnerability to Embolism. Leaf Water Potential at Turgor Loss Point. Nonstructural Carbohydrate.

## LISTAS DE ILUSTRAÇÕES

- Tabela 1** - Informações das espécies estudadas no Km 67 da Floresta Nacional do Tapajós, no sítio de pesquisa do projeto LBA ..... 36
- Tabela 2** - Resultados da estatística do Modelo Relação linear e não linear entre  $g_s$  normalizada e  $\Psi_f$  ao longo do dia em diferentes estações do ano em árvores de diferentes estratos. p: valor do teste t/ r: coeficiente de correlação de Pearson/  $r^2$ : coeficiente de determinação/ AIC:Akaike information criterion (critério de informação Akaike)... 60
- Tabela 3** - Relação linear e não linear entre  $g_{s \max}$  normalizada e  $\Psi_{pd}$  em diferentes estações do ano em árvores de diferentes estratos. p: valor do teste t/ r: coeficiente de correlação de Pearson/  $r^2$ : coeficiente de determinação/ AIC:Akaike information criterion (critério de informação Akaike) ..... 61
- Tabela 4** - Relação linear e não linear entre  $g_{s \min}$  normalizada e  $\Psi_{md}$  em diferentes estações do ano em árvores de diferentes estratos. p: valor do teste t/ r: coeficiente de correlação de Pearson/  $r^2$ : coeficiente de determinação/ AIC:Akaike information criterion (critério de informação Akaike) ..... 62
- Tabela 5** – Relação entre  $g_s$  normalizada e DPV em árvores de diferentes estratos p: valor do teste t/ r: coeficiente de correlação de Pearson/  $r^2$ : coeficiente de determinação/ AIC:Akaike information criterion (critério de informação Akaike) ..... 65
- Tabela 6** - Correlação de Pearson entre  $g_s$  e P50 em árvores de diferentes estratos..... 67
- Tabela 7** - Correlação de Pearson entre  $g_s$  e  $\Psi_{PPT}$  em árvores de diferentes estratos ..... 68
- Tabela 8** - Correlação de Pearson entre  $\Psi_{md}$  sazonal e P50 e  $\Psi_{PPT}$  em árvores de diferentes estratos..... 69
- Tabela 9** – Resultados da estatística do Modelo Segmentado. Pq: ponto de quebra / sd: desvio padrão / b: intercepto / a: slope /  $r^2$ : coeficiente de determinação/p: valor do teste t / gl: graus de liberdade/ RSE: residual standard error (erro padrão do resíduo)/ RMSD: root mean squared deviation (raiz do desvio quadrático médio) ..... 71
- Tabela 10** - Resultados da correlação linear de Pearson entre açúcar solúvel e amido diário por estrato. p: teste de significância/ r=coeficiente da correlação de Pearson..... 94



- Figura 1** - Área de estudo Floresta Nacional do Tapajós. Sítios experimentais do projeto LBA. Círculo azul indica Km 67 com croqui de parcelas permanentes (50 m x 1000 m).. 33
- Figura 2** - Árvores do estrato dossel. a) *Erismia uncinatum* Warm. b) *Chamaecrista scleroxylon* (Ducke) H.S.Irwin & Barneby. c) *Manilkara elata* (Allemão ex Miq.) Monach. d) *Minuartia guianensis* Aubl. e) *Tachigali chrysophylla* (Poepp.) Zarucchi & Herend. .... 34
- Figura 3** - Árvores do estrato meio do dossel. a) *Protium apiculatum* Swart. b) *Coussarea paniculata* (Vahl) Standl. .... 35
- Figura 4** - Árvores do estrato sub-bosque. a) *Rinorea pubiflora* (Benth.) Sprague & Sandwith. b) *Amphirrhox longifolia* (A.St.-Hil.) Spreng. .... 35
- Figura 5** – Passarela de acesso a árvores de dossel. Círculo azul indica passarela entre a copa das árvores. .... 37
- Figura 6** – Torre de escada com 45 m de altura para acesso a árvores de dossel. .... 38
- Figura 7** - Média Mensal da precipitação para o km 67 da FLONA-Tapajós referente ao período de 1999 a 2006. Barras brancas representam média mensal de precipitação (mm), linha horizontal com círculo representa temperatura do ar (°C), linha horizontal representa radiação PAR ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), faixa cinza representa estação seca. Siglas representam períodos de coletas em cada estação: C: Chuva, FC: Final Chuva, S: Seca, FS: Final Seca. .... 39
- Figura 8** - Condições microclimáticas mensais para o km 67, FLONA-Tapajós. Precipitação média mensal (a) estimada por satélite TRMM (linhas preta e vermelha) e por sensores de precipitação (linha azul) do projeto LBA. Linha preta correspondem a série histórica entre 1998 a 2018, linhas azul e vermelha correspondem ao período das coletas dos dados entre 2016 a 2017, respectivamente. CWD (b) calculado a partir das estimativas de precipitação e evapotranspiração de satélite. Médias mensais de radiação (c), temperatura do ar (d), DPV (e) e umidade relativa do ar (f). Estimativas de sensores da torre de fluxo do projeto LBA. Linhas pretas correspondem aos anos 2000 a 2006, 2008 a 2011. Linhas azuis ao período das coletas dos dados entre 2016 a 2017. Faixas cinzas representam desvio padrão. .... 40
- Figura 9** - Condições microclimáticas diárias para o km 67, FLONA-Tapajós. a) Temperatura do ar, b) radiação (c), DPV (c) e umidade relativa do ar (d). Estimativas de sensores

da torre de fluxo do projeto LBA. Linhas representam estimativas diárias de cada mês correspondente ao período das coletas dos dados entre 2016 a 2017. .... 41

**Figura 10** -  $\Psi_f$  diário e sazonal em árvores de diferentes estratos: dossel n=5, meio do dossel n=2, sub-bosque n=2. Círculos representam a média do  $\Psi_f$  de cinco folhas de cada árvore por estrato para cada hora do dia entre 6-19 h (n=14) em diferentes estações do ano. Linhas inteiras verticais representam erro padrão. Linhas inteiras horizontais representam suavização exponencial em ano normal. Linhas tracejadas representam  $\Psi_{md}$  medido durante El Nino 2015. .... 51

**Figura 11** – A  $g_s$  diária e sazonal normalizada pela  $g_s$  máxima em árvores de diferentes estratos: dossel n=5, meio do dossel n= 2, sub-bosque n=2. Círculos representam a média de cinco folhas de cada árvore por estrato para cada hora do dia entre 6-19 h (n=14) em diferentes estações do ano. Linhas inteiras verticais representam erro padrão. Linhas inteiras horizontais representam suavização exponencial. .... 53

**Figura 12** -  $\Psi_f$  sazonal em árvores de diferentes estratos: dossel n=5, meio do dossel n=2 e sub-bosque n=2. (a)  $\Psi_{pd}$ , (b)  $\Psi_{md}$ . Boxplots representam a distribuição das observações por estrato para cada estação amostrada (dossel n=25, meio do dossel n=10, sub-bosque n=10). Linha horizontal em negrito indica a mediana, a parte inferior e superior indica o primeiro e o terceiro quartil, respectivamente. Linhas verticais estendem-se até os valores máximos e mínimos. Letras maiúsculas diferentes representam diferenças significativas de cada estrato entre as estações. Letras minúsculas representam diferenças significativas entre cada estrato em cada estação ..... 56

**Figura 13** –  $g_s$  sazonal em árvores de diferentes estratos: dossel n=5, meio do dossel n=2 e Sub-bosque n=2. (a)  $g_{smax}$  normalizada, (b)  $g_{smin}$  normalizada. Boxplots representam a distribuição das médias das observações por estrato para cada estação amostrada (dossel n=25, meio do dossel n=10, sub-bosque n=10). Linha horizontal em negrito indica a mediana, a parte inferior e superior indicam o primeiro e o terceiro quartil, respectivamente. Círculos representam outliers. Linhas verticais estendem-se até os valores máximos e mínimos. Letras maiúsculas diferentes representam diferença significativa de cada estrato entre as estações. Letras minúsculas representam diferenças significativa entre os estratos em cada estação. .... 57

- Figura 14** - Relação linear e não linear entre  $g_s$  normalizada e  $\Psi_f$  ao longo do dia em diferentes estações do ano em árvores de diferentes estratos: dossel  $n=5$ , meio do dossel  $n=2$  e sub-bosque  $n=2$ . Círculos representam a média de  $g_s$  em função da média do  $\Psi_f$  por árvore para cada hora entre 6-19 h ( $n=14$ ) das medidas diurnas pareadas em diferentes estações do ano (Chuva: dossel  $n=50$ , meio do dossel  $n=21$  e sub-bosque  $n=20$ . Final-chuva: dossel  $n=48$ , meio do dossel  $n=20$ , sub-bosque  $n=19$ . Seca: dossel  $n=53$ , meio do dossel  $n=20$ , sub-bosque  $n=19$ . Final-Seca: dossel  $n=47$ , meio do dossel  $n=20$ , sub-bosque  $n=19$ ) ..... 59
- Figura 15** Relação linear e não linear entre  $g_s$  normalizada e  $\Psi_f$  em diferentes estações do ano em árvores de diferentes estratos: dossel  $n=5$ , meio do dossel  $n=2$  e sub-bosque  $n=2$ . (a)  $g_{smax}$  normalizada em função do  $\Psi_{pd}$ . (b)  $g_{smin}$  normalizada em função do  $\Psi_{md}$ . Círculos representam a  $g_s$  em função do  $\Psi_f$  por folha ( $n=5$ ) de cada árvore nas diferentes estações do ano amostradas (dossel  $n=25$ ; meio do dossel  $n=10$ ; sub-bosque  $n=10$ ) ..... 62
- Figura 16** -  $\Psi_f$  sazonal em árvores de diferentes estratos: dossel  $n=5$ , meio do dossel  $n=2$  e Sub-bosque  $n=2$ . Boxplots representam a distribuição das observações do  $\Delta\Psi$  ( $\Psi_{pd}-\Psi_{md}$ ) por estrato para cada estação amostrada (dossel  $n=25$ , meio do dossel  $n=10$  e sub-bosque  $n=10$ ). Linha horizontal em negrito indica a mediana, a parte inferior e superior indicam o primeiro e o terceiro quartil, respectivamente. Linhas verticais estendem-se até os valores máximos e mínimos. Letras maiúsculas diferentes representam diferença significativa de cada estrato entre as estações. Letras minúsculas representam diferenças significativa entre os estratos em cada estação ..... 64
- Figura 17** -  $\Psi_{mdsazonal}$  em árvores de diferentes estratos: dossel  $n=5$ , meio do dossel  $n=2$  e sub-bosque  $n=2$ . Boxplots representam a distribuição do  $\Psi_{mdsazonal}$  por estrato. Linha horizontal em negrito indica a mediana, a parte inferior e superior indicam o primeiro e o terceiro quartil, respectivamente. Linhas verticais estendem-se até os valores máximos e mínimos..... 65
- Figura 18** - Relação entre  $g_s$  normalizada e DPV em árvores de diferentes estratos: dossel  $n=5$ , meio do dossel  $n=2$ , sub-bosque  $n=2$ . Círculos representam a média de  $g_s$  diária em função do DPV por árvore para cada hora entre 6-19 h ( $n=14$ ) em diferentes estações do ano (Chuva: dossel  $n=14$ , meio do dossel  $n=13$  e sub-bosque  $n=13$ . Final-chuva:

n=0. Seca: dossel n=13, meio do dossel n=13, sub-bosque n= 12. Final-Seca: dossel n=13, meio do dossel n=11, sub-bosque n= 12)..... 66

**Figura 19** - Correlação de Pearson entre  $g_s$  e P50 em árvores de diferentes estratos: dossel n=5, meio do dossel n= 2, sub-bosque n=2. Círculos representam a média de cinco folhas de  $g_s$  por árvores de cada estrato para cada estação em função do P50. a)  $g_{smax}$  normalizada~P50 (n=36); b)  $g_{smin}$  normalizada~P50 (n=36); c) Coeficiente de variação da  $g_s$ ~P50 (n=36);  $g_{smaxsazonal}$  normalizada~P50 (n=9)..... 67

**Figura 20** - Correlação de Pearson entre  $g_s$  e PPT em árvores de diferentes estratos: dossel n=5, meio do dossel n= 2, sub-bosque n=2. Círculos representam a média de cinco folhas de  $g_s$  por árvores de cada estrato para cada estação em função do PPT. a)  $g_{smax}$  normalizada~PPT (n=36); b)  $g_{smin}$  normalizada~P50 (n=36); c) Coeficiente de variação da  $g_s$ ~PPT (n=36)..... 68

**Figura 21** - Correlação de Pearson entre  $\Psi_{md}$  sazonal e atributos do xilema e da folha de árvores de diferentes estratos: dossel n=5, meio do dossel n= 2, sub-bosque n=2. Círculos representam  $\Psi_{md}$  sazonal em função do a) P50 e b) PPT ..... 69

**Figura 22** - Modelo linear segmentado entre  $g_s$  normalizada e  $\Psi_f$  em diferentes estações do ano em árvores de diferentes estratos: dossel n=5, meio do dossel n= 2 e sub-bosque n=2. Losangos azuis representam a relação entre  $g_{smax}$  normalizada em função do  $\Psi_{pd}$  (n=36). Triângulos vermelhos representam a relação entre  $g_{smin}$  normalizada em função do  $\Psi_{md}$  (n=36)..... 70

**Figura 23** - Condições microclimáticas mensais para o km 67, FLONA-Tapajós. Precipitação média mensal (a) estimada por satélite TRMM (linhas preta e vermelha) e por sensores de precipitação (linha azul) do projeto LBA. Linha preta correspondem a série histórica entre 1998 a 2018, linhas azul e vermelha correspondem ao período das coletas dos dados entre 2016 a 2017, respectivamente. CWD (b) calculado a partir das estimativas de precipitação e evapotranspiração de satélite. Faixa cinza representa desvio padrão. Siglas representam períodos de coletas em cada estação: C: Chuva, S: Seca ..... 84

**Figura 24** – Concentração de carboidratos não estruturais sazonal em árvores de diferentes estratos: dossel n=5, meio do dossel n=2 e Sub-bosque n=2. Boxplots representam a distribuição das observações de a) açúcar solúvel foliar, b) amido foliar e c) CNE foliar

por estrato para cada estação amostrada (estação chuvosa: dossel n=237, meio do dossel n=288 e sub-bosque n=287/ estação seca: dossel n=233, meio do dossel n=285 e sub-bosque n=232), independente da hora do dia da coleta. Linha horizontal em negrito indica a mediana, a parte inferior e superior indica o primeiro e o terceiro quartil, respectivamente. Linhas verticais estendem-se até os valores máximos e mínimos. Círculos representam outliers. Letras maiúsculas diferentes representam diferença significativa de cada estrato entre as estações. Letras minúsculas representam diferenças significativa entre os estratos em cada estação ..... 89

**Figura 25** – Concentração diária de açúcar solúvel foliar em árvores de diferentes estratos: dossel n=5, meio do dossel n=2 e Sub-bosque n=2. Círculos representam a média de açúcar solúvel foliar por estrato para cada hora do dia entre 6-19 h (n=14) em diferentes estações do ano. Linhas inteiras verticais representam desvio padrão. Linhas inteiras horizontais representam suavização exponencial em ano normal ..... 91

**Figura 26** - Concentração diária de amido foliar em árvores de diferentes estratos: dossel n=5, meio do dossel n=2 e Sub-bosque n=2. Círculos representam a média de amido foliar por estrato para cada hora do dia entre 6-19 h (n=14) em diferentes estações do ano. Linhas inteiras verticais representam desvio padrão. Linhas inteiras horizontais representam suavização exponencial em ano normal..... 92

**Figura 27** - Concentração de CNE diário em árvores de diferentes estratos: dossel n=5, meio do dossel n=2 e Sub-bosque n=2. Círculos representam a média de CNE foliar por estrato para cada hora do dia entre 6-19 h (n=14) em diferentes estações do ano. Linhas inteiras verticais representam desvio padrão. Linhas inteiras horizontais representam suavização exponencial em ano normal.....93

**Figura 28** - Relação linear entre açúcar solúvel e amido ao longo do dia, em árvores de diferentes estratos: dossel n=5, meio do dossel n= 2 e sub-bosque n=2. Círculos representam a média de açúcar solúvel e amido por árvore de cada estrato, para cada hora entre 6-19 h (n=14) em diferentes estações do ano. (Chuva: dossel n=57, meio do dossel n=23 e sub-bosque n= 23. Seca: dossel n=59, meio do dossel n=25, sub-bosque n= 23) ..... 94

## SUMÁRIO

<b>1</b>	<b>INTRODUÇÃO .....</b>	<b>22</b>
<b>2</b>	<b>DESENVOLVIMENTO.....</b>	<b>27</b>
<b>2.1</b>	<b>Estratégias de uso da água iso/anisohídrica e a relação com atributos funcionais da folha e do xilema por árvores de uma floresta tropical na Amazônia .....</b>	<b>27</b>
2.1.1	Introdução .....	27
2.1.2	Material e Métodos.....	32
2.1.2.1	Área de trabalho.....	32
2.1.2.2	Seleção, estrutura vertical da copa e acesso às espécies.....	33
2.1.2.3	Período de coleta .....	38
2.1.2.4	Variáveis microclimáticas .....	39
2.1.2.5	Potencial hídrico foliar ( $\Psi_f$ ) e condutância estomática ( $g_s$ ).....	42
2.1.2.6	Classificação de estratégias de uso da água.....	44
2.1.2.7	Atributo funcional do xilema: vulnerabilidade ao embolismo .....	44
2.1.2.8	Atributo funcional da folha: Potencial hídrico no ponto de perda de turgor ( $\Psi_{PPT}$ )..	46
2.1.2.9	Análise dos dados .....	47
2.1.2.9.1	Padrão diário e sazonal de $\Psi_f$ e $g_s$ .....	48
2.1.3	Resultados.....	50
2.1.3.1	Padrões diário e sazonal de Potencial hídrico foliar e condutância estomática.....	50
2.1.3.2	Estratégia de uso da água: comportamento iso/anisohídrico.....	63
2.1.3.3	Estratégias de uso da água e a relação com atributos funcionais .....	66
2.1.3.4	Potencial hídrico foliar como preditor da $g_s$ para comunidade .....	70
2.1.4	Discussão.....	71
2.1.4.1	Padrões de potencial hídrico foliar e condutância estomática diária sazonal revelam características de estratégias de uso da água divergentes em árvores na Amazônia sazonal.....	71
2.1.4.2	Padrão sazonal de $\Psi_{pd}$ , $\Psi_{md}$ , $g_{smax}$ e $g_{smin}$ .....	73
2.1.4.3	Potencial hídrico foliar explica as variações da condutância estomática .....	75
2.1.4.4	Contínuo de estratégias de uso da água na estrutura vertical da floresta Amazônica sazonal.....	76

2.1.4.5	Coordenação de estratégias de uso da água com atributos funcionais de tolerância à seca do xilema e da folha .....	78
2.1.4.6	Limite de potencial hídrico permitindo a máxima e mínima resistência estomática da comunidade .....	79
2.1.5	Conclusão .....	80
<b>2.2</b>	<b>Dinâmica diária e sazonal de carboidrato não estrutural em folhas de árvores da floresta Amazônica .....</b>	<b>81</b>
2.2.1	Introdução .....	81
2.2.2	Material e Métodos .....	83
2.2.2.1	Área de trabalho .....	83
2.2.2.2	Seleção, estrutura vertical da copa e acesso às espécies .....	84
2.2.2.3	Período de coleta .....	84
2.2.2.4	Quantificação de carboidrato não estrutural .....	85
2.2.2.5	Variáveis microclimáticas .....	86
2.2.2.6	Análise de dados .....	86
2.2.3	Resultados .....	88
2.2.3.1	Padrões sazonais de açúcar solúvel, amido e CNE total .....	88
2.2.3.2	Padrões diários açúcar solúvel, amido e CNE foliar em diferentes estações .....	90
2.2.3.3	Relação entre açúcar solúvel e amido .....	93
2.2.4	Discussão .....	95
2.2.4.1	Padrões diários e sazonais de CNE foliar (açúcar solúvel e amido) .....	95
2.2.5	Conclusão .....	97
<b>3</b>	<b>CONSIDERAÇÕES FINAIS .....</b>	<b>98</b>
	<b>REFERÊNCIAS .....</b>	<b>100</b>
	<b>APÊNDICES .....</b>	<b>113</b>

## 1 INTRODUÇÃO

Florestas tropicais compreendem um dos biomas mais complexos em relação a estrutura, riqueza de espécies e ciclagem de nutrientes (WOODWARD, 2009). A floresta Amazônica é a maior floresta tropical do mundo, representando cerca de 40% da área total desse tipo de bioma (ARAGÃO et al., 2014). Considerada o maior centro de diversidade vegetal do mundo (MYERS et al., 2000; TER STEEGE et al., 2013), a floresta Amazônica exerce papel fundamental na regulação do clima regional e global, em razão da intensa evapotranspiração (NOBRE; MARENGO; ARTAXO, 2009) e da dinâmica do fluxo de carbono, sobretudo, entre a vegetação e atmosfera (ARAGÃO et al., 2014). Ao longo de décadas, a atenção de diversos estudos têm sido voltada para o entendimento do metabolismo da floresta em resposta à variação do regime sazonal, sobretudo, de disponibilidade hídrica e luminosidade (NEPSTAD et al., 1994; SALESKA et al., 2009; BRANDO et al., 2010; STARK et al., 2015).

No entanto, ainda há muitas incertezas acerca da influência da variação sazonal e principalmente dos efeitos de mudanças climáticas sobre o funcionamento ecológico da floresta Amazônica quanto aos impactos na vegetação relacionados à duração e/ou intensidade de seca (BONAL et al., 2016). Elucidar questões dessa natureza é importante, uma vez que cenários futuros indicam a ocorrência de eventos de secas mais intensas e frequentes na região (COX et al., 2004; DUFFY et al., 2015). Em especial, há muita incerteza quanto a gama de possíveis respostas fisiológicas das árvores amazônicas que conferem maior ou menor resistência à seca, o que limita a habilidade de prever cenários mais realistas sobre o impacto desses eventos no funcionamento desses ecossistemas (LIN et al., 2015; KALA et al., 2016).

De fato, eventos extremos de seca promovem um aumento da mortalidade de árvores em ecossistemas florestais de diversas regiões do mundo (ALLEN et al., 2010). Os mecanismos fisiológicos desencadeadores desse fenômeno são amplamente discutidos, e as principais hipóteses como razões fundamentais para a mortalidade de plantas apontam para a insuficiência de carbono dentro da planta para manter o metabolismo básico, resultante de um excessivo controle estomático e na consequente restrição da atividade fotossintética; ou para falhas hidráulicas, isto é, a interrupção no transporte de água por meio do xilema resultante da formação de embolismos que cavitam os vasos xilemáticos e interrompem o fluxo de água (MCDOWELL et al., 2008; MCDOWELL; SEVANTO, 2010; SEVANTO et al., 2014). A constatação de que eventos de mortalidade sejam causados por uma causa ou outra é ainda obscura e complexa, dada a



interdependência dos principais mecanismos envolvidos: falhas hidráulicas, depleção de carbono e/ou ataques de agentes bióticos (MCDOWELL, 2011). Todavia, dentre eles, evidências globais indicam que falha hidráulica é um fator de extrema relevância (ANDEREGG et al., 2016).

Na Amazônia, o efeito de secas extremas sobre a mortalidade de árvores é fortemente associada a uma redução acentuada do conteúdo de água no solo abaixo de limites críticos de disponibilidade para a planta, associadas à elevação da temperatura e aumento do déficit de pressão de vapor atmosférico (NEPSTAD et al., 2007; MEIR et al., 2009; DA COSTA et al., 2010). Assim como evidencia o padrão global, falhas hidráulicas parecem ser os principais mecanismos fisiológicos desencadeadores de eventos de mortalidade, particularmente em árvores de grande porte (ROWLAND et al., 2015). Progressos nesse campo têm ocorrido, em parte, pela crescente investigação em abordagens quantitativas acerca de atributos funcionais que explicam a sensibilidade das espécies à seca, os quais têm demonstrado a existência de alta variabilidade de respostas em árvores da Amazônia (MARÉCHAUX et al., 2015; ROWLAND et al., 2015). Embora muitos avanços tenham ocorrido, o enfoque sobre as respostas das plantas é concentrado na avaliação de um evento singular extremo ou experimental, gerando uma lacuna acerca do conhecimento sobre estratégias de uso da água em seca sazonal e em períodos de disponibilidade hídrica favorável.

A investigação de respostas fisiológicas de comunidades submetidas à variação de fatores ambientais naturais é necessária, pois fornece elementos importantes na definição de respostas funcionais hidráulicas que permitem melhor compreensão dos mecanismos potenciais de mortalidade em ecossistemas com alta diversidade (SKELTON; WEST; DAWSON, 2015). Além disso, permite identificar a vulnerabilidade de grupos funcionais à mortalidade (BARTLETT et al., 2016), melhorar o entendimento acerca do balanço de carbono – produtividade sazonal (RESTREPO-COUBE et al., 2013; DOMINGUES; MARTINELLI; EHLERINGER, 2014; GUAN et al., 2015; WU et al., 2016) e contribuir para a parametrização e acurácia de modelos de vegetação terrestre que simulam respostas da vegetação às mudanças climáticas (BONAN et al., 2014; DE KAUWE et al., 2015; KALA et al., 2016), já que tais modelos são geralmente limitados quanto a representação, por exemplo, de controle estomático (KALA et al., 2016).

A interação entre o controle de perdas hídricas e a manutenção das funções hidráulicas têm importantes consequências na determinação das estratégias de uso da água (ARANDA et al., 2012). As estratégias dependerão de como as espécies irão responder a determinada condição ambiental; se em situação de seca a prioridade é segurança hidráulica ou manutenção de trocas gasosas

(KUMAGAI; PORPORATO, 2012). Baseado na ampla habilidade com a qual plantas minimizam a perda de água para manutenção da condição de hidratação diante de variações ambientais, os termos isohídricas e anisohídricas são usados para classificar espécies em duas categorias extremas de estratégias antagônicas.

Plantas isohídricas mantêm o potencial hídrico foliar do meio dia ( $\Psi_{md}$ ) relativamente constante em razão de forte controle estomático, mesmo quando há mudanças nas condições ambientais de déficit de pressão de vapor ou redução de umidade do solo. Enquanto que o comportamento contrário é esperado para plantas anisohídricas, ou seja, maior oscilação do  $\Psi_{md}$  é esperada quando há oscilações de déficit de pressão de vapor (DPV) e condições hídricas do solo (TARDIEU; SIMONNEAU, 1998).

Uma das principais implicações das diferentes estratégias hidráulicas existente em uma comunidade é o seu efeito coletivo sobre o balanço de carbono e ciclo hidrológico do ecossistema. Em plantas isohídricas, por exemplo, à medida que fecham os estômatos e restringem perdas hídricas, reduzem a absorção de carbono, podendo afetar a produtividade primária da floresta (ROMAN et al., 2015). O decréscimo na absorção de carbono implica em redução do crescimento (SALA; WOODRUFF; MEINZER, 2012) e em alguns casos, dependendo da intensidade e duração da seca, pode ocorrer morte por falta de carbono, pois a redução do suprimento para fotossíntese e consequente restrição da mobilização de carboidratos não estruturais dentro da planta, poderá ser menor que a demanda para processos metabólicos essenciais como respiração, crescimento e mecanismos de defesa (MCDOWELL, 2011).

Discussões sobre a dinâmica de carboidratos não estruturais enfatizam as múltiplas funções desses compostos no metabolismo central da planta - crescimento, sobrevivência e reprodução (SALA; WOODRUFF; MEINZER, 2012). A variação sazonal da concentração reflete o balanço entre suprimento (fotossíntese) e demanda (crescimento e respiração) (MARTÍNEZ-VILALTA et al., 2016). De modo geral, alta concentração encontrada em plantas sob condição hídrica favorável, tem sido associada à formação de reserva como medida de precaução para uso em períodos desfavoráveis (SALA; WOODRUFF; MEINZER, 2012). Por outro lado, outros estudos têm proposto que em condição de seca, média ou curta, também pode ocorrer aumento na concentração de carboidrato não estrutural em órgãos vegetativos da planta, seguido de redução do crescimento vegetal e/ou redução da fotossíntese (WÜRTH et al., 2004; MCDOWELL, 2011). Esse aumento é atribuído à regulação osmótica (KOZLOWSKI; PALLARDY, 2002; CHAVES; MAROCO; PEREIRA, 2003), à integridade do sistema de transporte hidráulico (SALA; WOODRUFF;

MEINZER, 2012) e ao forte controle estomático associado a redução de crescimento para uso em outros processos vitais (MCDOWELL, 2011; KÖRNER, 2015). Em síntese, a concentração de amido é apontada como substância de reserva para uso futuro, e açúcares solúveis de baixo peso molecular (frutose, glicose e sacarose) tem função imediata (por exemplo, osmorregulação) (MARTÍNEZ-VILALTA et al., 2016). Em razão das múltiplas funções de carboidrato não estrutural em processos vitais da planta, a avaliação diária e sazonal tem importantes implicações no entendimento da dinâmica do carbono e dos mecanismos de resistência à seca e da produtividade (TIXIER et al., 2018).

Embora avanços tenham ocorrido em relação ao conhecimento de diferentes padrões de uso da água, ainda há muitas incertezas sobre as estratégias hidráulicas de plantas tropicais, especialmente pela escassez de abordagens sazonais de diferentes grupos vegetais que compõem o ecossistema, uma vez que grande atenção é dada às plantas de grande porte. Nesse sentido, essa proposta se insere em lacunas do conhecimento sobre padrões fisiológicos relacionados ao uso da água de árvores tropicais, cujo entendimento irá contribuir para elucidação das características funcionais que estão associadas às estratégias hidráulicas e implicações sobre a dinâmica de carboidratos não estruturais. Tal conhecimento tem implicações no entendimento de processos relacionados à dinâmica do ecossistema como balanço de carbono e da água, distribuição das espécies e mecanismos de mortalidade, os quais são importantes para melhorar as previsões acerca dos modelos de dinâmica de vegetação terrestre e mudanças climáticas globais.

Essa tese está inserida na linha de pesquisa “Impactos Ambientais e Sociais da Mudança do Uso da Terra na Amazônia”. A mesma atende aos requisitos acerca do conhecimento de processos ecológicos para compreensão do bioma amazônico e representa importante contribuição científica referente a padrões ecohidrológicos de grupos vegetais em ambientes de alta diversidade como a floresta tropical Amazônica. O objetivo deste trabalho foi identificar as estratégias de uso da água por árvores da Floresta Nacional do Tapajós. Foram levantadas questões que serão discutidas em dois capítulos:

Capítulo 1: O escopo desse capítulo refere-se à identificação das estratégias de uso da água por árvores da Floresta Nacional do Tapajós, baseado na classificação iso/anisohídrica e a relação com atributos funcionais hidráulicos do xilema e da folha. Foi testada a hipótese de que 1) há um contínuo de estratégias de uso da água ao longo da estrutura vertical da floresta, com plantas de dossel isohídricas, de meio do dossel intermediárias e sub-bosque anisohídricas e que 2) há uma relação entre estratégias de uso da água e atributos hidráulicos do xilema e da folha, com plantas

isohídricas menos resistentes à cavitação e menos tolerantes ao ponto da perda de turgor celular, enquanto plantas anisohídricas são mais resistentes à cavitação e com maior ponto de perda de turgor celular.

Capítulo 2: Neste capítulo buscou-se responder qual a dinâmica de carboidratos não estruturais (CNE) na escala diária e sazonal das folhas de árvores que ocupam diferentes estratos na estrutura vertical da floresta tropical sazonal. Foi testada a hipótese de que a concentração de CNE diária e sazonal é dinâmica e dependente da posição da estrutura vertical das árvores.

## **2 DESENVOLVIMENTO**

### **2.1 Estratégias de uso da água iso/anisohídrica e a relação com atributos funcionais da folha e do xilema por árvores de uma floresta tropical na Amazônia**

#### **2.1.1 Introdução**

A floresta Amazônica é a maior floresta tropical do mundo e exerce papel fundamental na regulação do clima regional e global, em razão da intensa evapotranspiração (NOBRE; MARENGO; ARTAXO, 2009) e da dinâmica do fluxo de carbono (ARAGÃO et al., 2014). A variação sazonal de disponibilidade de recursos hídricos em que este ecossistema está sujeito, levanta questões importantes e desafiadoras quanto a influência do regime sazonal e dos efeitos de mudanças climáticas previstas sobre as espécies e, como consequência sobre o funcionamento do ecossistema amazônico (BONAL et al., 2016). Nesse sentido, o enfoque sobre a resposta da vegetação à eventos de secas extremas tornou-se um ponto central de pesquisas, devido às incertezas sobre os riscos associados a integridade da floresta e da inter-relação da floresta com o clima (MEIR et al., 2009).

Uma das principais consequências do déficit hídrico intenso para diversas áreas da Amazônia é o aumento da taxa de mortalidade de árvores (BRANDO et al., 2014; DA COSTA et al., 2010; MEIR et al., 2009; NEPSTAD et al., 2007; PHILLIPS et al., 2010; ROWLAND et al., 2015). Nesse caso, falha hidráulica é apontada como o principal mecanismo fisiológico responsável pela morte, particularmente, de árvores de grande porte (ROWLAND et al., 2015). De modo geral, as falhas no sistema de transporte dos vasos xilemáticos estão associadas à formação de embolismo, o qual consiste na entrada de nanobolhas de ar nos vasos do xilema, como resultado de alta tensão na coluna de água (SCHENK; STEPPE; JANSEN, 2015). Essas nanobolhas reduzem o fluxo de água dentro da planta e, dependendo da intensidade e duração da redução do suprimento hídrico, pode levar à morte (MCDOWELL et al., 2008). Estudos recentes indicam que árvores de grande porte, ocupando a parte superior do dossel, são menos tolerantes a formação de embolismos no xilema em relação às árvores do meio do dossel e sub-bosque, pois mantêm potenciais hídricos mais altos, porém, apresentam raízes profundas, o que pode aumentar a resiliência dessas plantas diante de eventos de seca (IVANOV et al., 2012; BRUM et al., 2019) e torná-las menos sensíveis a variabilidade no regime de precipitação (GIARDINA et al., 2018).

Diversos estudos têm demonstrado que a coexistência de plantas em ambiente de alta diversidade, como as florestas tropicais, pode ser explicada pela partição de nicho (WESTOBY et al., 2002). Nesse sentido, a aquisição e uso dos recursos disponíveis pela comunidade é particionada em função de características que permitem alta performance em processos vitais do metabolismo, como crescimento e sobrevivência (REICH, 2014). De modo geral, as características que determinam eficiência no crescimento e sobrevivência permeia o eixo custo-benefício (*trade-offs*). Por exemplo, árvores de crescimento rápido apresentam alta taxa de mortalidade e baixa margem de segurança hidráulica do xilema, evidenciando que o benefício de maior investimento em estruturas que permitem rápido crescimento e maior eficiência no transporte hídrico implica no custo de menor investimento em estruturas que garante segurança hidráulica (ELLER et al., 2018).

Na Amazônia, a partição de nicho entre árvores que ocupam diferentes posições na estrutura vertical da floresta (estratos) tem sido observado em relação ao uso da luz (STARK et al., 2015), aquisição e uso da água (NEPSTAD et al., 1994; IVANOV et al., 2012; GIARDINA et al., 2018; BRUM et al., 2019) e padrões fenológicos (SMITH et al., 2019). Esses estudos demonstraram que a habilidade das plantas em competir pela água e pela luz afeta fortemente a distribuição das espécies na comunidade. Nesse sentido, as estratégias hidráulicas de árvores que ocupam diferentes estratos da floresta devem divergir. Enquanto plantas de dossel evitam a seca investindo em raízes mais profundas, plantas de sub-bosque têm raízes superficiais e toleram períodos de estresse hídrico investindo em características estruturais do xilema que conferem maior segurança hidráulica (BRUM et al., 2019).

Apesar de avanços importantes sobre o entendimento do efeito da seca na floresta Amazônica, a compreensão das estratégias de uso da água, baseada na habilidade em que plantas têm de regular as trocas gasosas por meio dos estômatos e a manutenção do potencial hídrico na escala diária em condições de seca sazonal e de diferentes condições de disponibilidade hídrica, bem como a relação com atributos funcionais do xilema e da folha, não foram contempladas em estudos anteriores para regiões da Amazônia com sazonalidade da precipitação pluviométrica, limitando nosso entendimento sobre a diversidade de atributos hidráulicos da floresta e a acurácia dos modelos de previsão sobre dinâmica da vegetação terrestre e mudanças climáticas.

Revelar a diversidade funcional de atributos hidráulicos de árvores na Amazônia é de extrema importância, pois ainda há muitas incertezas acerca da influência da variação sazonal e principalmente dos efeitos de mudanças climáticas sobre o seu funcionamento ecológico quanto aos impactos na vegetação relacionados à duração e/ou intensidade de seca (BONAL et al., 2016).

Tal conhecimento pode identificar a vulnerabilidade de grupos funcionais à mortalidade (BARTLETT et al., 2016) e contribuir para a parametrização e acurácia das predições de modelos de vegetação terrestre (BONAN et al., 2014; DE KAUWE et al., 2015; KALA et al., 2016), os quais são limitados quanto a implementação de respostas estomáticas (KALA et al., 2016), causando, incertezas quanto às respostas da vegetação diante dos impactos das mudanças climáticas (DE KAUWE et al., 2015). Isso se deve, em parte, pela escassez de estudos que considerem a sensibilidade da vegetação à seca em relação aos padrões diários e sazonais das estratégias de uso da água baseada na condutância estomática em ambiente natural (DE KAUWE et al., 2015), sobretudo em regiões tropicais, onde há alta diversidade e extrema dificuldade de acesso ao dossel da floresta.

A diversidade funcional hidráulica geralmente está atrelada à outras características que afetam as trocas gasosas de CO<sub>2</sub> e H<sub>2</sub>O entre a planta e o ambiente (OLIVEIRA et al., 2014). Os estômatos tem papel crucial na regulação desses fluxos, uma vez que o processo de transpiração e absorção de CO<sub>2</sub> para fotossíntese é mediado por eles (LAMBERS; CHAPIN; PONS, 2008; HAMLYN, 2013). O controle estomático sobre a transpiração é um dos principais mecanismos de regulação do status hídrico, recuperação da desidratação e manutenção da integridade de toda a planta face ao estresse hídrico (OLIVEIRA et al., 2014). A heterogeneidade ambiental e a interação entre os diversos fatores que desencadeiam mecanismos de respostas estomáticas tornam difícil a interpretação quanto às predições das variáveis que são mais relevantes às respostas estomáticas (HAMLYN, 2013). No entanto, estudos *in situ*, embora extremamente laboriosos e de logística difícil, têm grandes vantagens e são cruciais, pois minimizam artefatos existentes em métodos que desacoplam as respostas de toda a planta, em razão de medições em amostras excisadas feitas em laboratório (PIVOVAROFF; COOK; SANTIAGO, 2018a).

A condutância estomática de espécies sujeitas às mesmas condições microclimáticas pode variar (LIN et al., 2015), pois manter a integridade da planta contra os efeitos da desidratação depende da coordenação de respostas estomáticas, associadas à outras características peculiares que podem diferir entre os grupos, como por exemplo, tolerância a potenciais hídricos mais negativos, grau de resistência do xilema ao embolismo (KLEIN, 2014) e tolerância à desidratação mantendo a turgidez celular (BARTLETT; SCOFFONI; SACK, 2012). Deste modo, a interação entre o controle de perdas hídricas e a manutenção das funções hidráulicas têm importantes consequências na determinação de estratégias de uso da água (ARANDA et al., 2012). Essas estratégias caracterizam como as espécies irão responder às variações nas condições ambientais;

se em situação de seca a prioridade é segurança hidráulica ou manutenção de trocas gasosas (KUMAGAI; PORPORATO, 2012).

Baseado na ampla habilidade com a qual plantas minimizam a perda de água para manutenção do status hídrico diante de variações ambientais, os termos isohídricas e anisohídricas são usados para classificar espécies em duas categorias de estratégias antagônicas. Plantas isohídricas mantêm o potencial hídrico foliar ao meio dia ( $\Psi_{md}$ ) relativamente constante em razão de forte controle estomático, mesmo quando há aumento nas condições ambientais de déficit de pressão de vapor ou redução de umidade do solo (TARDIEU; SIMONNEAU, 1998) e assim evitam falhas hidráulicas, mas ficam suscetíveis à morte por depleção de carbono (MCDOWELL et al., 2008). Enquanto em espécies anisohídricas, mesmo com flutuações de déficit de pressão de vapor e de umidade do solo, o  $\Psi_{md}$  pode alcançar valores bastante negativos como consequência de um menor controle da transpiração (TARDIEU; SIMONNEAU, 1998).

De modo geral, as diferentes estratégias de uso da água associam o fechamento dos estômatos à segurança hidráulica do xilema, de modo que aumento ou redução da condutância estomática pode ocorrer em função da vulnerabilidade do xilema ao embolismo (NARDINI; SALLEO, 2000). A vulnerabilidade do xilema ao embolismo tem sido estimada a partir da relação entre condutância hidráulica e o potencial hídrico do xilema (SPERRY; DONNELLY; TYREE, 1988; PEREIRA et al., 2016). Mais especificamente, o potencial hídrico em que ocorre perda de 50% da condutividade hidráulica do xilema (P50) tem sido amplamente usado como atributo funcional hidráulico para estimar e comparar a vulnerabilidade de espécies vegetais, sendo um importante parâmetro para avaliar a vulnerabilidade da floresta à seca (CHOAT et al., 2012; ANDEREGG, 2015). Por outro lado, o fechamento estomático também é altamente coordenado com a condutividade hidráulica da folha (BRODRIBB; HOLBROOK, 2003a), assim, plantas com habilidade de manter a turgidez celular em potenciais hídricos mais negativos, tendem a manter as trocas gasosas em períodos de déficit hídrico do solo (MARÉCHAUX et al., 2018). O potencial hídrico no ponto de perda de turgor ( $\Psi_{PPT}$ ) consiste em estimar o potencial hídrico em que as folhas se tornam flácidas a partir da quantificação do  $\Psi_f$  e do volume de água da folha à medida em que ocorre desidratação (BARTLETT; SCOFFONI; SACK, 2012). É um dos principais atributos teciduais usados para avaliar a tolerância de espécies à seca (BARTLETT et al., 2014; MARÉCHAUX et al., 2015) e um parâmetro importante para avaliar o grau de iso/anisohídria (FU; MEINZER, 2018). Dessa forma, espera-se que a tolerância a potenciais hídricos mais negativos em plantas anisohídricas esteja associado à menor vulnerabilidade do xilema ao embolismo (P50)



(KUMAGAI; PORPORATO, 2012; MCDOWELL et al., 2008) e/ou ao menor  $\Psi_{PPT}$  (MARÉCHAUX et al., 2018). Enquanto relação contrária é esperada para plantas isohídricas.

A variação, os limites e as correlações entre as diferentes estratégias de uso da água com atributos de tolerância à seca, como P50 e  $\Psi_{PPT}$  não foram ainda suficientemente examinados em ecossistemas com alta diversidade. Por esta razão, a separação na dicotomia iso/anisohídrica, ou mesmo a existência de um contínuo de estratégias hidráulicas e a relação com atributos funcionais dessa natureza, não estão claras para essas regiões (SKELTON; WEST; DAWSON, 2015; HOCHBERG et al., 2018). Tal compreensão é de extrema importância, uma vez que a predominância de uma estratégia em detrimento de outra tem forte impacto no balanço hídrico (KLEIN et al., 2013), do carbono (ROMAN et al., 2015) e dinâmica da vegetação (KUMAGAI; PORPORATO, 2012).

Diversos esforços têm sido realizados para definição de métricas que melhor representem a classificação do contínuo de estratégia de uso da água. Independente da abordagem, a regulação do potencial hídrico foliar ( $\Psi_f$ ) é um aspecto chave na definição dessas estratégias. Alguns autores aplicam as relações entre o  $\Psi_{md}$ , o potencial hídrico mínimo ( $\Psi_{min}$ ) diário/sazonal, e o potencial hídrico da madrugada ( $\Psi_{pd}$ ) (KLEIN, 2014; MARTÍNEZ-VILALTA et al., 2014; MEINZER et al., 2016). Enquanto outros pesquisadores utilizam usam a relação entre ( $\Psi_f$ ) e condutância estomática ( $g_s$ ) (TARDIEU; SIMONNEAU, 1998; KLEIN, 2014; SKELTON; WEST; DAWSON, 2015), ou ainda, a relação entre  $\Psi_f$  e atributos funcionais do xilema - P50 (SKELTON; WEST; DAWSON, 2015) e/ou da folha – PPT (FU; MEINZER, 2018). Independente da métrica adotada, análises realizadas com diferentes grupos de plantas indicam que ao invés de existir uma simples dicotomia em iso/anisohídrica, há um contínuo de estratégias de uso água (KLEIN, 2014), sobretudo em regiões tropicais com alta diversidade (SKELTON; WEST; DAWSON, 2015), embora a existência de um contínuo de estratégias para a Amazônia não seja consensual. Em recente avaliação para a escala de ecossistema, estimativas derivadas de sensoriamento remoto sugeriram que nessa região predominam plantas com estratégia isohídrica (LI et al., 2017), afinal trata-se de uma floresta ombrófila.

Nesse sentido, o principal objetivo desse capítulo foi identificar as estratégias de uso da água por árvores da Floresta Nacional do Tapajós. Para tanto, foram testadas as seguintes hipóteses 1) há um contínuo de estratégias de uso da água ao longo da estrutura vertical da floresta, com plantas de dossel isohídricas, de meio do dossel intermediárias e sub-bosque anisohídricas. 2) Há uma relação entre estratégias de uso da água e atributos hidráulicos do xilema e da folha, com

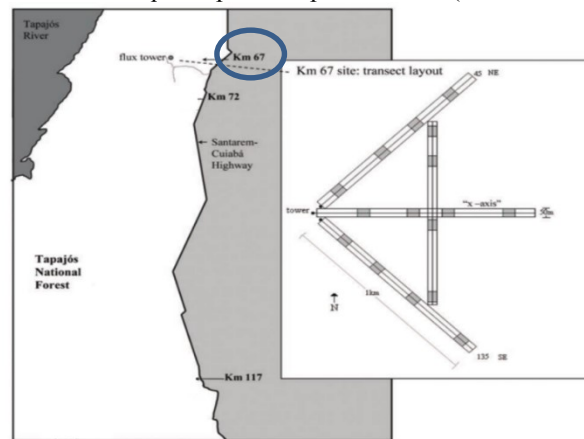
plantas isohídricas menos resistentes à cavitação e com maior potencial hídrico no ponto de perda de turgor celular, enquanto plantas anisohídricas são mais resistentes à cavitação e mais tolerantes à perda de turgor celular.

## 2.1.2 Material e Métodos

### 2.1.2.1 Área de trabalho

Este estudo foi realizado na Floresta Nacional do Tapajós (54°58'W, 2°510'S), nas proximidades do km 67 da BR-163, rodovia Santarém-Cuiabá, no sítio de pesquisa do projeto Experimento de Grande Escala da Biosfera-Atmosfera na Amazônia (LBA) (Figura 1). A vegetação é classificada como Floresta Ombrófila Densa (IBGE, 2015). Possui extrema diversidade de espécies arbóreas, cerca de 265 catalogadas (133 ha) e com estratificação vertical da copa variada (VIEIRA et al., 2004), a qual é influenciada pelo diâmetro do tronco e disponibilidade de luz (STARK et al., 2015). O clima é quente e úmido, com precipitação anual em torno de 1900 mm (DA ROCHA et al., 2009). A variação no regime de chuva define dois períodos distintos (estação chuvosa e estação seca), cuja delimitação entre eles é definido a partir dos valores mensais de precipitação média  $<100 \text{ mm mês}^{-1}$  (VIEIRA et al., 2004). A estação seca normalmente ocorre por cinco meses, entre meados de julho e meados de dezembro (DA ROCHA et al., 2009). O tipo de solo predominante é Latossolo, com baixo teor de fósforo e dominado por minerais de argila caulinita (NEPSTAD, 2002).

**Figura 1** - Área de estudo Floresta Nacional do Tapajós. Sítios experimentais do projeto LBA. Círculo azul indica Km 67 com croqui de parcelas permanentes (50 m x 1000 m)



Fonte: Pyle et al. (2008)

#### 2.1.2.2 Seleção, estrutura vertical da copa e acesso às espécies

A partir de inventário realizado em parcelas permanentes que totalizam 20 ha no sítio de pesquisa do projeto LBA - Km 67 da Floresta Nacional do Tapajós (Figura 1), foram selecionadas nove árvores que representam espécies abundantes na área (PYLE et al., 2008), cuja estrutura vertical da copa ocupa diferentes estratos da floresta. Para confirmação de identificação taxonômica, amostras de todos estes indivíduos foram coletadas e o material testemunho para tombo e confirmação da identificação taxonômica foi depositado no herbário HSTM da Universidade Federal do Oeste (Tabela 1) e duplicatas enviadas para os herbários IAN e Jardim Botânico do Rio de Janeiro. A classificação da estrutura vertical da copa foi feita com base no ambiente de luz e altura dos indivíduos (STARK et al., 2015). Três estratos foram definidos: a) dossel, árvores com alta exposição da copa à luz solar direta, altura entre 23 e 38 m (Figura 2); b) meio do dossel, árvores cuja exposição da copa à luz é comprometida pelo estrato superior, altura entre 11 e 14 m (Figura 3) e c) sub-bosque, árvores cuja exposição da copa é comprometida pelo dossel e meio do dossel, altura dos indivíduos entre 2 e 3 m (Figura 4) (diâmetro altura do peito - DAP < 10 cm). Informações das características das espécies estudadas são encontradas na Tabela 1.

**Figura 2** - Árvores do estrato dossel. a) *Erisma uncinatum* Warm. b) *Chamaecrista scleroxylon* (Ducke) H.S.Irwin & Barneby. c) *Manilkara elata* (Allemão ex Miq.) Monach. d) *Minquartia guianensis* Aubl. e) *Tachigali chrysophylla* (Poepp.) Zarucchi & Herend.



Fonte: Autores (2019)

**Figura 3** - Árvores do estrato meio do dossel. a) *Protium apiculatum* Swart. b) *Coussarea paniculata* (Vahl) Standl.



Fonte: Autores (2019)

**Figura 4** - Árvores do estrato sub-bosque. a) *Rinorea pubiflora* (Benth.) Sprague & Sandwith. b) *Amphirrhox longifolia* (A.St.-Hil.) Spreng.



Fonte: Autores (2019)

**Tabela 1** - Informações das espécies estudadas no Km 67 da Floresta Nacional do Tapajós, no sítio de pesquisa do projeto LBA

Família	Espécie	Posição vertical da copa	Altura da árvore (m)	Altura da coleta (m)	DAP (cm)	Abundância (indivíduo.ha <sup>-1</sup> )	Material testemunho - HSTM
Fabaceae	<i>Chamaecrista scleroxylon</i> (Ducke) H.S.Irwin & Barneby	Dossel	27,0	26,0	37,5	15,5	10900
Fabaceae	<i>Tachigali chrysophylla</i> (Poepp.) Zarucchi & Herend.	Dossel	24,9	22,9	24,9	17,8	10903
Olacaceae	<i>Minquartia guianensis</i> Aubl.	Dossel	33,0	30,0	47,0	4,0	10902
Sapotaceae	<i>Manilkara elata</i> (Allemão ex Miq.) Monach.	Dossel	37,3	36,2	62,2	10,5	10871
Vochysiaceae	<i>Erismia uncinatum</i> Warm.	Dossel	34,0	26,0	88,0	11,00	10872
Burseraceae	<i>Protium apiculatum</i> Swart	Meio do dossel	14,0	12,2	22,6	24,3	10868
Rubiaceae	<i>Coussarea paniculata</i> (Vahl) Standl.	Meio do dossel	12,0	9,0	16,7	92,5	10901
Violaceae	<i>Rinorea pubiflora</i> (Benth.) Sprague & Sandwith	Sub-bosque	2,75	2,75	2,1	3,104	10870
Violaceae	<i>Amphirrhox longifolia</i> (A.St.-Hil.) Spreng.,	Sub-bosque	2,2	2,0	1,5	908	10869

Fonte: Autores (2019)

Árvores de dossel (n=5) foram acessadas por meio de uma passarela elevada (Figura 5), instalada entre a copa das árvores a 30 m de altura do solo e por uma torre de 45 m de altura instalada na floresta (Figura 6).

**Figura 5** – Passarela de acesso a árvores de dossel. Círculo azul indica passarela entre a copa das árvores.



**Figura 6** – Torre de escada com 45 m de altura para acesso a árvores de dossel



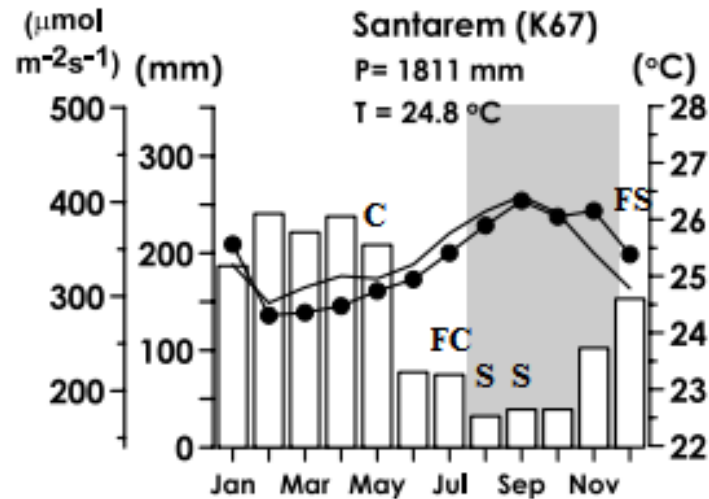
As passarelas foram acessadas por técnica de arborismo de corda solta. Árvores do meio do dossel (n=2) foram acessadas por escalada e a coleta de dados ocorreu por técnica de arborismo. Árvores de sub-bosque (n=2) foram acessadas do solo.

### 2.1.2.3 Período de coleta

Com base no regime de precipitação pluviométrica, foram definidas duas estações: chuvosa - meses com precipitação maior que 100 mm; e seca - meses com precipitação menor que 100 mm (DA ROCHA et al., 2009). Para avaliar as respostas fisiológicas em diferentes condições hidrológicas ao longo do ano, foram selecionados meses com maior e menor precipitação pluviométrica como representativos das estações chuvosa e seca, e o final de cada estação como meses de transição, de acordo com série histórica estimada por Da Rocha et al. (2009) (Figura 7). Assim, foram definidos quatro períodos de coleta: julho 2016 (final chuva), agosto e setembro 2016 (seca), dezembro 2016 (final seca) e maio 2017 (chuva).



**Figura 7** - Média Mensal da precipitação para o km 67 da FLONA-Tapajós referente ao período de 1999 a 2006. Barras brancas representam média mensal de precipitação (mm), linha horizontal com círculo representa temperatura do ar (°C), linha horizontal representa radiação PAR ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), faixa cinza representa estação seca. Siglas representam períodos de coletas em cada estação: C: Chuva, FC: Final Chuva, S: Seca, FS: Final Seca.

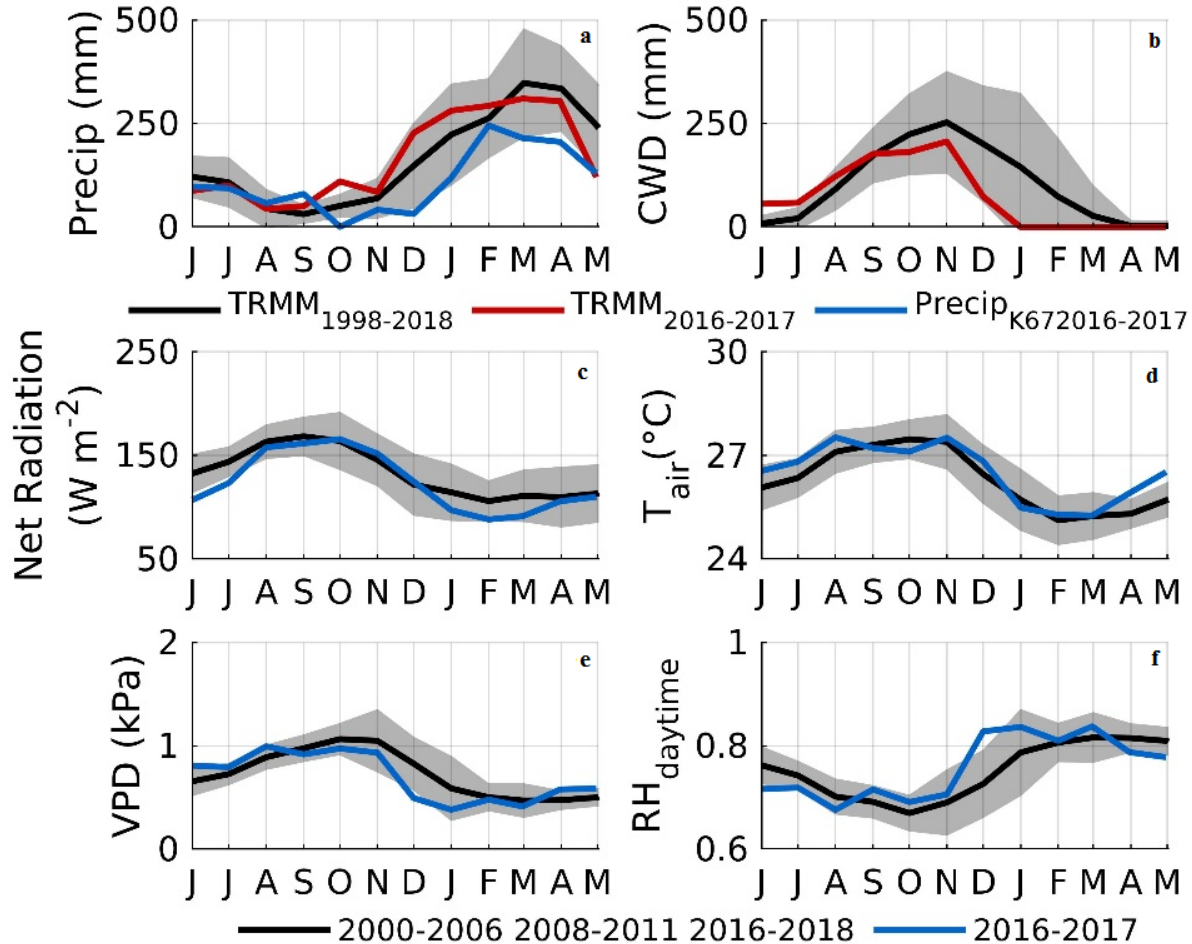


Fonte: Da Rocha et al. (2009)

#### 2.1.2.4 Variáveis microclimáticas

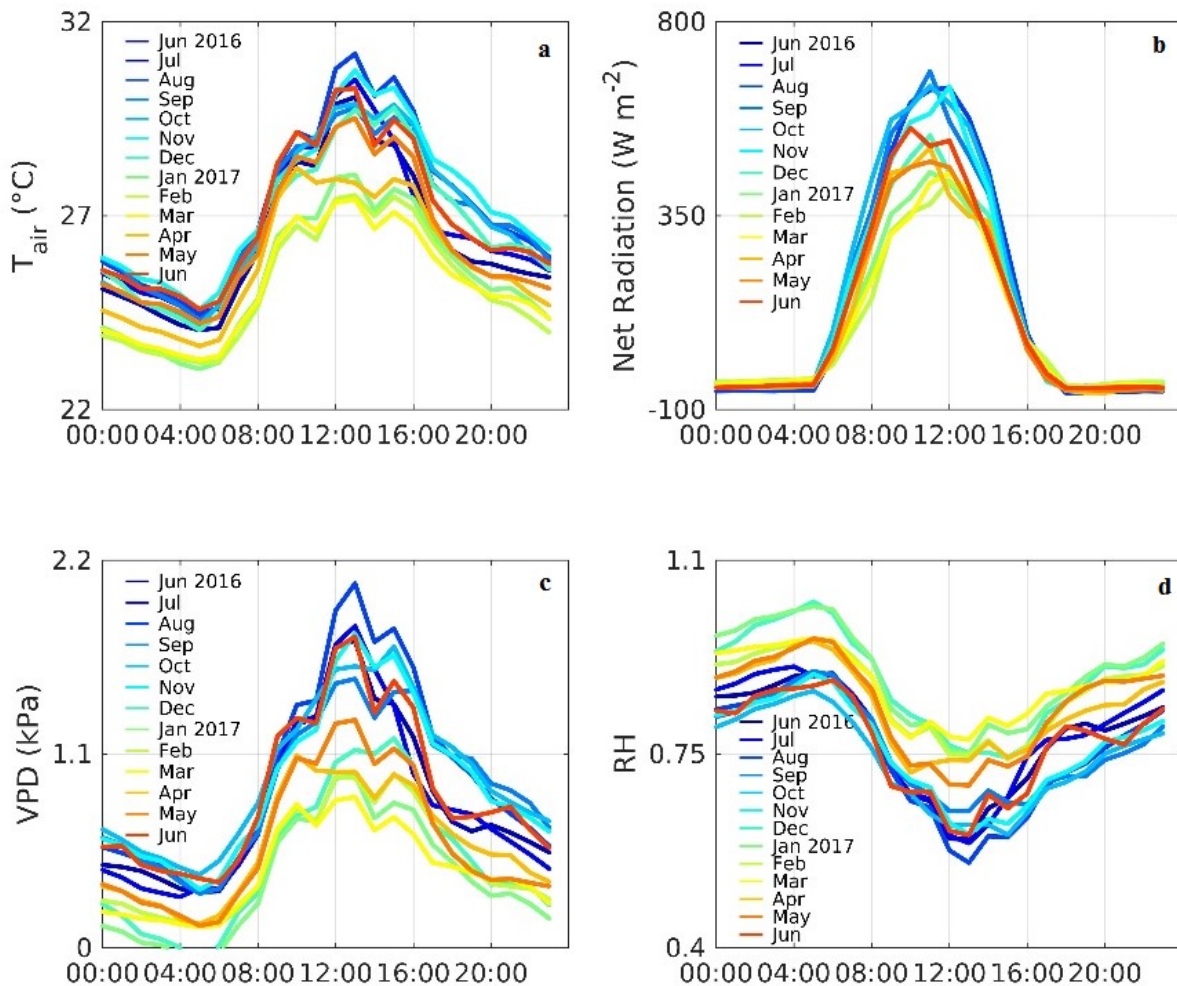
Os padrões das variáveis microclimáticas precipitação, déficit hídrico acumulado (Cumulative Water Deficit – CWD), radiação, temperatura do ar, déficit de pressão de vapor (DPV) e umidade relativa do ar (UR) (Figura 8 e 9) foram disponibilizadas pelo LBA. Na área de pesquisa do projeto, localizada no km 67 na Floresta Nacional do Tapajós, uma torre de 67 m de altura, se encontra equipada desde 1998 com sensores de alta resolução temporal para medições das variáveis anteriormente mencionadas, e outras relacionadas a fluxos turbulentos. Para este trabalho, a resolução temporal diária do processamento dos dados foi de 30 minutos. Para precipitação pluviométrica e CDW, a série histórica corresponde ao período de 10 anos, entre 1998 a 2018 e para o período em que foram feitas as coletas de dados deste estudo (Figura 8 e 9), que compreende diferentes períodos dos anos de 2016 a 2017. Os dados de precipitação e CDW foram derivados de satélite da Missão de Medição de Precipitação Tropical (Tropical Rainfall Measuring Mission - TRMM 3B43-v7), disponibilizados pela Administração Nacional Aeronáutica e Espacial (National Aeronautics and Space Administration-NASA).

**Figura 8** - Condições microclimáticas mensais para o km 67, FLONA-Tapajós. Precipitação média mensal (a) estimada por satélite TRMM (linhas preta e vermelha) e por sensores de precipitação (linha azul) do projeto LBA. Linha preta correspondem a série histórica entre 1998 a 2018, linhas azul e vermelha correspondem ao período das coletas dos dados entre 2016 a 2017, respectivamente. CWD (b) calculado a partir das estimativas de precipitação e evapotranspiração de satélite. Médias mensais de radiação (c), temperatura do ar (d), DPV (e) e umidade relativa do ar (f). Estimativas de sensores da torre de fluxo do projeto LBA. Linhas pretas correspondem aos anos 2000 a 2006, 2008 a 2011. Linhas azuis ao período das coletas dos dados entre 2016 a 2017. Faixas cinzas representam desvio padrão.



Fonte: Restrepo-Coupe (2019)

**Figura 9** - Condições microclimáticas diárias para o km 67, FLONA-Tapajós. a) Temperatura do ar, b) radiação (c), DPV (c) e umidade relativa do ar (d). Estimativas de sensores da torre de fluxo do projeto LBA. Linhas representam estimativas diárias de cada mês correspondente ao período das coletas dos dados entre 2016 a 2017.



Fonte: Restrepo-Coupe (2019)

#### 2.1.2.4.1 Déficit de pressão de vapor (DPV)

Estimativas de DPV foram feitas para cada árvore avaliada no presente estudo. O DPV foi calculado a partir da umidade relativa e temperatura do ar. Essas variáveis foram medidas a cada cinco minutos por sensores HOBO (HOBO Pro v2, U23-001 Onset, USA). Um sensor foi instalado no ramo de cada árvore, próximo às folhas em que foram feitas as medidas fisiológicas ao longo do dia. Para evitar artefatos relacionados a radiação direta incidente, os sensores foram protegidos por copos de plástico envoltos com isolante térmico. Para calcular o DPV foi usada a seguinte equação (DE ALVARENGA et al., 2014):

$$DPV = (e_s - e_a)$$

Onde,  $e_s$  representa a pressão de saturação de vapor de água no ar, calculada pela equação de Tetens:  $e_s = 0,618 \cdot \exp \frac{17,3 \cdot t}{237,7 \cdot t}$ ;  $t$  = temperatura do ar; e  $e_a$  representa a pressão parcial de saturação de água, calculada pela equação:  $e_a = \frac{UR \cdot e_s}{100}$ .

#### 2.1.2.5 Potencial hídrico foliar ( $\Psi_f$ ) e condutância estomática ( $g_s$ )

Em razão da extrema dificuldade de acesso à copa das árvores (exceto para árvores de sub-bosque) e coleta de dados diurnos, um indivíduo de cada espécie foi selecionado para realização de curvas diárias de  $\Psi_f$  e  $g_s$  em condições naturais de campo. Essas medidas foram feitas em um dia representativo de diferentes condições pluviométricas ao longo do ano: transição chuva-seca 2016, seca 2016, transição seca-chuva 2016 e chuva 2017 (Figura 7) nos horários 6-7h30, 8-9h30, 10-11h30, 12-13h30, 14-15h30, 16-17h30h e 18-19h30. As curvas diárias de  $\Psi_f$  e  $g_s$  foram feitas pareadas em cada hora. Foram selecionadas cinco folhas da posição superior da copa, maduras e sem sinais de herbivoria e/ou epífilas. Considerou-se maduras as folhas localizadas entre o terceiro e quarto nó, a partir do ápice do ramo, com coloração, expansão e consistência característicos de pleno desenvolvimento. O número de observações diárias para  $g_s$  e  $\Psi_f$  em cada estação foi de 315, sendo que para o dossel  $n=175$ ; meio do dossel  $n=70$  e sub-bosque  $n=70$ ; totalizando 1.260 observações/ano (dossel  $n= 700$ , meio do dossel  $n=280$  e sub-bosque  $n=280$ ).

O  $\Psi_f$  foi medido utilizando uma câmara de pressão (PMS Instrument Company, Corvallis, Oregon, modelo 100) (SCHOLANDER et al., 1965). As folhas foram coletadas e inseridas em sacos plásticos pretos com papel umedecido para evitar transpiração, totalizando 21 folhas/dia/indivíduo. Logo após a coleta das folhas, as medidas de  $\Psi_f$  foram tomadas em campo. O tempo aproximado entre a coleta das folhas e início da primeira medida foi de cinco minutos. Em cada estação o  $\Psi_f$  máximo ( $\Psi_{max}$ ) do dia foi medido entre 6h e 7h da manhã, enquanto o  $\Psi_f$  mínimo diário ( $\Psi_{min}$ , valores mais negativos), foi medido entre 12h e 15h. Optou-se pelo uso dos termos “potencial hídrico da madrugada”, “predawn” em inglês ( $\Psi_{pd}$ ) e “potencial hídrico do meio dia” ( $\Psi_{md}$ ) para expressar os valores extremos de potencial hídrico (máximo e mínimo). E estes termos são usados convencionalmente na literatura para definir as flutuações diárias e/ou sazonais de  $\Psi_f$ .

Dados secundários de  $\Psi_{md}$  durante a seca extrema que ocorreu em 2015 devido evento de El Niño foram obtidos de Brum et al. (2018).

A determinação da  $g_s$  foi estimada por um porômetro (Decagon Devices, Pullman, WA), em modo automático (tempo de medida padrão para toda as folhas). Para cada folha, quatro medidas foram realizadas na face abaxial (duas na porção direita, na base e no ápice e duas na porção esquerda na base e no ápice do limbo foliar). Posteriormente, a média aritmética foi calculada e um valor único de  $g_s$  para cada folha foi usado nas análises. As medidas de  $g_s$  foram feitas diretamente em folhas conectadas aos ramos de cada árvore, imediatamente após a coleta das folhas usadas para medições do  $\Psi_f$ . As folhas usadas na primeira medição de  $g_s$  foram monitoradas ao longo do dia. Em cada estação, folhas com o mesmo critério foram selecionadas para realização das curvas. Todas as medidas de  $g_s$  foram feitas na face abaxial da folha, uma vez que todas são hipoestomáticas (Silva et al., em andamento).

Diferenças entre as espécies arbóreas em relação aos atributos foliares que integram a  $g_s$ , como por exemplo, densidade estomática e tamanho dos poros, podem afetar os valores máximos de  $g_s$  ( $g_{s\ max}$ ) (KLEIN, 2014). Nesse sentido, em razão da ampla variação dos valores de  $g_{s\ max}$  entre os grupos deste estudo, o intervalo da variável foi normalizado entre 0 e 1, para permitir a comparação das curvas diárias e sazonais dos diferentes estratos. Para normalização dos valores de  $g_s$ , usou-se a média de cinco folhas de cada indivíduo para cada hora em que foram feitas as medidas, em seguida, cada valor de média obtido foi dividido pelo valor máximo do indivíduo de acordo com a seguinte equação (AKSOY; HARALICK, 2001):

$$g_{s\ norm} = \left( \frac{g_s}{g_{s\ max}} \right)$$

Onde  $g_{s\ norm}$  corresponde à  $g_s$  redimensionada;  $g_s$ , representa cada observação;  $g_{s\ max}$  corresponde ao maior valor de  $g_s$  observada por estação do ano, independente da hora.

### 2.1.2.6 Classificação de estratégias de uso da água

A partir das curvas de  $\Psi_f$  e  $g_s$ , foram derivados parâmetros que serviram como aproximação para a determinação das estratégias de uso da água. A amplitude diária entre o  $\Psi_{pd}$  e  $\Psi_{md}$  em cada estação foi usada para obtenção do  $\Delta\Psi$  sazonal: plantas com menor variação do  $\Delta\Psi$  sazonal representam comportamento isohídrico, enquanto o comportamento anisohídrico corresponde à alta variação do  $\Delta\Psi$  sazonal (Klein 2014; Martinez-Vilalta 2017). Adicionalmente, a relação entre  $g_s$  e DPV foi feita para avaliação suplementar das estratégias iso/anisohídricas plantas anisohídricas tendem a não responder às variações do DPV, enquanto em plantas isohídricas a  $g_s$  tende a apresentar relação negativa com aumento do DPV (TARDIEU; SIMONNEAU, 1998). Avaliação suplementar e validação do contínuo iso/anisohídrico foi feita considerando o  $\Psi_{md}$  sazonal (MARTÍNEZ-VILALTA; GARCIA-FORNER, 2016) para cada estrato. O cálculo do  $\Psi_{md}$  sazonal foi feito da seguinte forma:

$$\Delta\Psi_{md \text{ sazonal}} = \Psi_{md \text{ chuva}} - \Psi_{md \text{ final-seca}}$$

Onde  $\Psi_{md \text{ chuva}}$ , representa o  $\Psi_{md}$  medido no período chuvoso;  $\Psi_{md \text{ final-seca}}$  o  $\Psi_{md}$  medido no final da seca. Valores de  $\Psi_{md \text{ sazonal}}$  próximos de zero indicam plantas isohídricas, enquanto valores mais próximos e/ou superiores a 1, indicam plantas anisohídricas (MARTÍNEZ-VILALTA; GARCIA-FORNER, 2016)

### 2.1.2.7 Atributo funcional do xilema: vulnerabilidade ao embolismo

A vulnerabilidade do xilema ao embolismo foi estimada a partir da relação entre as mudanças na condutância hidráulica (perda na condutividade causada por embolia) e as mudanças no potencial hídrico do xilema (SPERRY; DONNELLY; TYREE, 1988). Nesse sentido, foi estimado o potencial hídrico em que ocorre perda de 50% da condutividade hidráulica do xilema (P50) para ser usado como atributo funcional de aproximação da vulnerabilidade do xilema ao embolismo.

Curvas de vulnerabilidade ao embolismo para derivação do P50 foram realizadas para as espécies: *M. guianensis*, *T. chrysophylla* e *M. huberi*. Para as demais espécies, os dados de P50

foram obtidos a partir do trabalho de Brum et al. (2018), que realizaram trabalhos prévios nos mesmos indivíduos amostrados nesse estudo. Foram utilizados cerca de dois a três ramos, de aproximadamente 1 m de comprimento, de dois indivíduos por espécie. Os ramos foram coletados pela manhã e suas porções proximais colocadas em balde com água. Logo em seguida, um segundo corte foi realizado na porção submersa em água, descartando-se assim os primeiros centímetros de ramo com possível embolia em razão do primeiro corte. Todos os ramos permaneceram submersos em água até a manhã seguinte, com as folhas cobertas com saco plástico para evitar transpiração e equilibrar o potencial hídrico do xilema da folha com o do ramo, afim de mantê-los bem hidratados.

As curvas de vulnerabilidade ao embolismo foram feitas pelo método pneumático proposto por Pereira et al. (2016), que consiste em estimar a porcentagem de ar descarregado (PAD) pelos ramos da planta, à medida em que ocorre desidratação. A desidratação foi feita pelo método de secagem em bancada (TURNER, 1988). Para quantificar a PAD, cada ramo foi conectado por mangueira de silicone, vedada com abraçadeiras de nylon, a um reservatório de vácuo (Kitassato de 1 L) com pressão absoluta de vácuo de 35–40 kPa. A formação do vácuo no reservatório foi feita com bomba de vácuo manual. Em seguida, por 2,5 min foi quantificado o ar descarregado (AD) da planta para o reservatório de vácuo. O monitoramento das mudanças de pressão do reservatório de vácuo foram feitas por um sensor de vácuo, modelo 141PC15G - Omega, Canadá, e registradas com um multímetro de precisão. Usando a lei de gás ideal, o volume de descarga de ar foi calculado medindo a pressão no reservatório de vácuo de volume conhecido antes e depois da quantidade de ar descarregado pela planta. O volume de ar liberado de cada ramo foi medido várias vezes durante a desidratação dos ramos em diferentes valores de  $\Psi_f$ . A avaliação da desidratação das folhas foi feita medindo o  $\Psi_f$  com bomba de pressão. O local de inserção de onde cada folha foi destacada do ramo foi vedada com cola branca para evitar saída de ar. Para equilibrar o  $\Psi_f$  com  $\Psi$  do xilema, antes de cada determinação de potencial hídrico, manteve-se as folhas dentro de um saco plástico preto por pelo menos 1 h.

Em razão da variação dos valores de AD, estes foram normalizados e transformamos em porcentagem pela equação:

$$PAD = 100 \times \left( \frac{AD - AD_{\min}}{AD_{\max} - AD_{\min}} \right)$$

$AD_{\min}$ , representa ar descarregado quando os ramos estão hidratados e  $AD_{\max}$  quando os ramos estão desidratados. A partir das curvas de vulnerabilidade (PAD), o P50 foi estimado com ajustamento logístico a partir da equação (Pammenter & Vander Willigen, 1998):

$$PAD = \frac{100}{1 + \exp\left[\frac{S_p}{25} (\Psi_x - \Psi_{P50})\right]}$$

PAD representa a porcentagem total de ar descarregado;  $S_p$  o coeficiente angular da curva (PAD/ MPa); e  $\Psi_{P50}$  é quando o PAD equivale a 50%.

#### 2.1.2.8 Atributo funcional da folha: Potencial hídrico no ponto de perda de turgor ( $\Psi_{PPT}$ )

O potencial hídrico em que as folhas perdem o turgor foi derivado a partir da construção da curva pressão-volume, a qual consiste em medir o  $\Psi_f$  e o volume de água da folha à medida em que ocorre desidratação (BARTLETT; SCOFFONI; SACK, 2012). Curvas pressão-volume para obtenção do  $\Psi_{PPT}$  foram feitas para todas as espécies desse estudo. A construção da curva pressão-volume foi feita usando o método de secagem em bancada (TURNER, 1988). Foram usadas três folhas maduras de cada indivíduo em que foram tomadas medidas diurnas de  $g_s$  e  $\Psi_f$ . Após coletadas, as folhas foram colocadas em sacos plásticos com água para serem hidratadas por cerca de 4h. As medidas de  $\Psi_f$  foram feitas com bomba de pressão e as folhas foram pesadas em balança analítica. A estimativa do  $\Psi_{PPT}$  foi feita através de uma análise bivariada seguindo uma rotina de ajuste de uma relação exponencial negativa entre o inverso do  $\Psi_f$  ( $\frac{1}{\Psi_f}$ ) em função da perda do conteúdo relativo de água da folha (100-CRA). Os cálculos seguiram protocolo proposto por Sack e Kok (2011), disponível em <http://prometheuswiki.org/tiki-index.php?page=Leaf+pressure-volume+curve+parameters>.



### 2.1.2.9 Análise dos dados

Para testar se os padrões de uso da água diferem entre os estratos na escala diária e sazonal e se a variação de uso da água de cada grupo difere ao longo do dia em diferentes estações do ano, foi usado Modelo Linear Misto. Esse modelo trata os dados de medidas repetidas ao longo do tempo (dados longitudinais) considerando efeitos fixos - variáveis independentes (tratamento e tempo) e efeitos aleatórios (covariação entre as observações do mesmo sujeito em diferentes momentos) (LITTELL; HENRY; AMMERMAN, 1996a; BLACKWELL; MENDES DE LEON; MILLER, 2006). Nesse estudo, estrato, hora do dia e estação do ano foram considerados efeitos fixos e as respostas fisiológicas de cada indivíduo efeitos aleatórios – quando a amostra da população não representa todas as variações da população (GREEN; TUKEY, 1960).

As premissas de normalidade (teste de Shapiro-Wilk) e variância (teste de Levene) dos resíduos para o modelo misto foram testadas (WEST; WELCH; GALECKI, 2014). Quando não atendidas, os dados foram transformados por *ranking* (BAGULEY, 2012). Para todas as análises, foram testadas três matrizes de covariância: *Unstructured* (UN), *Autoregressive, order 1* (AR(1)) e *Simple* (LITTELL; PENDERGAST; NATARAJAN, 2000). No entanto, a estrutura de matriz que convergiu para realização dos testes foi a *Compound Symmetric* (também chamada de *Variance Components*), a qual assume que as observações do mesmo indivíduo ao longo do tempo tem variância e covariância homogênea (LITTELL; PENDERGAST; NATARAJAN, 2000).

Todas as análises foram feitas no software SAS (versão 9.4) e os gráficos em R (versão 3.6.0). No SAS os testes foram realizados pelo procedimento misto para medidas repetidas (*PROC MIXED*), que implementa efeitos fixos e modela a estrutura de covariância dos dados (LITTELL; HENRY; AMMERMAN, 1996b).

Para todas as relações, foram considerados significativos os resultados com probabilidade menor ou igual a 5% ( $p < 0,005$ ). Resultados significativos foram submetidos ao teste *post hoc* de Tuckey-Krammer.

### 2.1.2.9.1 Padrão diário e sazonal de $\Psi_f$ e $g_s$

Padrões diários e sazonais de  $\Psi_f$  e  $g_{snorm}$ , bem como parâmetros derivados dessas variáveis, foram analisados afim de inicialmente identificar características das estratégias iso/anisohídrica entre os grupos.

a) Foi aplicado modelo misto para testar as diferenças do  $\Psi_f$  e da  $g_{snorm}$  em função da hora do dia, do estrato e da interação hora do dia x estrato para cada estação do ano amostrada. Hora do dia e estrato foram usadas como variáveis preditoras de efeito fixo (independentes) do  $\Psi_f$  e da  $g_{snorm}$  (variáveis dependentes). Hora do dia foi o fator para medida repetida e indivíduo de cada espécie foi considerado efeito aleatório. Foi avaliado se 1) as curvas diárias de  $\Psi_f$  e da  $g_{snorm}$  de cada estrato foram diferentes ao longo do dia nas estações e se 2) as curvas diárias de  $\Psi_f$  e da  $g_{snorm}$  foi diferente entre os estratos em cada estação. Para essa análise, foi usada a observação de cada folha (n=5)/indivíduo por grupo estrato para cada hora entre 6-19 (n=14), em cada estação do ano (n=4). Considerando dados faltosos, as observações/ano somaram 1,260 (dossel n= 715; meio do dossel=n 273 e sub-bosque n= 273) para cada variável dependente.

b) Foi aplicado modelo misto para testar as diferenças do  $\Psi_{pd}$ ,  $\Psi_{md}$ ,  $g_{snormmax}$  e  $g_{snormmin}$  em função do estrato, da estação e da interação estrato x estação. Estrato e estação foram variáveis preditoras de efeito fixo (independentes) do  $\Psi_{pd}$ ,  $\Psi_{md}$ ,  $g_{snormmax}$  e  $g_{snormmin}$  (variáveis dependentes). Estação do ano foi o fator para medida repetida e indivíduo de cada espécie foi considerado efeito aleatório. Para essa análise, foi usada a observação de cada folha (n=5)/indivíduo por estrato para cada estação do ano (n=4), totalizando 180 observações/ano (dossel n= 100; meio do dossel=n 40 e sub-bosque n= 40) para cada variável dependente. Foi avaliado se 1) o  $\Psi_{pd}$ ,  $\Psi_{md}$ ,  $g_{snormmax}$  e  $g_{snormmin}$  de cada estrato difere entre as estações do ano e 2) se  $\Psi_{pd}$ ,  $\Psi_{md}$ ,  $g_{snormmax}$  e  $g_{snormmin}$  diferem entre os estratos em cada estação.

a) A relação entre  $\Psi_f$  e  $g_{snorm}$  foi avaliada usando modelos lineares (correlação de Pearson, regressão linear simples) e não-linear (polinomial). Nessa análise foi usada a média de cinco folhas de  $\Psi_f$  e  $g_{snorm}$  de cada indivíduo em cada hora entre 6-19h (n=14) em que foram realizadas as medidas pareadas para cada estação do ano. Considerando dados faltosos, as observações/ano somaram 356 (dossel n=198; meio do dossel n=81; sub-bosque n=77). A escolha do melhor modelo foi feita considerando o menor AIC (*Akaike Information Criterion*) dos resultados significativos (BURNHAM; ANDERSON, 2002).

### 2.1.2.9.2 Estratégias de uso da água: iso/anisohídrica

Para testar a hipótese de que há um contínuo de estratégias de uso da água, com plantas de dossel isohídricas, meio do dossel intermediárias e sub-bosque anisohídricas:

b) Foi aplicado modelo misto para testar as diferenças do  $\Delta\Psi$  em função do estrato, da estação e da interação estrato x estação. Estrato e estação foram variáveis preditoras de efeito fixo (independentes) do  $\Delta\Psi$  (variável dependente). Estação do ano foi o fator para medida repetida e indivíduo de cada espécie foi considerado efeito aleatório. Para essa análise, foi usada a observação de cada folha (n=5)/indivíduo por estrato para cada estação do ano (n=4), totalizando 180 observações/ano (dossel n= 100; meio do dossel=n 40 e sub-bosque n= 40). Foi analisado se 1) o  $\Delta\Psi$  de cada estrato difere entre as estações do ano e 2) se  $\Delta\Psi$  difere entre os estratos em cada estação. Para avaliar se há um contínuo de estratégias iso/anisohídrica ao longo da estrutura vertical da floresta, boxplot com valores do  $\Psi_{\text{mdsazonal}}$  foram plotados e a avaliação foi feita considerando a distribuição dos valores de  $\Psi_{\text{mdsazonal}}$  para cada estrato (MARTÍNEZ-VILALTA; GARCIA-FORNER, 2016b).

c) Para avaliar a relação entre  $g_s$  diária e DPV, foram testados modelos linear (correlação de Pearson e regressão linear simples) e não-linear (polinomial). Para essa análise foi usada a média da  $g_s$  diária de cinco folhas em relação ao DPV correspondentes à hora em que foram realizadas as medidas de  $g_s$  entre 6-19 h (n=14). Considerando dados faltosos, as observações/ano somaram 115 (dossel n=41; meio do dossel n=38; sub-bosque n=36). A escolha do melhor modelo foi feita considerando o menor AIC (*Akaike Information Criterion*) dos resultados significativos (BURNHAM; ANDERSON, 2002).

### 2.1.2.9.3 Estratégias de uso da água e a relação com atributos funcionais hidráulicos

a) Para testar a hipótese de que estratégias de uso da água estão associadas a atributos hidráulicos do xilema e da folha, foram usados parâmetros derivados da  $g_s$  e  $\Psi_f$  para relacionar com P50 e  $\Psi_{\text{PPT}}$ . Os parâmetros de  $g_s$  foram:  $g_{s\text{maxnorm}}$ ,  $g_{s\text{minnorm}}$ , coeficiente de variação diário da  $g_s$  ( $CV_{g_s}$ ) e  $g_{s\text{maxsazonal}}$ . Para o  $\Psi_f$ , foi usado  $\Psi_{\text{mdsazonal}}$ . Correlação linear de Pearson foi feita entre cada parâmetro de  $g_s$  e de  $\Psi_f$  com P50 e  $\Psi_{\text{PPT}}$  de cada espécie. Para cada parâmetro de  $g_s$  foi usada a

média de cinco folhas por espécie para cada estação totalizando n=36 observações/ano (dossel n=20; meio do dossel n=8; sub-bosque n=8). Para o  $\Psi_{\text{mdsazonal}}$  foi usado um valor para cada espécie.

#### 2.1.2.9.4 Potencial hídrico foliar como preditor da resistência estomática da comunidade

a) Para avaliar a faixa de potencial hídrico em que a  $g_{\text{smaxnorm}}$  e  $g_{\text{smixnorm}}$  podem ocorrer, foi realizada análise pareada da  $g_{\text{smaxnorm}} \sim \Psi_{\text{pd}}$  e  $g_{\text{smixnorm}} \sim \Psi_{\text{md}}$  usando modelo linear segmentado do pacote *Segmented* (MUGGEO, 2008) do software R. Para cada parâmetro de  $g_s$  em função do  $\Psi_f$  foi usada a média de cinco folhas por espécie para cada estação totalizando n=36 observações/ano (dossel n=20; meio do dossel n=8; sub-bosque n=8). A validação do modelo teórico foi feita considerando o valor do Desvio do Quadrado Médio da Raiz (*Root Mean Square Deviation* RMSD, onde valores mais próximos de zero representam o ajuste dos dados observados ao modelo estimado (HYNDMAN; KOEHLER, 2005).

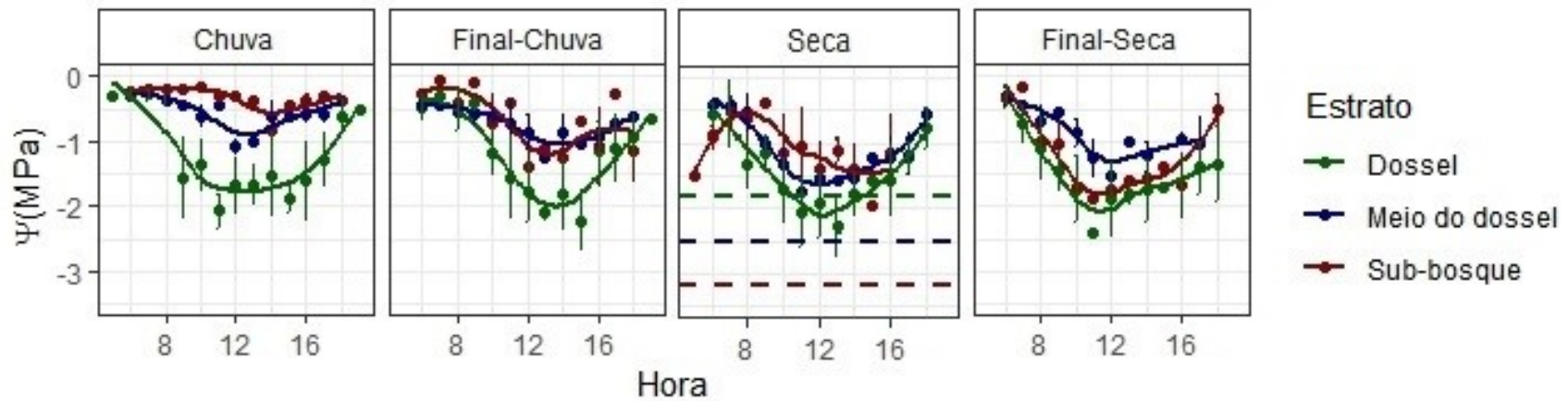
### 2.1.3 Resultados

#### 2.1.3.1 Padrões diário e sazonal de Potencial hídrico foliar e condutância estomática

##### 2.1.3.1.1 Padrão diário de $\Psi_f$

Resultados do modelo linear misto mostraram que árvores ocupando diferentes posições na estrutura vertical da floresta apresentaram variação do  $\Psi_f$  em função da hora do dia em todas as estações do ano amostrados nesse estudo (chuva  $F=25,17$ ,  $p<0,001$ ; final chuva  $F=35,97$ ,  $p<0,0001$ ; seca  $F=28,19$ ,  $p<0,0001$ , final seca  $F=91,49$ ,  $p<0,001$ ). No entanto, a variação diária dependeu do estrato. Os padrões diários de  $\Psi_f$  em diferentes estações do ano podem ser visualizados na Figura 10 e os relatórios dos testes estatísticos no Apêndice A

**Figura 10** -  $\Psi_f$  diário e sazonal em árvores de diferentes estratos: dossel  $n=5$ , meio do dossel  $n=2$ , sub-bosque  $n=2$ . Círculos representam a média do  $\Psi_f$  de cinco folhas de cada árvore por estrato para cada hora do dia entre 6-19 h ( $n=14$ ) em diferentes estações do ano. Linhas inteiras verticais representam erro padrão. Linhas inteiras horizontais representam suavização exponencial em ano normal. Linhas tracejadas representam  $\Psi_{md}$  medido durante El Niño 2015.



Fonte: Autores (2019)

Em todas as estações do ano, árvores de dossel tiveram um padrão diário de  $\Psi_f$  que se assemelhou a uma parábola. Na chuva e no final da chuva o  $\Psi_f$  de -0,3 MPa e -0,41 MPa entre 6-8h, reduziu para cerca de -1,42 MPa a partir das 9h ( $p<0,0001$ ), onde se manteve em valores baixos (em média -1,7 MPa) até as 16h. A partir das 17h houve recuperação da hidratação até atingir em média -0,74 MPa às 18 h ( $p<0,0001$ ). Padrão semelhante ocorreu na seca e final da seca, contudo a redução do  $\Psi_f$  na seca ocorreu mais cedo, às 8h ( $p<0,0001$ ), e no final da estação seca, a recuperação do  $\Psi_f$  às 18 h (-1,31 MPa) em relação às 16h (-1,73 MPa;  $p<0,0001$ ) foi mais baixa.

De modo geral, durante o período de amostragem avaliado nesse trabalho, os menores valores de  $\Psi_f$  das árvores de dossel ocorreram em torno da média de - 2,0 MPa, e corresponderam ao período entre 11-16h. No entanto, em ano de seca extrema (2015), a média do  $\Psi_{\min}$  das árvores de dossel aumentou para - 1,9 MPa. Por outro lado, para plantas do meio do dossel e sub-bosque a manutenção do  $\Psi_{\min}$  médio em ano de seca extrema reduziu cerca de -1 MPa, onde meio do dossel atingiu em torno de -2,5 MPa, enquanto sub-bosque atingiu valores inferiores a -3,0 MPa.

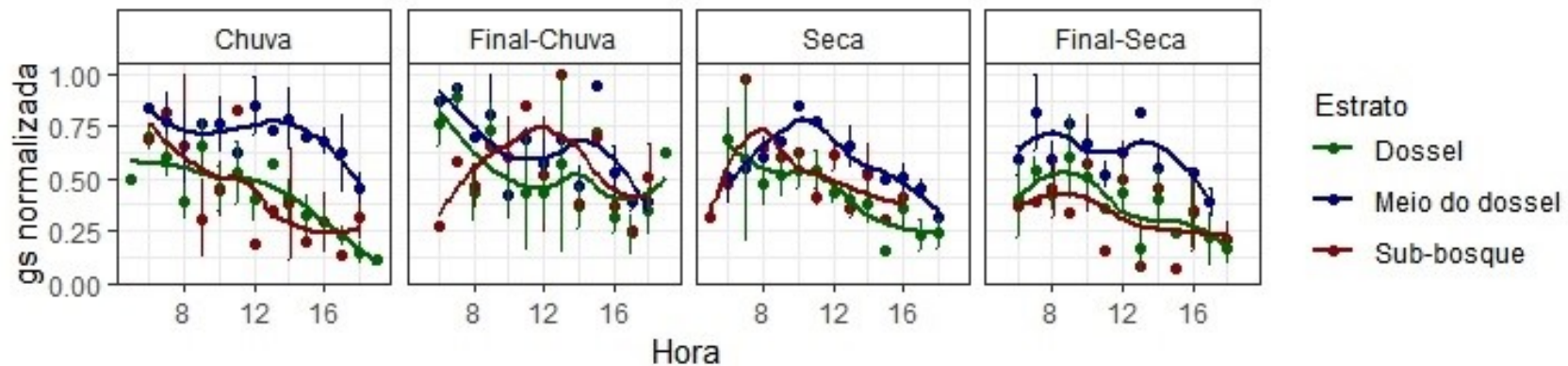
Árvores do meio do dossel assim como árvores do dossel, tiveram  $\Psi_f$  diário na forma de parábola e redução do  $\Psi_f$  a partir da 8h em todas as estações, contudo, a extensão dessa redução ao longo do dia variou nas estações do ano para árvores do meio do dossel, ocorrendo entre 10-18h. Na chuva e final da chuva o  $\Psi_f$  foi relativamente constante. Na chuva houve redução de -0,23 MPa às 6h para -0,61 MPa às 10h ( $p < 0,001$ ) e -0,93 MPa às 12h ( $p < 0,0001$ ). No período da tarde houve aumento do  $\Psi_f$  para -0,65 MPa às 14h ( $p < 0,01$ ) e para -0,61 MPa às 16h ( $p < 0,01$ ). No fim da chuva a redução do  $\Psi_f$  de -0,43 MPa (6h) ocorreu somente às 16h para -0,95 MPa. As estações do ano onde  $\Psi_f$  das plantas do meio do dossel foram mais negativos ocorreram na seca, variando das 10h às 16h entre -1,48 a -1,2 MPa, bem menores que o início da manhã ( $p < 0,001$ ), e final da seca, sendo que nessa estação menores valores de  $\Psi_f$  variaram das 10h às 18h entre -1,0 a -1,5 MPa. Em relação ao início da manhã (-0,33 MPa) houve uma redução maior que 50% ( $p < 0,001$ ).

Árvores de sub-bosque tiveram na chuva  $\Psi_f$  relativamente constante ao longo do dia. Houve diferença apenas entre o período da manhã 6-10h e às 14h, quando  $\Psi_f$  reduziu de -0,2 MPa para 0,7 ( $p < 0,0002$ ). A cada estação do ano correspondente à redução da precipitação e conteúdo de água no solo (Figura 3a-b), o horário em que o  $\Psi_f$  reduziu foi cerca de uma hora mais cedo (Figura 4). Enquanto na chuva o  $\Psi_f$  reduziu somente às 14h, nas estações seguintes, a redução do  $\Psi_f$  ocorreu às 12h (final da chuva), depois às 10h (na seca) e no fim da seca, onde espera-se que haja um maior déficit hídrico acumulado, a redução do  $\Psi_f$  ocorreu às 8 h. Além disso, valores de  $\Psi_f$  foram progressivamente mais negativos entre as estações amostrados.

### 2.1.3.1.2 Padrão diário de $g_s$

Em relação às respostas estomáticas, os resultados do modelo linear misto mostraram que a  $g_s$  diária de todos os estratos apresentou variação em função da hora do dia em todas as estações do ano amostrados neste trabalho (Chuva  $F=12,60$ ;  $p<0,0001$ . Final-Chuva  $F=7,54$ ;  $p<0,0001$ . Seca  $F=8,70$ ;  $p<0,0001$ . Final-Seca  $F=12,02$ ;  $p<0,0001$ ). Além do efeito da hora, a variação do curso diário de  $g_s$  ocorreu em função do estrato ( $F=3,24$ ;  $p<0,04$ ) e da interação entre estrato e hora ( $F=2,68$ ;  $p<0,0001$ ) na chuva. Enquanto no final da chuva a variação do curso diário de  $g_s$  ocorreu apenas em função da interação entre estrato e hora ( $F=3,80$ ;  $p<0,0001$ ). Os padrões diários de  $g_s$  em diferentes estações do ano podem ser visualizados na Figura 11 e os relatórios dos testes estatísticos no Apêndice B.

**Figura 11** – A  $g_s$  diária e sazonal normalizada pela  $g_s$  máxima em árvores de diferentes estratos: dossel  $n=5$ , meio do dossel  $n=2$ , sub-bosque  $n=2$ . Círculos representam a média de cinco folhas de cada árvore por estrato para cada hora do dia entre 6-19 h ( $n=14$ ) em diferentes estações do ano. Linhas inteiras verticais representam erro padrão. Linhas inteiras horizontais representam suavização exponencial.



Fonte: Autores (2019)

Análise posterior do teste *post hoc* de Tukey-Kramer em relação a hora mostraram que a  $g_s$  de todos os grupos diferiu entre os períodos da manhã, entre 6-11h e tarde, entre 12-18h ( $p < 0,0001$ ). No início da manhã (6 h) a  $g_s$  foi mais alta (média de todos os estratos  $270,0 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) e diferiu de todas as demais horas do dia ( $p < 0,0001$ ). Além disso, houve reduções da  $g_s$  no período da tarde entre 12-13h (média de todos os estratos  $180,0 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), em relação às 16-18h ( $p < 0,0001$ ). No horário correspondente ao final do dia, a  $g_s$  sofreu redução de 65% em relação ao início da manhã, alcançando valor médio de  $94,0 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  ( $p < 0,0001$ ).

Em relação ao efeito do estrato, teste *post hoc* de Tukey-Kramer mostrou que as diferenças na  $g_s$  ao longo do dia na estação chuvosa ocorreram entre o meio do dossel e o sub-bosque ( $p < 0,05$ ). A  $g_s$  diária de plantas do meio do dossel é mais alta que do sub-bosque, essa diferença é mais evidente entre às 12 e 14h, quando a  $g_s$  do meio do dossel é 50% mais alta ( $g_s$  normalizada média = 0,66) que a  $g_s$  do sub-bosque ( $g_s$  normalizada média = 0,33). No final da estação chuvosa, foram constatadas diferenças no padrão diário de  $g_s$  entre árvores de dossel e sub-bosque. Árvores de dossel apresentaram  $g_s$  mais alta no início da manhã ( $446,25 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) e reduziram gradativamente até valores mínimos ( $151,69 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) no final do dia, às 18h ( $p < 0,001$ ); enquanto árvores de sub-bosque tiveram aumento gradativo da  $g_s$  a partir das 9h até apresentarem condutância máxima às 12h ( $p < 0,003$ ;  $219,65 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). A partir das 14h, houve redução acentuada da  $g_s$  ( $p < 0,003$ ). Para esse grupo portanto, a  $g_s$  foi menor no início ( $149,24 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) e no final do dia ( $117,00 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), apresentado um padrão diário sinuoso. As diferenças entre dossel e sub-bosque ocorreram no início da manhã, às 6h ( $p < 0,01$ ), onde a  $g_s$  de dossel é máxima, enquanto do sub-bosque aproxima da mínima.

Em relação ao efeito da interação entre hora do dia e estrato, o teste *post hoc* mostrou que o dossel foi o grupo que apresentou maior variação de  $g_s$  no curso diário. No período da manhã, às 6h, a  $g_s$  alcançou valores mais altos ( $398,78 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) em relação às demais horas do dia ( $p < 0,0001$ ), a qual reduziu para valores entre  $163,00 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  a  $232,00 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  entre 8h e 14h ( $p < 0,0001$ ). Entre 15h e 19h as reduções da  $g_s$  foram mais acentuadas, alcançando valores mínimos entre  $59,00 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  a  $89,00 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  ( $p < 0,0001$ ). A redução da  $g_s$  entre 15h e 19h também foram significativas em relação ao período do meio dia, entre 12-14h ( $p < 0,0001$ ). Plantas do meio do dossel apresentaram menor variação da  $g_s$  ao longo do dia. Houve redução das trocas gasosas entre o início da manhã e da tarde (7-14 h) e o final do dia, às 18h ( $p < 0,04$ ). A  $g_s$  alta ocorreu em todo o período da manhã e se manteve relativamente constante até 14h, a variação nesse período foi entre  $111,03 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  e  $126,98 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . A partir das 16h houve gradativa



redução da  $g_s$ , até atingir valores mínimos de  $63,45 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  às 18h. Em relação ao sub-bosque, o padrão da  $g_s$  diária observado, foi semelhante ao dossel. No início da manhã (6-7h) a  $g_s$  foi mais alta em relação aos demais períodos do dia ( $248,70 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ;  $p < 0,01$ ). Ocorreu redução da  $g_s$  a partir das 9h até 14h, a qual variou entre  $117,53 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  a  $139,56 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  ( $p < 0,0005$ ). A partir das 16h até as 18h, a redução da  $g_s$  foi mais acentuada ( $p < 0,05$ ), atingindo valores mínimos entre  $87,39 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  a  $96,86 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ .

#### 2.1.3.1.2 Padrão sazonal de $\Psi_{pd}$ , $\Psi_{md}$ , $g_{smax}$ e $g_{smin}$

Resultados do modelo linear misto mostraram que o  $\Psi_{pd}$  de todos os estratos mudou entre as diferentes estações do ano ( $F=33,54$ ;  $p < 0,0001$ ) e que essa mudança também dependeu da interação entre as estações amostradas e a posição das espécies na estrutura vertical da floresta ( $F=5,84$ ;  $p < 0,0001$ ). A Figura 12a mostra os padrões sazonais do  $\Psi_{pd}$  de todos os estratos e os relatórios dos testes estatísticos no Apêndice C.

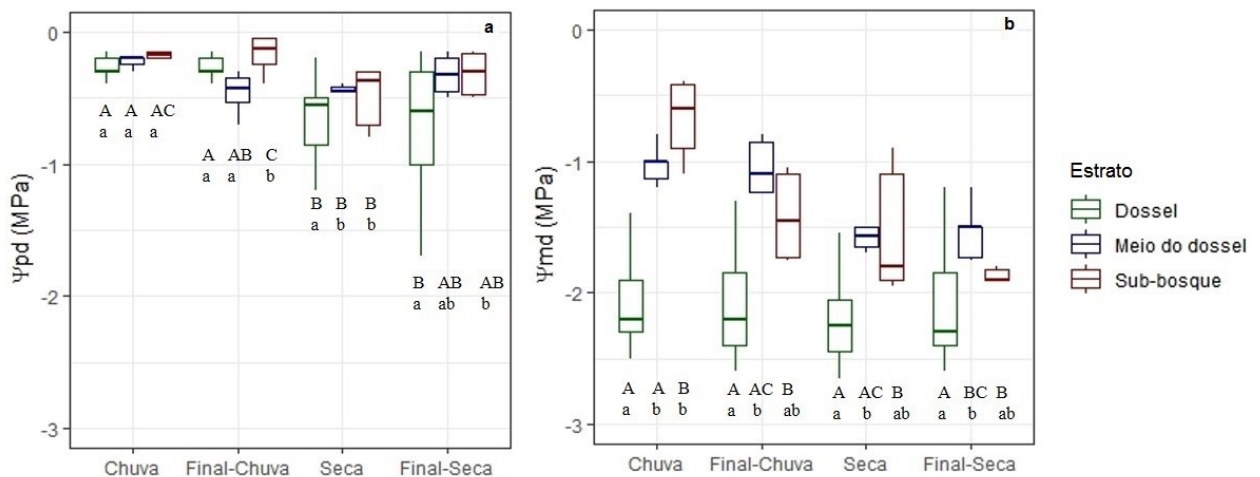
Análises subsequentes (*post hoc* de Tukey-Kramer) mostraram que em relação às estações do ano, o  $\Psi_{pd}$  reduziu entre a chuva e o final da chuva ( $p < 0,001$ ), da seca ( $p < 0,001$ ) e final da seca ( $p < 0,001$ );  $\Psi_{pd}$  também reduziu entre a seca e o final da seca ( $p < 0,002$ ) e o final da chuva ( $p < 0,002$ ). Considerando o efeito da interação entre estação e estrato, foi observado que para árvores do dossel o  $\Psi_{pd}$  entre a chuva e seca reduziu em torno da média de  $-0,4 \text{ MPa}$  para  $-0,6 \text{ MPa}$ , com valores mínimos acima de  $-1,2 \text{ MPa}$  ( $p < 0,0001$ ). Mas a maior redução ocorreu entre o final da chuva e final da seca, de  $-0,3 \text{ MPa}$  para  $-0,7 \text{ MPa}$ , com valores mínimos acima  $-1,5 \text{ MPa}$  ( $p < 0,0001$ ). Entre o final da chuva e a seca a o  $\Psi_{pd}$  reduziu em média de  $-0,3 \text{ MPa}$  para  $-0,6 \text{ MPa}$  ( $p < 0,0001$ ). Em árvores do meio do dossel valores de  $\Psi_{pd}$  mais negativos foram observados no final da chuva e na seca ( $-0,5 \text{ MPa}$ ). Redução de  $-0,2 \text{ MPa}$  para  $-0,5 \text{ MPa}$  ocorreu entre a chuva e o final da chuva ( $p < 0,0002$ ) e da seca ( $p < 0,0001$ ). Por outro lado, o  $\Psi_{pd}$  aumentou entre a seca e final da seca de  $-0,5 \text{ MPa}$  para  $-0,3 \text{ MPa}$ . Em relação às árvores de sub-bosque, houve redução significativa do  $\Psi_{pd}$  de  $-0,2 \text{ MPa}$ , na estação chuvosa (chuva e final da chuva) para  $-0,5 \text{ MPa}$  na seca, e  $-0,3$  no final da seca MPa. Como as árvores do meio do dossel, as árvores de sub-bosque tiveram recuperação do  $\Psi_{pd}$  no final da seca de  $-0,5 \text{ MPa}$  para  $-0,3 \text{ MPa}$ . Todos os grupos tiveram  $\Psi_{pd}$  mais negativos nos períodos correspondentes ao maior CDW (seca e final da seca) (Figura 8b). No entanto árvores de

dossel alcançaram menores valores de  $\Psi_{pd}$  no final da seca, enquanto o meio do dossel e sub-bosque tiveram mínimo  $\Psi_{pd}$  na seca.

Em relação ao  $\Psi_{md}$ , resultados do modelo linear misto mostraram que há diferenças entre os estratos ( $F= 5,13$ ;  $p=0,007$ ) e entre as estações do ano ( $F=35,45$ ;  $p<0,0001$ ). As diferenças no  $\Psi_{md}$  também ocorreram em função da interação entre as estações do ano e a posição das espécies na estrutura vertical da floresta ( $F= 11,77$ ;  $p<0,0001$ ). A Figura 12b mostra os padrões sazonais do  $\Psi_{md}$  de todos os estratos e os relatórios dos testes estatísticos no Apêndice C.

Análises subsequentes (*post hoc* de Tukey-Kramer) mostraram que as diferenças do  $\Psi_{md}$  entre os estratos ocorreu entre o dossel e os demais grupos (meio do dossel  $p=0,01$  e sub-bosque  $p=0,05$ ). Em relação às estações, o  $\Psi_{md}$  diferiu entre a chuva e as demais estações do ano ( $p<0,001$ ) e entre o final da chuva e a seca ( $p<0,001$ ) e o final da seca ( $p<0,001$ ).

**Figura 12** -  $\Psi$  sazonal em árvores de diferentes estratos: dossel  $n=5$ , meio do dossel  $n=2$  e sub-bosque  $n=2$ . (a)  $\Psi_{pd}$ , (b)  $\Psi_{md}$ . Boxplots representam a distribuição das observações por estrato para cada estação amostrada (dossel  $n=25$ , meio do dossel  $n=10$ , sub-bosque  $n=10$ ). Linha horizontal em negrito indica a mediana, a parte inferior e superior indica o primeiro e o terceiro quartil, respectivamente. Linhas verticais estendem-se até os valores máximos e mínimos. Letras maiúsculas diferentes representam diferenças significativas de cada estrato entre as estações. Letras minúsculas representam diferenças significativas entre cada estrato em cada estação



Fonte: Autores (2019)

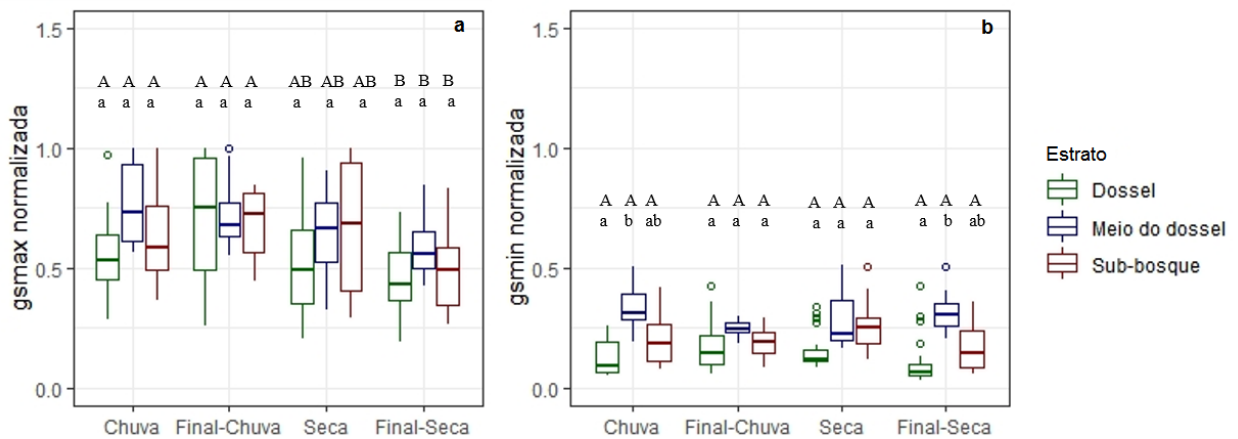
O efeito da interação evidencia que as diferenças no  $\Psi_{md}$  ocorreram dependendo do estrato e da estação do ano. Espécies de dossel mantiveram o  $\Psi_{md}$  relativamente constante em todos os

períodos amostrados (média de -2,09 MPa). Por outro lado,  $\Psi_{md}$  do meio do dossel reduz de -1,0 MPa na chuva para -1,6 na seca e no final da seca, sendo essa variação considerada significativa ( $p < 0,001$ ). Para árvores de sub-bosque, o  $\Psi_{md}$  sofreu redução correspondente aos meses em que houve redução da precipitação e aumento de déficit hídrico no solo. Na estação chuvosa o  $\Psi_{md}$  foi de -0,7 MPa e reduziu acentuadamente para -1,4 MPa no final da chuva ( $p < 0,0002$ ) e -1,5 MPa na seca ( $p < 0,0001$ ), até atingir valor mínimo no final da seca de -1,8 MPa ( $p < 0,0001$ ). A variação do  $\Psi_{md}$  entre a chuva e o final da seca representa uma redução de 157% nas árvores de sub-bosque.

Em relação às diferenças entre os estratos em cada estação, observou-se que no período chuvoso espécies de dossel, com  $\Psi_{md}$  de -2,05 MPa, foram diferentes do meio do dossel (-1,3 MPa) e do sub-bosque, -1,42 MPa ( $p < 0,001$ ); enquanto no final das chuvas, diferença significativa ( $p < 0,04$ ) entre os estratos ocorreu apenas entre dossel (-2,09 MPa) e meio do dossel (-1,0 MPa).

Em relação à  $g_{smax}$  e  $g_{smin}$ , resultados do modelo linear misto mostraram que a variação da  $g_{smax}$  teve efeito apenas da estação ( $F=7,29$ ;  $p < 0,0001$ ), enquanto a  $g_{smin}$  diferiu em função do estrato ( $F=3,92$ ;  $p < 0,02$ ) e da interação entre o estrato e a estação ( $F=3,77$ ;  $p < 0,0001$ ). Na Figura 13 podem ser observados os padrões sazonais de  $g_{smax}$  e  $g_{smin}$  normalizadas de todos os estratos e os relatórios dos testes estatísticos no Apêndice D.

**Figura 13** –  $g_s$  sazonal em árvores de diferentes estratos: dossel  $n=5$ , meio do dossel  $n=2$  e Sub-bosque  $n=2$ . (a)  $g_{smax}$  normalizada, (b)  $g_{smin}$  normalizada. Boxplots representam a distribuição das médias das observações por estrato para cada estação amostrada (dossel  $n=25$ , meio do dossel  $n=10$ , sub-bosque  $n=10$ ). Linha horizontal em negrito indica a mediana, a parte inferior e superior indicam o primeiro e o terceiro quartil, respectivamente. Círculos representam outliers. Linhas verticais estendem-se até os valores máximos e mínimos. Letras maiúsculas diferentes representam diferença significativa de cada estrato entre as estações. Letras minúsculas representam diferenças significativa entre os estratos em cada estação.



Fonte: Autores (2019)

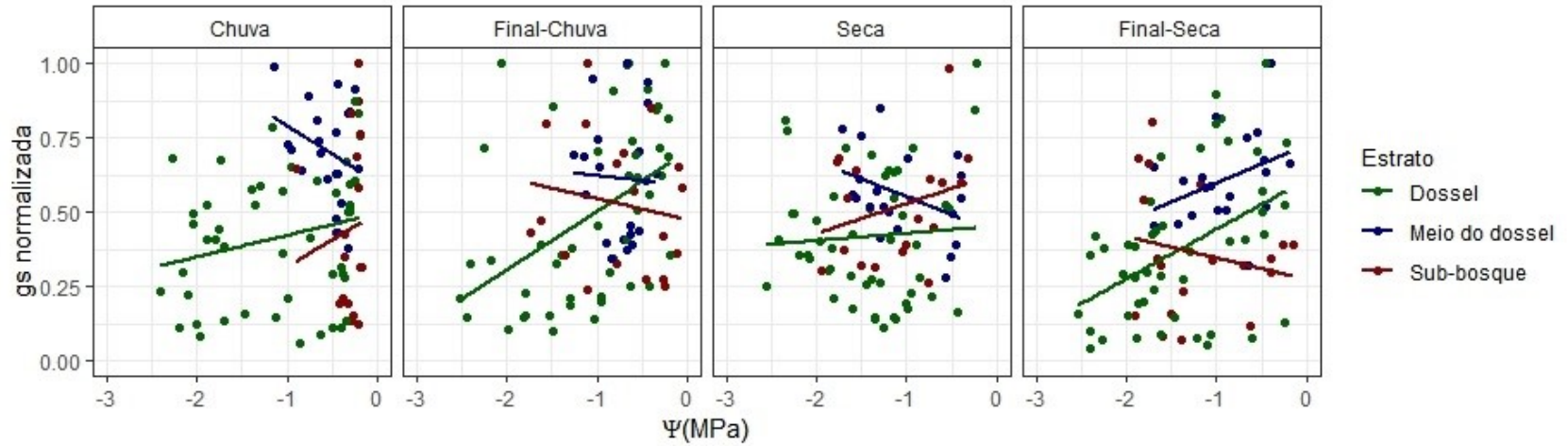
Análises subsequentes (*post hoc* de Tukey-Kramer) mostraram que a  $g_{smax}$  média de todos os estratos reduziu entre a estação chuvosa e a seca ( $p<0,01$ ). A  $g_{smax}$  sofreu redução de 292,23  $mmol\ m^{-2}\ s^{-1}$  ( $g_{smax}$  normalizada 0,61) na chuva e 358,63  $mmol\ m^{-2}\ s^{-1}$  ( $g_{smax}$  normalizada 0,71) no final da chuva para 240,44  $mmol\ m^{-2}\ s^{-1}$  no final da seca ( $g_{smax}$  normalizada 0,50).

Em relação à  $g_{smin}$ , observou-se que as diferenças entre os estratos ocorreram entre o dossel e meio do dossel ( $p<0,02$ ). No entanto, essa diferença dependeu da estação do ano. Nesse sentido, a  $g_{smin}$  de árvores de dossel foi menor que das árvores do meio do dossel na chuva ( $p<0,03$ ) e no final da seca ( $p<0,04$ ). Na chuva a  $g_{smin}$  do dossel foi de 82,15  $mmol\ m^{-2}\ s^{-1}$  ( $g_{smin}$  normalizada 0,12) e meio do dossel 61,70  $mmol\ m^{-2}\ s^{-1}$  ( $g_{smin}$  normalizada 0,33). No final da seca os valores de  $g_{smin}$  foram de 74,23  $mmol\ m^{-2}\ s^{-1}$  para o dossel ( $g_{smin}$  normalizada 0,11) e 58,36  $mmol\ m^{-2}\ s^{-1}$  para meio do dossel ( $g_{smin}$  normalizada 0,31).

#### 2.1.3.1.3 Relação entre condutância estomática e potencial hídrico foliar

Análise das curvas diárias pareadas entre  $g_s$  e  $\Psi_f$  nas diferentes estações amostradas, mostraram que a correlação entre as variáveis ao longo do dia dependeu do estrato e da estação (Figura 14, Tabela 2). Na chuva, a relação entre  $g_s$  e  $\Psi_f$  para o sub-bosque apresentou relação não linear (polinomial) ( $p=0,05$ ;  $r^2=0,21$ ). No final da chuva, relação linear positiva ocorreu para o dossel ( $p=0,0009$ ;  $r=0,47$ ). Na seca a relação entre  $g_s$  e  $\Psi_f$  não foi significativa para nenhum grupo. Enquanto no final da seca houve relação linear positiva para o dossel ( $p<0,001$ ;  $r=0,45$ ).

**Figura 14** - Relação linear e não linear entre  $g_s$  normalizada e  $\Psi_f$  ao longo do dia em diferentes estações do ano em árvores de diferentes estratos: dossel  $n=5$ , meio do dossel  $n=2$  e sub-bosque  $n=2$ . Círculos representam a média de  $g_s$  em função da média do  $\Psi_f$  por árvore para cada hora entre 6-19 h ( $n=14$ ) das medidas diurnas pareadas em diferentes estações do ano (Chuva: dossel  $n=50$ , meio do dossel  $n=21$  e sub-bosque  $n=20$ . Final-chuva: dossel  $n=48$ , meio do dossel  $n=20$ , sub-bosque  $n=19$ . Seca: dossel  $n=53$ , meio do dossel  $n=20$ , sub-bosque  $n=19$ . Final-Seca: dossel  $n=47$ , meio do dossel  $n=20$ , sub-bosque  $n=19$ )



Fonte: Autores (2019)

**Tabela 2** - Resultados da estatística do Modelo Relação linear e não linear entre  $g_s$  normalizada e  $\Psi_f$  ao longo do dia em diferentes estações do ano em árvores de diferentes estratos. p: valor do teste t/ r: coeficiente de correlação de Pearson/  $r^2$ : coeficiente de determinação/ AIC: Akaike information criterion (critério de informação Akaike)

Estação	Estrato	Modelo							
		Pearson		Regressão Linear			Regressão não linear (Polinomial)		
		p	r	p	$r^2$	AIC	p	$r^2$	AIC
Chuva	Dossel	0,10	0,23	0,10	0,05	-5,21	0,39	0,06	-3,52
Chuva	Meio do dossel	0,19	-0,29	0,19	0,08	-12,67	0,35	0,15	-12,38
Chuva	Sub-bosque	0,65	0,10	0,65	0,01	11,18	<b>0,05</b>	0,21	8,93
Final-Chuva	Dossel	<b>0,0009</b>	0,46	0,0009	0,21	10,75	0,01	0,27	9,32
Final-Chuva	Meio do dossel	0,85	-0,04	0,85	0,001	-0,93	0,09	0,16	-2,42
Final-Chuva	Sub-bosque	0,49	-0,16	0,49	0,02	2,36	0,42	0,05	3,83
Seca	Dossel	0,65	0,06	0,65	0,004	-6,22	0,006	0,14	-11,89
Seca	Meio do dossel	0,09	-0,38	0,09	0,14	-18,38	0,42	0,20	-17,74
Seca	Sub-bosque	0,23	0,28	0,23	0,08	-7,82	0,07	0,22	-8,93
Final-Seca	Dossel	<b>0,001</b>	0,44	0,001	0,20	-2,25	0,66	0,20	-0,35
Final-Seca	Meio do dossel	0,10	0,37	0,10	0,13	-16,97	0,39	0,15	-15,28
Final-Seca	Sub-bosque	0,40	-0,20	0,40	0,04	-0,83	0,26	0,13	-0,89

Em todas as estações do ano, exceto no final da chuva, o  $\Psi_{pd}$  foi relacionado à  $g_{smax}$ , enquanto  $\Psi_{md}$  foi relacionado à  $g_{smin}$ . Árvores de dossel apresentaram relação linear positiva entre  $\Psi_{pd}$  e  $g_{smax}$  na seca ( $p < 0,0001$ ;  $r = 0,70$ ) e no final da seca ( $p < 0,018$ ;  $r = 0,46$ ) e relação não linear na chuva ( $p < 0,04$ ;  $r^2 = 0,19$ ). Para o meio do dossel relação linear negativa ocorreu na chuva ( $p < 0,03$ ;  $r = -0,65$ ) e positiva no final da seca ( $p = 0,003$ ;  $r = 0,82$ ). Para o sub-bosque foi observado uma relação linear negativa ocorreu apenas no final da seca ( $p < 0,019$ ;  $r = -0,71$ ) (Figura 15a, Tabela 3).

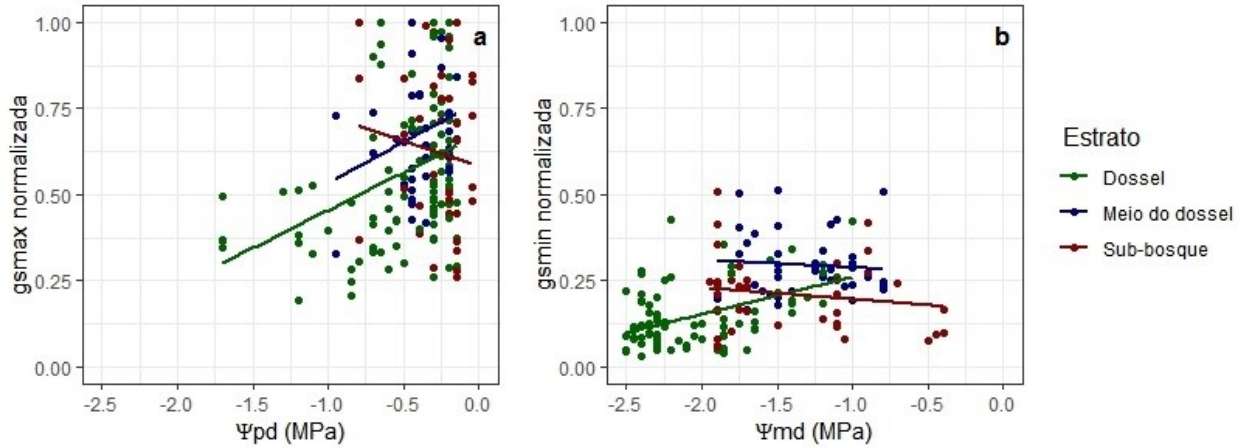
**Tabela 3** - Relação linear e não linear entre  $g_{s, \max}$  normalizada e  $\Psi_{pd}$  em diferentes estações do ano em árvores de diferentes estratos. p: valor do teste t/ r: coeficiente de correlação de Pearson/  $r^2$ : coeficiente de determinação/ AIC: Akaike information criterion (critério de informação Akaike)

Estação	Estrato	Modelo							
		Pearson		Regressão Linear			Regressão não linear (Polinomial)		
		p	r	p	$r^2$	AIC	p	$r^2$	AIC
Chuva	Dossel	0.06	0.38	0.06	0.14	-20.40	<b>0.04</b>	0.19	-19.83
Chuva	Meio do dossel	<b>0.03</b>	<b>0.65</b>	0.03	0.42	-7.33	0.10	0.43	-5.38
Chuva	Sub-bosque	0.93	0.03	0.93	0.0009	2.74	0.95	0.004	4.71
Final-Chuva	Dossel	0.09	0.34	0.09	0.11	3.62	0.10	0.11	5.60
Final-Chuva	Meio do dossel	0.56	0.20	0.56	0.04	-5.07	0.24	0.20	-4.92
Final-Chuva	Sub-bosque	0.66	0.15	0.66	0.02	-4.41	0.55	0.05	-2.73
Seca	Dossel	<b>8.76E-05</b>	<b>0.70</b>	8.76E-05	0.49	-21.47	0.0001	0.49	-19.48
Seca	Meio do dossel	0.46	0.25	0.46	0.06	-1.56	0.38	0.41	-4.22
Seca	Sub-bosque	0.75	0.11	0.75	0.013	7.98	0.30	0.24	7.36
Final-Seca	Dossel	<b>0.018</b>	<b>0.46</b>	0.018	0.21	-26.51	0.69	0.56	-39.03
Final-Seca	Meio do dossel	<b>0.003</b>	<b>0.82</b>	0.003	0.67	-18.82	0.02	0.68	-17.06
Final-Seca	Sub-bosque	<b>0.019</b>	<b>0.71</b>	0.019	0.51	-7.93	0.03	0.51	-5.93

Fonte: Autores (2019)

Considerando a relação  $\Psi_{md}$  e  $g_{s, \min}$ , o dossel apresentou relação linear positiva na chuva ( $p < 0,03$ ;  $r = 0,43$ ) e na seca ( $p < 0,0001$ ;  $r = 0,83$ ) e relação não linear no final da seca ( $p < 0,0001$ ;  $r^2 = 0,86$ ). Enquanto para o meio do dossel e para o sub-bosque a relação linear entre  $\Psi_{md}$  e a  $g_{s, \min}$  foi negativa e ocorreu apenas no final da seca para o meio do dossel ( $p < 0,01$ ;  $r = -0,71$ ) e na chuva para o sub-bosque ( $p < 0,01$ ;  $r = -0,71$ ) (Figura 15b, Tabela 4).

**Figura 15** Relação linear e não linear entre  $g_s$  normalizada e  $\Psi_f$  em diferentes estações do ano em árvores de diferentes estratos: dossel  $n=5$ , meio do dossel  $n=2$  e sub-bosque  $n=2$ . (a)  $g_{smax}$  normalizada em função do  $\Psi_{pd}$ . (b)  $g_{smin}$  normalizada em função do  $\Psi_{md}$ . Círculos representam a  $g_s$  em função do  $\Psi_f$  por folha ( $n=5$ ) de cada árvore nas diferentes estações do ano amostradas (dossel  $n=25$ ; meio do dossel  $n=10$ ; sub-bosque  $n=10$ )



Fonte: Autores (2019)

**Tabela 4** - Relação linear e não linear entre  $g_{smin}$  normalizada e  $\Psi_{md}$  em diferentes estações do ano em árvores de diferentes estratos. p: valor do teste t/ r: coeficiente de correlação de Pearson/  $r^2$ : coeficiente de determinação/ AIC: Akaike information criterion (critério de informação Akaike)

Estação	Estrato	Modelo							
		Pearson		Regressão Linear			Regressão não linear (Polinomial)		
		p	r	p	$r^2$	AIC	p	$r^2$	AIC
Chuva	Dossel	<b>0.03</b>	<b>0.43</b>	0.03	0.18	-59.80	0.05	0.29	-61.42
Chuva	Meio do dossel	0.72	0.12	0.72	0.01	-14.47	0.06	0.41	-17.58
Chuva	Sub-bosque	<b>0.018</b>	<b>-0.71</b>	0.018	0.51	-17.82	0.09	0.64	-18.77
Final-Chuva	Dossel	0.79	0.05	0.79	0.003	-43.66	0.20	0.07	-43.62
Final-Chuva	Meio do dossel	0.21	-0.43	0.21	0.18	-36.62	0.27	0.33	-36.66
Final-Chuva	Sub-bosque	0.17	-0.46	0.17	0.21	-23.86	0.99	0.21	-21.86
Seca	Dossel	<b>1.72E-07</b>	<b>0.83</b>	1.72E-07	0.70	-82.77	0.0004	0.80	-91.21
Seca	Meio do dossel	0.21	0.42	0.21	0.18	-11.65	0.59	0.21	-10.00
Seca	Sub-bosque	0.26	-0.38	0.26	0.14	-10.93	0.60	0.19	-9.44
Final-Seca	Dossel	3.77E-07	0.82	3.77E-07	0.68	-66.70	<b>1.50E-06</b>	0.86	-85.98
Final-Seca	Meio do dossel	<b>0.019</b>	<b>-0.71</b>	0.019	0.51	-21.78	0.15	0.66	-23.66
Final-Seca	Sub-bosque	0.71	-0.13	0.71	0.01	-13.26	0.80	0.02	-11.34

Fonte: Autores (2019)



### 2.1.3.2 Estratégia de uso da água: comportamento iso/anisohídrico

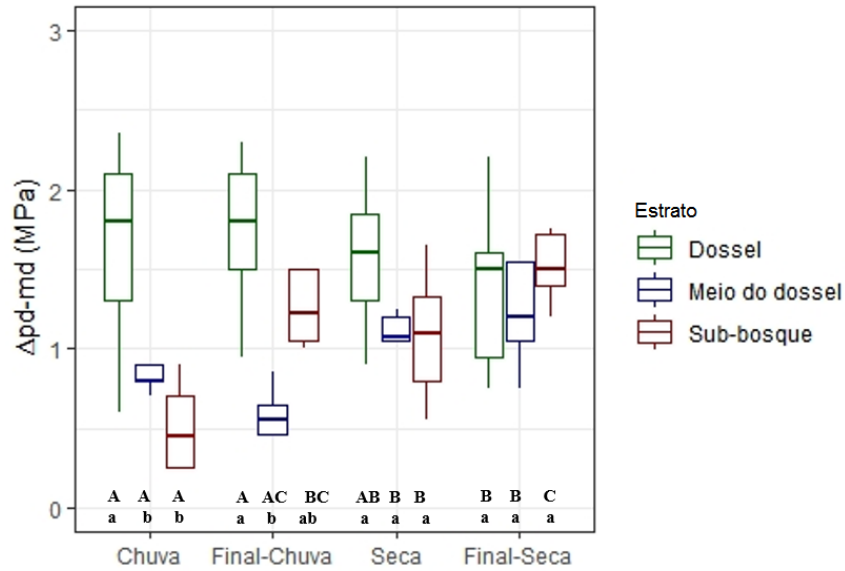
#### 2.1.3.2.1 Amplitude sazonal do potencial hídrico foliar

As diferenças encontradas na variação do  $\Delta\Psi$  ocorreram em função do estrato ( $F=5,42$ ;  $p<0,005$ ), da estação ( $F=11,02$ ;  $p<0,0001$ ) e da interação do estrato com as estações do ano ( $F=16,81$ ;  $p<0,0001$ ). Na Figura 16 podem ser observados os padrões sazonais do  $\Delta\Psi$  de todos os estratos e os relatórios dos testes estatísticos no Apêndice C.

Em relação ao estrato, o teste *post hoc* (Tukey-kramer) revelou que a diferença no  $\Delta\Psi$  ocorreu entre dossel (1,6 MPa) e meio do dossel (0,9 MPa) ( $p<0,008$ ). Considerando o efeito da estação, a média do  $\Delta\Psi$  é menor na chuva (1,2 MPa) em relação aos demais períodos do ano (1,4 MPa). A interação entre o estrato e a estação do ano, mostrou que o  $\Delta\Psi$  das árvores de dossel foi relativamente constante ao longo do ano em relação aos demais grupos, com valores máximos registrados na chuva (1,7 MPa;  $p<0,003$ ) e final da chuva (1,8 MPa;  $p<0,0005$ ), e valor mínimo encontrado no final da seca (1,4 MPa). Por outro lado, árvores do meio dossel e do sub-bosque apresentaram maior variação do  $\Delta\Psi$  entre as estações amostradas. Ao contrário do dossel, os demais grupos apresentaram na chuva valores mínimos de  $\Delta\Psi$ , enquanto no final da seca, valores maiores. O  $\Delta\Psi$  do meio do dossel na chuva foi de 0,8 MPa e final da chuva 0,6 MPa, diferindo significativamente do  $\Delta\Psi$  mais alto registrado no final da seca que foi de 1,23 MPa. Árvores de sub-bosque apresentaram na chuva  $\Delta\Psi$  de 0,5 MPa, diferindo significativamente das demais estações do ano, onde  $\Delta\Psi$  mais alto ocorreu no final da seca,  $\Delta\Psi$  1,53 MPa.

Em relação às variações do  $\Delta\Psi$  entre os estratos em cada estação, foi observado que na chuva o dossel difere do meio do dossel ( $p=0,02$ ) e do sub-bosque ( $p<0,001$ ), apresentando nessa estação  $\Delta\Psi$  de 1,7 MPa, o que é aproximadamente 53% maior que o meio do dossel (0,8 MPa) e 29% maior que sub-bosque (0,5 MPa). No final da chuva, árvores de dossel diferem apenas do meio do dossel (1,8 e 0,6, respectivamente;  $p=0,003$ ).

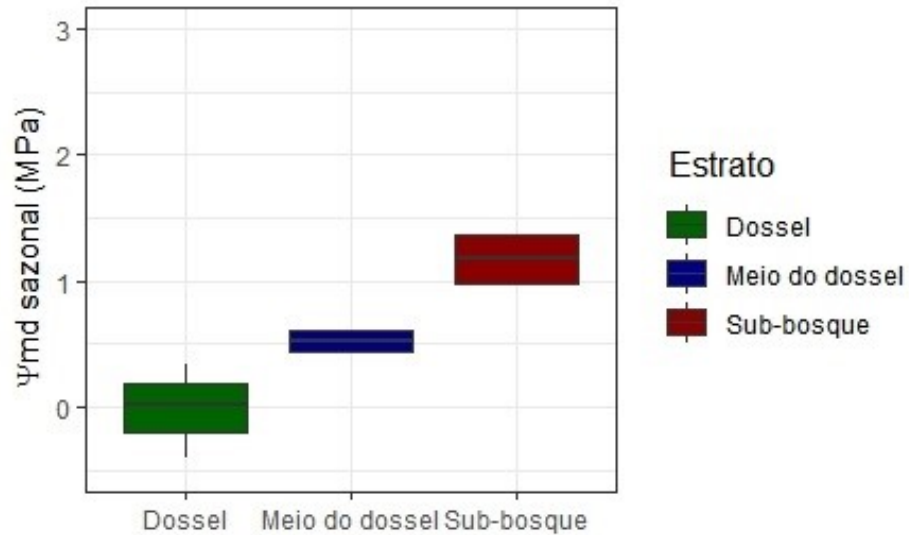
**Figura 16** -  $\Psi_f$  sazonal em árvores de diferentes estratos: dossel n=5, meio do dossel n=2 e Sub-bosque n=2. Boxplots representam a distribuição das observações do  $\Delta\Psi$  ( $\Psi_{pd}-\Psi_{md}$ ) por estrato para cada estação amostrada (dossel n=25, meio do dossel n=10 e sub-bosque n=10). Linha horizontal em negrito indica a mediana, a parte inferior e superior indicam o primeiro e o terceiro quartil, respectivamente. Linhas verticais estendem-se até os valores máximos e mínimos. Letras maiúsculas diferentes representam diferença significativa de cada estrato entre as estações. Letras minúsculas representam diferenças significativa entre os estratos em cada estação



Fonte: Autores (2019)

Resultados acerca da validação das estratégias hidráulicas e avaliação de um contínuo nas estratégias iso/anisohídrica pelo delta sazonal do  $\Psi_{md}$  dos diferentes estratos, corroborou a hipótese proposta neste estudo. Em média, o dossel apresentou  $\Psi_{mdsazonal}$  de 0 MPa, meio do dossel 0,5 MPa e sub-bosque 1,5 MPa (Figura 17).

**Figura 17** -  $\Psi_{\text{md sazonal}}$  em árvores de diferentes estratos: dossel n=5, meio do dossel n=2 e sub-bosque n=2. Boxplots representam a distribuição do  $\Psi_{\text{md sazonal}}$  por estrato. Linha horizontal em negrito indica a mediana, a parte inferior e superior indicam o primeiro e o terceiro quartil, respectivamente. Linhas verticais estendem-se até os valores máximos e mínimos.



Fonte: Autores (2019)

#### 2.1.3.2.2 Relação $g_s$ com DPV

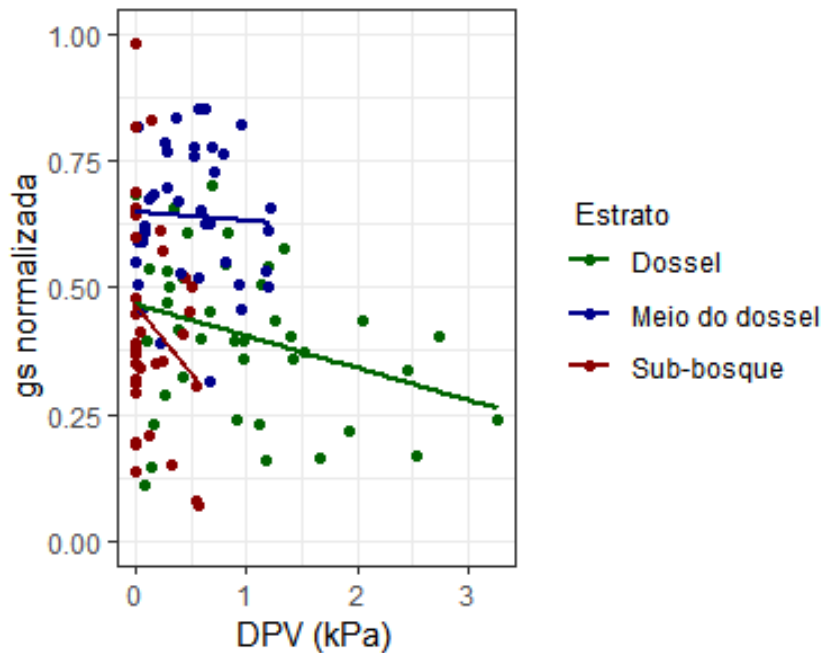
Resultados da análise de correlação de Pearson para validação das estratégias iso/anisohídrica pela relação entre as respostas estomáticas e o DPV em diferentes estratos, mostraram que há uma relação negativa entre o DPV e a  $g_s$  diária apenas das plantas de dossel ( $p=0,04$ ;  $r= - 0,31$ ) (Tabela 5, Figura 18).

**Tabela 5** – Relação entre  $g_s$  normalizada e DPV em árvores de diferentes estratos. p: valor do teste t/ r: coeficiente de correlação de Pearson/  $r^2$ : coeficiente de determinação/ AIC: Akaike information criterion (critério de informação Akaike)

Estrato	Modelo							
	Pearson		Regressão Linear			Regressão não linear (Polinomial)		
	p	r	p	$r^2$	AIC	p	$r^2$	AIC
Dossel	<b>0.04</b>	-0.31	0.04	0.10	-34.25	0.77	0.10	-32.44
Meio do dossel	0.78	-0.04	0.78	0.002	-37.64	0.12	0.08	-38.80
Sub-bosque	0.13	-0.24	0.13	0.06	-7.53	0.42	0.10	-7.15

Fonte: Autores (2019)

**Figura 18** - Relação entre  $g_s$  normalizada e DPV em árvores de diferentes estratos: dossel n=5, meio do dossel n=2, sub-bosque n=2. Círculos representam a média de  $g_s$  diária em função do DPV por árvore para cada hora entre 6-19 h (n=14) em diferentes estações do ano (Chuva: dossel n=14, meio do dossel n=13 e sub-bosque n= 13. Final-chuva: n=0. Seca: dossel n=13, meio do dossel n=13, sub-bosque n= 12. Final-Seca: dossel n=13, meio do dossel n=11, sub-bosque n= 12)



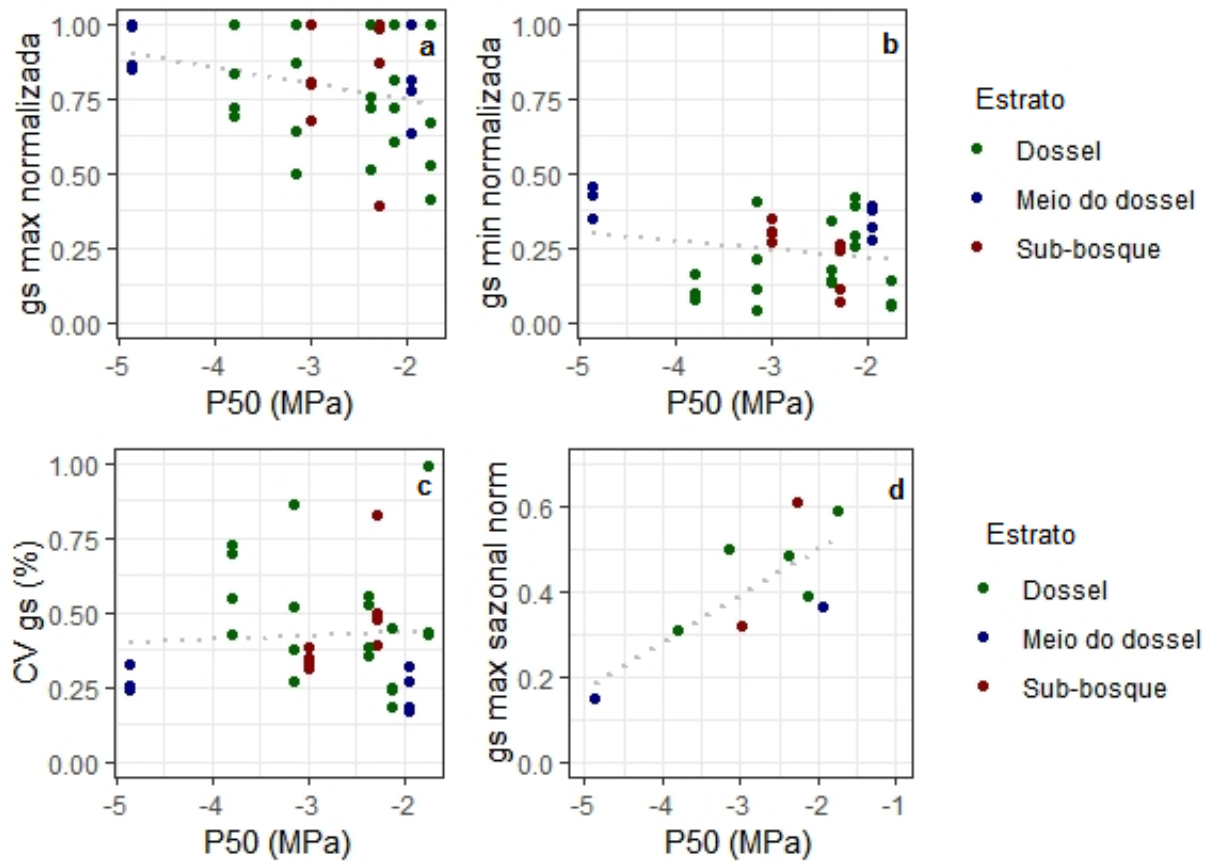
Fonte: Autores (2019)

### 2.1.3.3 Estratégias de uso da água e a relação com atributos funcionais

#### 2.1. 3.3.1 Relação da $g_s$ com P50 e $\Psi_{PPT}$

Os resultados da relação entre estratégias de uso da água com base em parâmetros da  $g_s$  mostraram que o P50 teve uma relação positiva forte com a  $g_{smax}$  sazonal ( $p < 0,0001$ ;  $r=0,75$ ), (Figura 19d), mas não com respostas diárias de  $g_{smax}$  ( $p=0,09$ ) (Figura 19a),  $g_{smin}$  ( $p=0,2$ ) (Figura 19b) e  $CVg_s$  ( $p=0,4$ ) (Figura 19c, Tabela 6).

**Figura 19** - Correlação de Pearson entre  $g_s$  e P50 em árvores de diferentes estratos: dossel n=5, meio do dossel n=2, sub-bosque n=2. Círculos representam a média de cinco folhas de  $g_s$  por árvores de cada estrato para cada estação em função do P50. a)  $g_{s,max}$  normalizada~P50 (n=36); b)  $g_{s,min}$  normalizada~P50 (n=36); c) Coeficiente de variação da  $g_s$ ~P50 (n=36);  $g_{s,max,sazonal}$  normalizada~P50 (n=9)



Fonte: Autores (2019)

**Tabela 6** - Correlação de Pearson entre  $g_s$  e P50 em árvores de diferentes estratos

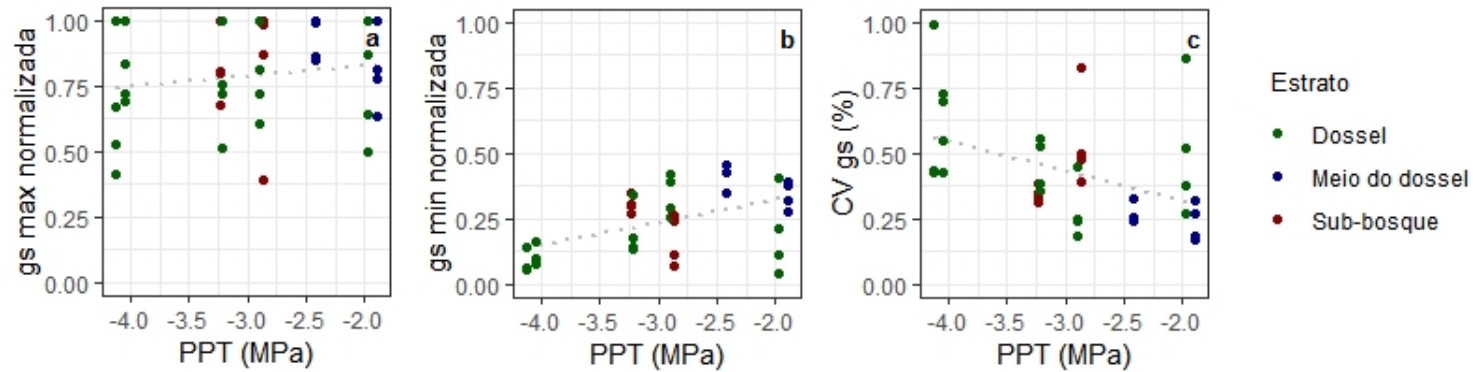
Correlação Linear de Pearson		
Métrica	p	r
$g_{s,max}$ normalizada~P50	0,09	-0,28
$g_{s,min}$ normalizada~P50	0,2	-0,21
CV $g_s$ ~P50	0,4	0,13
$g_{s,max}$ normalizada sazonal~P50	<b>0,0001</b>	0,75

Fonte: Autores (2019)

Por outro lado, o  $\Psi_{PPT}$  foi positivamente relacionado à  $g_{smin}$  ( $p < 0,001$ ;  $r = 0,52$ ) e negativamente relacionado ao  $CVg_s$  diários ( $p = 0,002$ ;  $r = -0,48$ ) (Figura 20, Tabela 7).

**Figura 20** - Correlação de Pearson entre  $g_s$  e PPT em árvores de diferentes estratos: dossel  $n=5$ , meio do dossel  $n=2$ , sub-bosque  $n=2$ .

Círculos representam a média de cinco folhas de  $g_s$  por árvores de cada estrato para cada estação em função do PPT. a)  $g_{smax}$  normalizada~PPT ( $n=36$ ); b)  $g_{smin}$  normalizada~P50 ( $n=36$ ); c) Coeficiente de variação da  $g_s$ ~PPT ( $n=36$ )



Fonte: Autores (2019)

**Tabela 7** - Correlação de Pearson entre  $g_s$  e  $\Psi_{PPT}$  em árvores de diferentes estratos

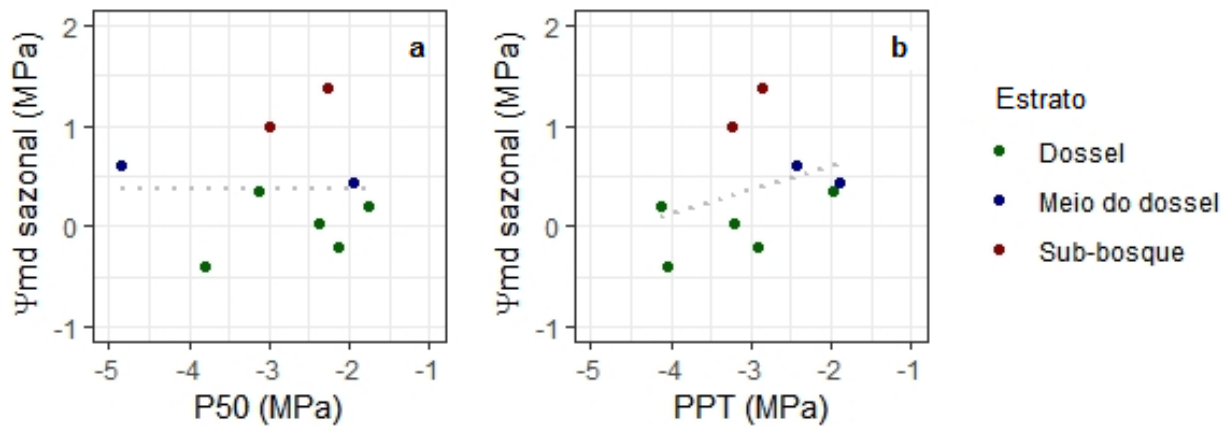
Correlação Linear de Pearson		
Métrica	p	r
$g_{s,max}$ normalizada~ $\Psi_{PPT}$	0,34	0,16
$g_{s,min}$ normalizada~ $\Psi_{PPT}$	0,001	0,52
$CVg_s$ ~ $\Psi_{PPT}$	0,002	-0,48

Fonte: Autores (2019)

### 2.1. 3.3.2 Relação do $\Psi_{md}$ sazonal com P50 e $\Psi_{PPT}$

Os resultados da relação entre estratégias de uso da água com base no  $\Psi_{md}$  sazonal mostraram que a variação sazonal do  $\Psi_{md}$  sazonal não está correlacionado ao P50 ( $p=0,9$ ), mas sim com  $\Psi_{PPT}$  ( $p<0,0001$ ;  $r= 0,33$ ) (Figura 21, Tabela 8).

**Figura 21** - Correlação de Pearson entre  $\Psi_{md}$  sazonal e atributos do xilema e da folha de árvores de diferentes estratos: dossel  $n=5$ , meio do dossel  $n= 2$ , sub-bosque  $n=2$ . Círculos representam  $\Psi_{md}$  sazonal em função do a) P50 e b) PPT



Fonte: Autores (2019)

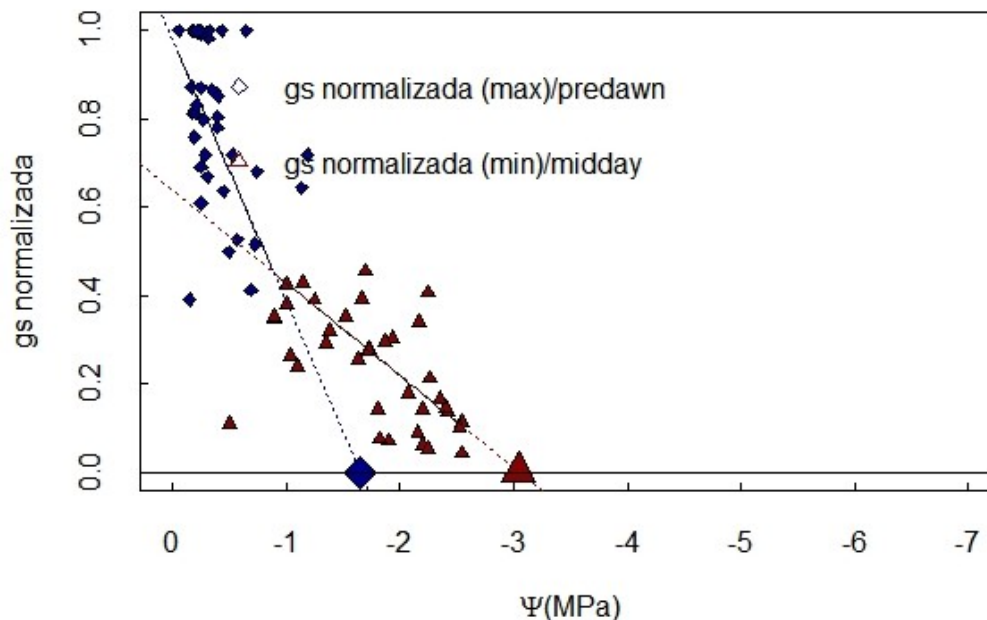
**Tabela 8** - Correlação de Pearson entre  $\Psi_{md}$  sazonal e P50 e  $\Psi_{PPT}$  em árvores de diferentes estratos

Correlação Linear de Pearson		
Métrica	p	r
$g_{s,max}$ normalizada $\sim \Psi_{PPT}$	0,34	0,16
$g_{s,min}$ normalizada $\sim \Psi_{PPT}$	0,001	0,52
$CV_{gS} \sim \Psi_{PPT}$	0,002	-0,48

#### 2.1.3.4 Potencial hídrico foliar como preditor da $g_s$ para comunidade

A partir dos resultados da análise dos dados de  $g_{s\max\text{norm}} \sim \Psi_{pd}$  e  $g_{s\min\text{norm}} \sim \Psi_{md}$  pareados em um único teste (Figura 22), para ajustar um modelo linear segmentado e proposto como uma possibilidade de prever o ponto de quebra na relação dos dois parâmetros, que ocorreu quando o potencial hídrico foi de  $-0.89(0.25)$  MPa. Essa divisão segregou exatamente os dados da condutância máxima e mínima, e o potencial hídrico da madrugada e o potencial hídrico mínimo. No modelo linear do primeiro segmento o  $\Psi_{pd}$  explica 19% da variação da  $g_{s\max}$  ao longo das estações ( $r^2=0,19$ ;  $p<0,01$ ). No modelo linear do segundo segmento, o  $\Psi_{md}$  explica 44% da variação da  $g_{s\min}$ . Juntos, no modelo linear segmentado, o  $\Psi_{pd}$  e  $\Psi_{md}$  explicam 75% da condutância  $g_{s\max}$  e  $g_{s\min}$  ( $r^2=0,75$ ;  $\text{RMSD}=0,15$ ;  $p<0,001$ ). Nesse sentido, o modelo usado para prever os limites de resistência estomática máxima e mínima para a comunidade, mostraram que o  $\Psi_{pd}$  limite em que a resistência estomática pode ser mínima é em  $-1.65$  MPa; e o  $\Psi_{md}$  limite em que a resistência pode ser máxima é em  $-3.04$  MPa (Figura 22, Tabela 9).

**Figura 22** - Modelo linear segmentado entre  $g_s$  normalizada e  $\Psi_f$  em diferentes estações do ano em árvores de diferentes estratos: dossel  $n=5$ , meio do dossel  $n=2$  e sub-bosque  $n=2$ . Losangos azuis representam a relação entre  $g_{s\max}$  normalizada em função do  $\Psi_{pd}$  ( $n=36$ ). Triângulos vermelhos representam a relação entre  $g_{s\min}$  normalizada em função do  $\Psi_{md}$  ( $n=36$ )



Fonte: Autores (2019)



**Tabela 9** – Resultados da estatística do Modelo Segmentado. Pq: ponto de quebra / sd: desvio padrão / b: intercepto / a: slope /  $r^2$ : coeficiente de determinação/p: valor do teste t / gl: graus de liberdade/ RSE: *residual standard error* (erro padrão do resíduo)/ RMSD: *root mean squared deviation* (raiz do desvio quadrático médio)

	Regressão linear segmentada									Modelo Segmentado			
	Pq (sd) $\Psi$ MPa	$g_{smaxnorm} \sim \Psi_{pd}$				$g_{sminnorm} \sim \Psi_{md}$				RSE	gl	RMSD	$r^2$
		b	a	$r^2$	p	b	a	$r^2$	p				
$g_{snorm} \sim \Psi$	-0,89 (0,25)	0,97	0,59	0,19	<0,01	0,63	0,21	0,44	<0,01	0,16	68	0,15	0,75

Fonte: Autores (2019)

#### 2.1.4 Discussão

Neste trabalho foram usados padrões diários de alta resolução temporal das respostas estomáticas associadas ao  $\Psi_f$  em estações do ano com diferentes regimes de precipitação na Amazônia sazonal, para identificar estratégias de uso da água em árvores que ocupam diferentes posições na estrutura vertical da floresta e a relação dessas estratégias com atributos funcionais de tolerância à seca do xilema e da folha. Os resultados encontrados suportam a hipótese de que as estratégias constituem um contínuo de iso/anisohídrria ao longo do perfil vertical da floresta, com árvores de dossel isohídricas, meio do dossel intermediárias e de sub-bosque anisohídricas. Essas estratégias estão relacionadas a atributos de tolerância à seca. O  $\Psi_f$  e DPV explicam as variações da  $g_s$  diário e sazonal enquanto P50 e  $\Psi_{PPT}$  também afetam a manutenção das trocas gasosas e do  $\Psi_f$ . Adicionalmente, com base na relação entre  $g_{smax}$  e  $\Psi_{pd}$  e entre  $g_{smin}$  e  $\Psi_{md}$ , um modelo teórico foi proposto para árvores tropicais do oeste da Amazônia sazonal, para prever o  $\Psi_{min}$  crítico em que pode ocorrer maior resistência estomática e a amplitude de  $\Psi_{max}$  que possibilita a manutenção da  $g_{smax}$  da comunidade.

##### 2.1.4.1 Padrões de potencial hídrico foliar e condutância estomática diária sazonal revelam características de estratégias de uso da água divergentes em árvores na Amazônia sazonal

Os padrões diários observados apontam para estratégias de uso da água divergentes entre os grupos. A variação dos padrões diários de  $\Psi_f$  e  $g_s$  de todos os estratos em função da hora do dia e da estação do ano é consistente com outros trabalhos que demonstram a importância de fatores

ambientais diários como luminosidade, déficit de pressão de vapor e condições hídrica do solo para as respostas das trocas gasosas foliares das árvores (AASAMAA; SÖBER, 2011; DOMINGUES; MARTINELLI; EHLERINGER, 2014; NOVICK et al., 2016). Por exemplo, nesse estudo as árvores de dossel apresentaram a variação diária do  $\Psi_f$  e  $g_s$  constante em todas as estações (Figuras 10 e 11). A rápida e acentuada redução do  $\Psi_f$  logo nas primeiras horas do dia reflete as respostas das plantas às demandas das trocas gasosas entre a planta e atmosfera (Figura 18). Apesar desse padrão ter sido um pouco mais acentuado quando as condições ambientais de CWD e DPV foram maiores, como na estação seca, onde a redução do  $\Psi_f$  ocorreu mais cedo e a recuperação da hidratação foi tardia, o padrão diário sazonal observado evidencia claro comportamento isohídrico, onde a manutenção do  $\Psi_f$  diário em torno na média de -2,5 MPa em ano de seca sazonal e aumento para -1,9 MPa em ano de seca extrema. Esse padrão indica o quanto árvores de dossel operam dentro de um limite que mantém o  $\Psi_{md}$  pouco negativos e relativamente constante, mesmo quando há mudanças nas condições ambientais de déficit de pressão de vapor ou redução de umidade do solo (TARDIEU; SIMONNEAU, 1998).

Por outro lado, os padrões diários de  $\Psi_f$  e  $g_s$  das árvores do meio do dossel e sub-bosque não foram constantes entre as estações sazonais avaliadas, com árvores de sub-bosque apresentando flutuações diárias e entre as estações do ano sazonal mais acentuadas que árvores do meio do dossel (Figuras 10 e 11). A manutenção do  $\Psi_f$  em ano de seca extrema para esses grupos também foi mais acentuada e alcançou valores bem mais negativos que ano normal (Figura 10). Os resultados sugerem que árvores do meio do dossel comportam-se como intermediárias no espectro iso/anisohídrico quando comparadas aos demais grupos, enquanto árvores do sub-bosque demonstram claro comportamento anisohídrico, pois em condição de seca extrema o  $\Psi_{md}$  alcançou valores três vezes mais negativos (TARDIEU; SIMONNEAU, 1998).

Plantas operam em limites de potenciais hídricos distintos, pois a manutenção do *status* hídrico depende de diversos fatores externos e de características específicas do indivíduo, o que pode refletir diretamente na dinâmica das trocas gasosas (MARTÍNEZ-VILALTA; GARCIA-FORNER, 2017). Por exemplo, plantas do meio do dossel mantiveram a  $g_s$  ao longo do dia relativamente constante em todas as estações, diferente das plantas do sub-bosque que têm grandes oscilações diárias (Figura 11). As respostas de plantas ocupando o sub-bosque é esperada considerando a luminosidade limitada no ambiente em que ocorrem (STARK et al., 2015). Nesse sentido, a janela de oportunidade para maximizar a fotossíntese junto com uma alta eficiência no tempo de reposta estomática é fundamental quando há alguma abertura no dossel e meio dossel

que permita a entrada de radiação solar – *sunflek* (CHAZDON; PEARCY, 1991). Na Floresta Sazonal do Tapajós esse fato está associado à maior capacidade hidráulica de suportar potenciais hídricos mais negativos (Figura 10).

Por outro lado, plantas do meio dossel, embora não recebam incidência luminosa constante como no dossel, têm mais chances de interceptar a luz em relação ao sub-bosque, associado a isso a resistência a potenciais hídricos mais negativos favoreceu a manutenção constante da  $g_s$  ao longo do dia (Figura 11). Plantas do dossel além de interceptarem a maior parte da radiação solar disponível, acessam a água nas camadas mais profundas do solo através de longas raízes mesmo durante a estação seca (BRUM et al., 2019). Contudo, devido as grandes imposições ambientais como alta temperatura do ar (Figura 9a) e alto DPV (Figura 9c), associado a uma menor tolerância à cavitação do xilema, essas plantas apresentaram maior regulação do potencial hídrico sazonal (Figura 10 e 17). Esses fatores podem justificar a alta  $g_s$  apenas nas primeiras horas da manhã. O que foi consistente com os resultados reportados por Gimenez et al. (2019) para árvores do dossel em duas florestas na Amazônia, os quais associaram a redução da  $g_s$  no período da tarde como mecanismo de recuperação do potencial hídrico foliar. De modo geral, as respostas diárias de  $\Psi_f$  e  $g_s$  dos grupos parecem estar alinhadas a hipótese de segregação de nicho de uso da água e da luz postuladas para a Floresta do Tapajós (IVANOV et al., 2012; STARK et al., 2015; BRUM et al., 2019), o que permite árvores que ocupam diferentes posições na estrutura vertical da floresta particionarem a aquisição e o uso de recursos em função das características funcionais de cada grupo.

#### 2.1.4.2 Padrão sazonal de $\Psi_{pd}$ , $\Psi_{md}$ , $g_{smax}$ e $g_{smin}$

Diversos trabalhos têm usado o  $\Psi_{pd}$  como métrica acerca das condições hídricas do solo e disponibilidade de água para a planta, pois consideram que ausência da transpiração à noite causa equilíbrio entre o potencial hídrico do solo e da planta, assim, quando o solo tende a reduzir a quantidade de água disponível o  $\Psi_{pd}$  também tende à redução (TARDIEU; SIMONNEAU, 1998). No entanto, o  $\Psi_{pd}$  é afetado pela extensão das raízes (MARTÍNEZ-VILALTA; GARCIA-FORNER, 2017), portanto, o decréscimo do  $\Psi_{pd}$  pode não ocorrer em períodos de alto CDW, como um indicativo de acesso das raízes às camadas permanentemente úmidas do solo (STAHL et al.,

2013). Os resultados deste estudo mostraram que a variação sazonal do  $\Psi_{pd}$  de todos os grupos é decrescente entre as estações de chuva e de seca, onde há respectivo aumento do CDW, indicando que ao longo das estações amostradas todos os grupos tiveram limitação hídrica. Maior redução do  $\Psi_{pd}$  na seca para plantas do meio do dossel e sub-bosque indica que esses grupos sentem o déficit hídrico do solo primeiro, enquanto plantas de dossel sentem mais tardiamente, no final da seca, o que corrobora a hipótese de que plantas ocupando estratos inferiores tem raízes mais superficiais, enquanto plantas de dossel tem raízes profundas (NEPSTAD et al., 1994; BRUM et al., 2019) o que pode garantir a manutenção das trocas gasosas mesmo durante a seca (NEPSTAD et al., 1994; STAHL et al., 2013; DOMINGUES; MARTINELLI; EHLERINGER, 2014; WU et al., 2016), demonstrando a menor sensibilidade de árvores do dossel à variabilidade do regime de precipitação (GIARDINA et al., 2018).

A observação do  $\Psi_{md}$  em diferentes estações do ano evidencia um claro padrão de respostas divergentes entre o dossel e os demais grupos. A manutenção do  $\Psi_{md}$  de plantas do dossel foi relativamente constante ao longo do ano, enquanto meio do dossel e sub-bosque apresentaram redução progressiva à medida em que houve aumento do CWD e redução da precipitação, com sub-bosque demonstrando redução mais acentuada, o que evidencia um contínuo de uso da água iso/anisohídrica ao longo da estrutura vertical da floresta. Esses resultados são consistentes com outros trabalhos que apontam a habilidade de plantas do sub-bosque operarem em uma variedade de potenciais hídricos, podendo inclusive alcançarem valores considerados muito baixos (PIVOVAROFF; COOK; SANTIAGO, 2018b).

A avaliação da  $g_{smax}$  ao longo das estações mostrou que maior troca gasosa para todos os grupos ocorreu durante a chuva e o final da chuva e somente no final da seca houve redução da  $g_{smax}$  (Figura 13a). Esse resultado pode indicar que na seca a fotossíntese e a transpiração não são limitadas pela  $g_s$ , apoiando alguns estudos que mostram que durante a seca a produtividade da fotossíntese pode inclusive aumentar para essa região da Amazônia (RESTREPO-COUBE et al., 2013) e a transpiração é maximizada, podendo ocorrer reciclagem de 100% da precipitação (MEIR et al., 2018). Por outro lado, a redução da  $g_{smin}$  também foi dependente da estação do ano e similar à redução da  $g_{smax}$ , ocorreu no final da seca. Contudo, essa redução foi apenas para o dossel, indicando maior sensibilidade estomática desse grupo em relação aos demais, quando o aumento do CWD e VPD são mais acentuados (Figura 8b e 8e), o que é esperado considerando estratégia de uso da água isohídrica, onde os estômatos são mais sensíveis às variações ambientais, de maneira que ocorrem fortes restrições estomáticas às perdas hídricas (TARDIEU; SIMONNEAU,

1998). Pode-se dizer então que esse grupo evita a seca primeiramente acessando a água em razão de raízes profundas e secundariamente reduzindo as trocas gasosas pelos estômatos.

#### 2.1.4.3 Potencial hídrico foliar explica as variações da condutância estomática

Apesar da  $g_s$  estar relacionada a diversos fatores bióticos e abióticos (AASAMAA; SÖBER, 2011), diversos estudos têm demonstrado que o  $\Psi_f$  tem forte efeitos nas respostas estomáticas (BRODRIBB et al., 2003; BRODRIBB; HOLBROOK, 2004; KLEIN, 2014). De modo geral, a relação entre  $\Psi_f$  e  $g_s$  é positiva e o efeito do  $\Psi_f$  sobre os estômatos varia entre as espécies, podendo ocorrer fechamento estomático em potenciais hídricos entre -1,65 MPa a -2,95 MPa, mostrando que a relação entre esses dois parâmetros é determinante em condição de desidratação e a ocorrência é limitada numa amplitude de 1 MPa (BRODRIBB; HOLBROOK, 2003b). Nesse sentido, a correlação positiva encontrada entre  $\Psi_f$  e  $g_s$  avaliadas ao longo do dia restrita a alguns estratos e estações do ano é consistente. As respostas do curso diário da  $g_s$  ao  $\Psi_f$  das plantas de dossel e sub-bosque embora tenham sido contínuas, a relação não linear para o sub-bosque na chuva e linear no final da chuva e final da seca para o dossel sinaliza que o tempo de resposta dos estômatos às condições de hidratação da folha entre os dois grupos diferem. Enquanto a  $g_s$  do dossel responde proporcionalmente às condições do status hídrico, o sub-bosque tem respostas relativamente mais abruptas e sinais de alteração do status hídrico podem causar respostas estomáticas mais intensas, o que não é necessariamente mais rápido.

Observou-se em todos os grupos uma relação linear entre o estado de hidratação máxima e mínima com a resistência estomática máxima e mínima. A relação linear positiva das plantas de dossel e meio do dossel em períodos do ano onde há alto DPV, temperaturas do ar mais elevadas e maior radiação solar indica que o momento do dia em que há máxima hidratação determinando resistência estomática mínima é desencadeada por fatores microclimáticos. Na chuva a relação negativa entre  $\Psi_{pd}$  e  $g_{smax}$  ocorreu apenas para meio do dossel e no final da seca para o sub-bosque (quando há recuperação do  $\Psi_{pd}$  e menor DPV e temperaturas do ar para esse estrato), corroborando a hipótese anterior, ou seja, em condição hídrica favorável sem determinantes ambientais importantes como alta demanda evaporativa da atmosfera pode limitar a magnitude das trocas gasosas (NOVICK et al., 2016). Por outro lado, a máxima resistência estomática foi fortemente

associada à condição de hidratação mínima. Nesse caso, dossel apresentou relação positiva enquanto para os demais grupos essa relação foi negativa, demonstrando a maior sensibilidade estomática ao déficit hídrico das plantas do dossel em relação ao meio do dossel e sub-bosque, corroborando os resultados encontrados em relação a habilidade desses grupos em alcançarem potenciais hídricos mais negativos. Esses resultados têm importantes implicações em relação à dinâmica da vegetação, mostrando que há um particionamento da contribuição dos grupos em relação a serviços ecossistêmicos do fluxo de água entre a vegetação e atmosfera, que é dependente da sazonalidade das condições ambientais (BRUM et al., 2018).

#### 2.1.4.4 Contínuo de estratégias de uso da água na estrutura vertical da floresta Amazônica sazonal

A extensão da variação diária entre  $\Psi_{pd}$  e  $\Psi_{md}$ , o  $\Psi_{mdsazonal}$  e a relação entre  $g_s$  e DPV foram testados para avaliar a existência de um contínuo ao longo da dicotomia iso/anisohídrica em árvores que ocupam diferentes posições na estrutura vertical da floresta sazonal na Amazônia. Em todos os parâmetros avaliados essa hipótese foi bem suportada. Os valores da amplitude de variação diária para definir entre uma estratégia e outra é arbitrária e depende da faixa de ocorrência das amplitudes encontrados para que a comparação entre as espécies permita classificação das estratégias (KLEIN, 2014).

A avaliação da amplitude diária em apenas uma estação do ano, seja ela de condição hídrica favorável ou não, pode levar a interpretações dúbias em relação à classificação iso/anisohídrica, uma vez que maior amplitude de variação ocorreu para plantas de dossel e menor para o sub-bosque. No entanto, a avaliação da amplitude diária sazonal permitiu uma classificação mais consistente com o conceito de iso/anisohídrica, uma vez que o padrão diário para plantas de dossel, embora tenha sido maior que os demais grupos, foi relativamente constante ao longo das estações do ano, enquanto padrão contrário ocorreu para os demais grupos. Isso sugere maior oscilação do potencial hídrico diário desses grupos, o que está alinhado com o *framework* que postula a habilidade de plantas anisohídricas apresentarem flutuações diárias e sazonais do  $\Psi_f$ . A maior amplitude encontrada em plantas de dossel pode ser justificada pelo fato de plantas de diferentes estratos operarem em potenciais hídricos diferentes como um resultado do gradiente de pressão necessário e particular de cada grupo, devido a características específicas, como por exemplo

altura, para que ocorra o transporte da água por longa distâncias (OLIVEIRA et al., 2014). Portanto, a manutenção de potenciais hídricos altos esperados para plantas isohídricas deve ser avaliado considerando o gradiente de pressão necessário para ocorrer o fluxo hídrico no sistema solo-planta-atmosfera, a fim de evitar interpretações equivocadas e permitir a comparação de grupos, ou mesmo o significado fisiológico e importância ecológica de tal classificação, sobre tudo em termos de vulnerabilidade à mortalidade e ciclagem de nutrientes (HOCHBERG et al., 2018).

Por outro lado, a avaliação do  $\Psi_{\text{mdsazonal}}$  permitiu uma classificação mais consistente e clara acerca das estratégias e existência de um contínuo entre os grupos.  $\Psi_{\text{mdsazonal}}$  de 1 MPa indica plantas anisohídrica, enquanto  $\Psi_{\text{mdsazonal}}$  próximo a zero representa comportamento isohídrico (MARTÍNEZ-VILALTA; GARCIA-FORNER, 2016), nesse sentido, pode-se dizer que plantas de dossel têm comportamento extremo isohídrico a isohídrico, uma vez que há  $\Psi_{\text{mdsazonal}}$  abaixo de zero. Plantas do meio do dossel, com  $\Psi_{\text{mdsazonal}}$  em torno de 0,5 MPa estão na zona intermediária entre iso/anisohídrico, enquanto plantas do sub-bosque com  $\Psi_{\text{mdsazonal}}$  acima de 1 MPa representam comportamento anisohídrico extremo (MARTÍNEZ-VILALTA; GARCIA-FORNER, 2016). Esses resultados são consistentes com trabalhos que apontam uma diversidade de estratégias de uso da água refletindo em um contínuo, ao invés de uma dicotomia no *framework* iso/anisohídrico para regiões tropicais (SKELTON; WEST; DAWSON, 2015). Portanto, contrariando a hipótese de que para a Amazônia as plantas são predominantemente isohídricas (LI et al., 2017) e reiterando a importância de estudos em escalas regionais para melhor prever as características da vegetação e particularidades e não negligenciar os diferentes estratos das plantas (ROSADO; DIAS; DE MATTOS, 2013).

Adicionalmente, foi possível validar o comportamento isohídrico de plantas de dossel considerando a sensibilidade estomática ao DPV. Plantas isohídricas tendem responder ao aumento do DPV do ar reduzindo a  $g_s$  (TARDIEU; SIMONNEAU, 1998), nesse caso, cerca de 33% das reduções da  $g_s$  de plantas de dossel foram relacionada ao aumento do DPV. Esses resultados são corroborados os resultados encontrados por Domingues; Martinelli; Ehleringer (2014), os quais constataram para a mesma área de floresta sazonal na Amazônia a ocorrência da sensibilidade dos estômatos às variações de DPV para árvores de dossel, mas não para o sub-bosque.

#### 2.1.4.5 Coordenação de estratégias de uso da água com atributos funcionais de tolerância à seca do xilema e da folha

O potencial hídrico em que as plantas perdem 50% da condutividade tem sido apontado como importante atributo na coordenação da manutenção de trocas gasosas e do  $\Psi_f$  para prevenir os riscos de embolismo nos vasos do xilema (MARTIN-STPAUL; DELZON; COCHARD, 2017). Os resultados deste estudo mostraram uma correlação positiva entre  $g_s$  e P50, onde plantas que apresentaram menor  $g_{s\text{maxsazonal}}$  apresentaram P50 mais negativo (Figura 19d), sugerindo que a maior regulação das trocas gasosas pelos estômatos na hora do dia mais favorável (Figura 13a) é importante para prevenir a cavitação dos vasos do xilema (KLEIN, 2014; MARTIN-STPAUL; DELZON; COCHARD, 2017). A confirmação dessa hipótese é consistente com diversos outros trabalhos mostrando a relação entre estratégias de uso da água e vulnerabilidade do xilema ao embolismo, onde plantas com estratégia de uso da água anisohídrica podem de fato apresentar maior resistência à cavitação (SKELTON; WEST; DAWSON, 2015; FU; MEINZER, 2018).

Além das características do xilema, a coordenação das trocas gasosas em resposta a fatores do ambiente, sobretudo de limitação hídrica, é associada a atributos foliares de tolerância à seca. O  $\Psi_{\text{PPT}}$  têm sido reportado como característica de tolerância à seca essencial para permitir a transpiração durante a estação seca em árvores da Amazônia (MARÉCHAUX et al., 2018) e um parâmetro importante na determinação do grau de estratégia iso/anisohídrica (FU; MEINZER, 2018). Isso porque plantas com  $\Psi_{\text{PPT}}$  mais negativo tendem manter a turgidez celular que favorece diversos processos metabólicos, como as trocas gasosas, em potenciais hídricos baixos (SACK et al., 2003).

Aqui foi encontrada uma forte relação das estratégias de uso da água quanto às trocas gasosas e tolerância à potenciais hídricos foliar mais negativos com o  $\Psi_{\text{PPT}}$ . Plantas capazes de reduzir a  $g_{s\text{min}}$  apresentaram  $\Psi_{\text{PPT}}$  mais negativo, sugerindo que a manutenção das trocas gasosas pelos estômatos é suportada devido a capacidade de tolerância a seca das folhas (BARTLETT et al., 2014). Um alto coeficiente de variação da  $g_s$  indica maior variabilidade diária de respostas estomáticas, o que é esperado para plantas de comportamento isohídrico, considerando que a  $g_s$  dessas plantas apresentariam maiores flutuações diárias, pois são mais sensíveis às mudanças no ambiente, enquanto plantas anisohídricas apresentariam  $g_s$  relativamente constante como resultado de maior resistência ao decréscimo do  $\Psi_f$ . Nesse sentido, a relação negativa entre  $CVg_s$  e  $\Psi_{\text{PPT}}$  é corroborado outros estudos onde o transporte hídrico durante a seca foi mantido devido a



tolerância a seca das folhas (MARÉCHAUX et al., 2018). No entanto, para essa relação, aqui plantas de dossel consideradas isohídricas, apresentaram ampla amplitude de  $\Psi_{PPT}$ , entre -2,0 a -4,0 MPa (Figura 20a-c), indicando que alta tolerância à dissecação foliar não é uma característica exclusiva de plantas anisohídricas. Esse resultado contraria a hipótese de que plantas isohídricas apresentam altos valores de  $\Psi_{PPT}$  (FU; MEINZER, 2018). A possibilidade de plantas isohídricas neste estudo apresentarem variação no grau de tolerância à seca de atributos foliares é corroborada pela relação positiva entre  $\Psi_{minsazonal}$  e  $\Psi_{PPT}$ , onde a habilidade de manutenção de  $\Psi_{minsazonal}$  está acoplada a tolerância à seca das folhas na manutenção da turgescência em baixos potenciais hídricos, no entanto, esse padrão é consistente para o meio do dossel intermediária iso/anisohídrica e sub-bosque extremo anisohídrica, mas não para o dossel isohídrica (Figura 21b).

#### 2.1.4.6 Limite de potencial hídrico permitindo a máxima e mínima resistência estomática da comunidade

Embora os resultados da classificação iso/anisohídrica suportem a hipótese de trabalho de que há um contínuo de estratégias de uso da água na estrutura vertical da floresta sazonal Amazônica, com plantas operando em potenciais hídricos diferentes, o modelo teórico proposto a partir da relação pareada entre  $g_{smaxnorm} \sim \Psi_{pd}$  e  $g_{sminnorm} \sim \Psi_{md}$  possibilitou um exercício de identificar a amplitude de potencial hídrico que impõem limites de resistência estomática máxima e mínima para a comunidade (Figura 22, Tabela 9). Nesse sentido, a relação entre  $g_{smaxnorm} \sim \Psi_{pd}$  indica o efeito das condições hídricas do solo sobre as trocas gasosas pelos estômatos, enquanto a relação  $g_{sminnorm} \sim \Psi_{md}$  sugere que a redução das trocas gasosas pelos estômatos é determinada pela interação do déficit hídrico atmosférico, dado pelo DPV, com as mudanças na disponibilidade de água no solo determinam maior resistência estomática. O particionamento dos efeitos da condição hídrica do solo e da interação umidade do solo e DPV, sobre o fluxo hídrico diário em diferentes estações do ano é importante para compreender processos ecossistêmicos e realizar projeções acuradas sobre as respostas da vegetação às condições climáticas (NOVICK et al., 2016). Além disso, esses resultados têm importantes implicações para implementação mais realística da representação da  $g_s$  em modelos de dinâmica de vegetação para compreender os limites de resposta da comunidade ao

déficit hídrico e seus efeitos sobre o ciclo hidrológico (KALA et al., 2016) e o balanço de carbono na vegetação (ANDEREGG et al., 2018).

### 2.1.5 Conclusão

Árvores presentes na Floresta Nacional do Tapajós apresentam estratégias hidráulicas distintas, com espécies que ocupam o estrato superior do dossel apresentando comportamento típico de plantas isohídricas onde há forte controle estomático, maior sensibilidade dos estômatos às variações de DPV e menor variação sazonal do potencial hídrico foliar mínimo. Enquanto árvores do sub-bosque apresentam padrão divergente às árvores do dossel, característico de plantas anisohídricas, com menor controle estomático e alta variação do potencial hídrico mínimo sazonal. Considerando o espectro iso/anisohídrico, árvores do meio do dossel possuem comportamento intermediário entre os estratos dossel e sub-bosque. A habilidade de maior estomático e menor variação do potencial hídrico mínimo sazonal das plantas de dossel, estão associadas à capacidade de manutenção da turgescência foliar em potencial hídricos foliares mais altos ou mais baixos e na menor resistência dos vasos do xilema ao embolismo. Ao contrário, do que ocorre em plantas do dossel, a habilidade de plantas de sub-bosque em manter a condutância estomática alta e alta variação do potencial hídrico mínimo sazonal, estão associadas à capacidade de manutenção da turgescência foliar em potencial hídricos foliares mais baixos e na maior resistência dos vasos do xilema ao embolismo. Nesse sentido, foi corroborada a hipótese postulada nesse estudo de que há um contínuo de estratégias de uso água, que varia em função da estrutura vertical da floresta e que estão associadas à característica de tolerância à seca do xilema e da folha.

## **2.2 Dinâmica diária e sazonal de carboidrato não estrutural em folhas de árvores da floresta Amazônica**

### **2.2.1 Introdução**

Florestas tropicais são de particular interesse em estudos relacionados à dinâmica do carbono, em razão da importância no fluxo global de CO<sub>2</sub> entre a vegetação e a atmosfera (LIU et al., 2017). A floresta Amazônica exerce papel fundamental na regulação do clima regional e global, em razão da intensa evapotranspiração (NOBRE; MARENGO; ARTAXO, 2009) e da dinâmica do fluxo de carbono, sobretudo, entre a vegetação e atmosfera (ARAGÃO et al., 2014). Ao longo de décadas, a atenção de diversos estudos têm sido voltada para o entendimento do metabolismo da floresta em resposta à variação do regime sazonal, sobretudo, de disponibilidade hídrica e luminosidade (NEPSTAD et al., 1994; SALESKA et al., 2009; BRANDO et al., 2010; STARK et al., 2015). Porém, ainda há muitas incertezas acerca da influência da variação sazonal e principalmente dos efeitos de mudanças climáticas sobre o seu funcionamento ecológico (BONAL et al., 2016). Por exemplo, a gama de possíveis respostas fisiológicas das árvores amazônicas que conferem maior ou menor resistência à seca e qual o efeito dessas diferentes estratégias na dinâmica de C dentro das plantas permanece obscura, o que limita a habilidade de prever cenários mais realistas sobre o impacto de eventos de seca (KALA et al., 2016; LIN et al., 2015). Elucidar questões dessa natureza são importantes, uma vez que cenários futuros indicam a ocorrência de eventos de secas mais intensas e frequentes na região (COX et al., 2004; DUFFY et al., 2015).

Com relação à produtividade primária da floresta Amazônica, em particular na Floresta Nacional do Tapajós, têm ocorrido nos últimos anos um longo e controverso debate sobre o aumento ou não da produtividade da floresta durante a estação seca (DOMINGUES; MARTINELLI; EHLERINGER, 2014; MORTON et al., 2014; RESTREPO-COUBE et al., 2013; SALESKA et al., 2016; WU et al., 2016), bem como inconsistências entre modelos de vegetação terrestre e observações de torres de fluxo de gases (BAKER et al., 2008; RESTREPO-COUBE et al., 2013). Recentemente, observações *in situ* demonstraram que o aumento da produtividade na estação seca observada na Floresta Nacional do Tapajós é determinado primeiramente por fatores biológicos como eficiência fotossintética e padrão fenológico (WU et al., 2016). Apesar dos importantes avanços sobre essa questão, o conhecimento atual ainda é insuficiente para avaliação e quantificação realista da contribuição da vegetação arbórea em diferentes escalas temporais e

espaciais na produtividade primária da floresta. Dessa forma, investigar processos relacionados à variação sazonal das atividades fonte-dreno, permitem melhor compreensão do ecossistema e da contribuição da floresta quanto ao balanço e de como a vegetação poderá responder às mudanças climáticas (WÜRTH et al., 2004). Por esta razão, entender “como plantas estocam e alocam carbono para o crescimento e sobrevivência tem sido interesse central de fisiologistas e ecólogos, pois a diversidade de estratégias para usar e alocar carbono são conectadas às teorias ecológicas e evolutivas de custo-benefício e particionamento de nicho” (DIETZE et al., 2014, pp. 668).

Na Amazônia, o particionamento de nicho entre árvores que ocupam diferentes posições na estrutura vertical da floresta (estratos) tem sido observado em relação ao uso da luz (STARK et al., 2015), aquisição e uso da água (NEPSTAD et al., 1994; IVANOV et al., 2012; GIARDINA et al., 2018; BRUM et al., 2019) e padrões fenológicos (SMITH et al., 2019). Esses estudos demonstraram que a habilidade das plantas em competir pela água e pela luz afeta fortemente a distribuição das espécies na comunidade. Nesse sentido, sabe-se que as estratégias hidráulicas de árvores que ocupam diferentes estratos do perfil vertical da floresta divergem (Capítulo 1, BRUM et al., 2019), mas como e o quanto essas diferenças afetam o balanço de carbono e ciclo hidrológico do ecossistema é ainda pouco claro.

O decréscimo na absorção de carbono implica em redução do crescimento (SALA; WOODRUFF; MEINZER, 2012). Em alguns casos, dependendo da intensidade e duração da seca, pode ocorrer morte por falta de carbono, pois a redução do suprimento para fotossíntese e consequente restrição da mobilização de carboidratos não estruturais dentro da planta, poderá ser menor que a demanda para processos metabólicos essenciais como respiração, crescimento e mecanismos de defesa (MCDOWELL, 2011).

Discussões sobre a dinâmica de carboidratos não estruturais (CNE – compostos orgânicos de carbono produzidos pela fotossíntese e armazenados na forma não estrutural na biomassa da planta (MARTÍNEZ-VILALTA et al., 2016), enfatizam as múltiplas funções desses compostos no metabolismo central da planta - crescimento, sobrevivência e reprodução (SALA; WOODRUFF; MEINZER, 2012). A variação sazonal da concentração dos CNE reflete o balanço entre suprimento (fotossíntese) e demanda (crescimento e respiração) (MARTÍNEZ-VILALTA et al., 2016). Em síntese, a concentração de amido é apontada como substância de reserva para uso futuro, e açúcares solúveis de baixo peso molecular (frutose, glicose e sacarose) tem função imediata (por exemplo, regulação osmótica) (MARTÍNEZ-VILALTA et al., 2016). De modo geral, alta concentração encontrada em plantas sob condição hídrica favorável, tem sido associada à

formação de reserva como medida de precaução para uso em períodos desfavoráveis (SALA; WOODRUFF; MEINZER, 2012). Por outro lado, em condição de seca, média ou curta, também pode ocorrer aumento na concentração de CNE em órgãos vegetativos da planta, seguido de redução do crescimento vegetal e/ou redução da fotossíntese (WÜRTH et al., 2004; MCDOWELL, 2011). Esse aumento é atribuído à regulação osmótica (KOZLOWSKI; PALLARDY, 2002; CHAVES; MAROCO; PEREIRA, 2003), à integridade do sistema de transporte hidráulico (SALA; WOODRUFF; MEINZER, 2012) e ao forte controle estomático associado a redução de crescimento para uso em outros processos vitais (MCDOWELL, 2011; KÖRNER, 2015). Em razão das múltiplas funções de carboidrato não estrutural em processos vitais da planta, a avaliação diária e sazonal tem importantes implicações no entendimento da dinâmica do carbono e dos mecanismos de resistência e produtividade.

Apesar do avanço sobre o conhecimento das funções e importância dos CNE, principalmente açúcares solúveis e amido, ainda há muitas incertezas sobre a dinâmica da concentração desses compostos em diversas escalas temporais e espaciais, assim como em diferentes condições ambientais (HARTMANN; TRUMBORE, 2016). Nesse sentido, o principal objetivo desse capítulo foi entender como é a dinâmica de carboidratos não estruturais (CNE) na escala diária e sazonal das folhas de árvores que ocupam diferentes estratos na estrutura vertical da Floresta Nacional do Tapajós. Foram testadas as seguintes hipóteses. Foi testada a hipótese de que a concentração de CNE diária e sazonal é dinâmica e dependente da posição da estrutura vertical das árvores.

## 2.2.2 Material e Métodos

### 2.2.2.1 Área de trabalho

Este estudo foi realizado na Floresta Nacional do Tapajós (54°58'W, 2°510'S), nas proximidades do km 67 da BR-163, rodovia Santarém-Cuiabá, no sítio de pesquisa do projeto Experimento de Grande Escala da Biosfera-Atmosfera na Amazônia (LBA).

Detalhes a respeito da área de estudo podem ser encontrados na seção 2.1 item “2.1.2.1 Área de trabalho”, páginas 33-34

### 2.2.2.2 Seleção, estrutura vertical da copa e acesso às espécies

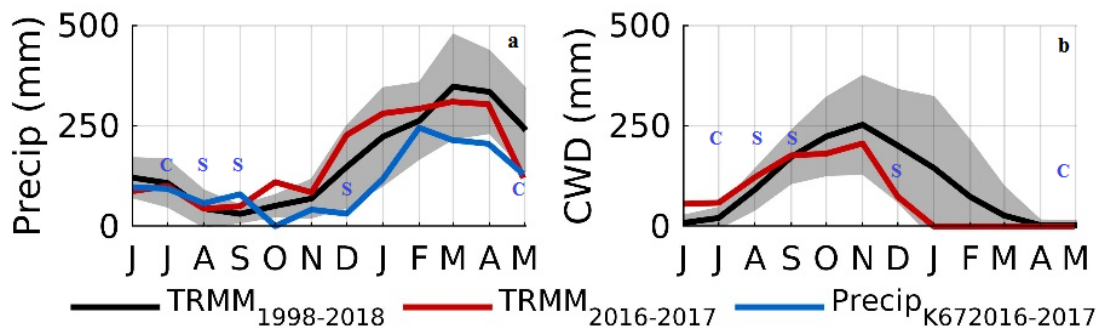
A partir de inventário realizado em parcelas permanentes que totalizam 20 ha no sítio de pesquisa do projeto LBA - Km 67 da Floresta Nacional do Tapajós (Figura 1), foram selecionadas nove árvores que representam espécies abundantes na área (PYLE et al., 2008), cuja estrutura vertical da copa ocupa diferentes estratos da floresta.

Detalhes a respeito dos critérios de seleção, da definição da estrutura vertical da copa e do acesso às espécies podem ser encontrados na seção 2.1 item “2.1.2.2 Seleção, estrutura vertical da copa e acesso às espécies”, páginas 34-39.

### 2.2.2.3 Período de coleta

Para avaliar os padrões diários e sazonais de CNE em diferentes condições hidrológicas ao longo do ano, foram selecionados meses com precipitação maior (maio e julho) e menor que 100 mm (agosto, setembro e dezembro) como representativos das estações chuvosa e seca, de acordo com série histórica estimada por Restrepo-Coupe (20019- dados não publicados) Figura 23. Nesse sentido, a estação chuvosa correspondeu aos meses de julho de 2016 e maio de 2017, e a estação seca correspondeu aos meses de agosto, setembro e dezembro de 2016.

**Figura 23** - Condições microclimáticas mensais para o km 67, FLONA-Tapajós. Precipitação média mensal (a) estimada por satélite TRMM (linhas preta e vermelha) e por sensores de precipitação (linha azul) do projeto LBA. Linha preta correspondem a série histórica entre 1998 a 2018, linhas azul e vermelha correspondem ao período das coletas dos dados entre 2016 a 2017, respectivamente. CWD (b) calculado a partir das estimativas de precipitação e evapotranspiração de satélite. Faixa cinza representa desvio padrão. Siglas representam períodos de coletas em cada estação: C: Chuva, S: Seca



Fonte: Restrepo-Coupe (2019)

#### 2.2.2.4 Quantificação de carboidrato não estrutural

Para quantificação dos CNEs foi selecionado um indivíduo de cada espécie e de cada um foram coletadas cinco folhas da posição superior da copa, maduras e sem sinais de herbivoria e/ou epífilas. Considerou-se maduras as folhas localizadas entre o terceiro e quarto nó, a partir do ápice do ramo, com coloração, expansão e consistência característicos de pleno desenvolvimento). As coletas foram realizadas em dois dias de cada estação representativa de diferentes condições pluviométricas ao longo do ano: estação chuvosa e estação seca (Figura 23) e ocorreram a cada 1h entre 6h e 19h (n=14). Considerando dados faltosos, o número de folhas para quantificação de CNE na estação chuvosa foi 428 (dossel n=237; meio do dossel n=96 e sub-bosque n=95) e na estação seca foi 414 (dossel n=233; meio do dossel n=100 e sub-bosque n=81), totalizando 842 folhas/ano.

A quantificação de CNE foi feita pelo método enzimático (SEVANTO et al., 2014). Foram considerados carboidratos não estruturais açúcares solúveis de baixo peso molecular (glicose, frutose, sacarose) e amido (PALLARDY, 2008). Cada folha coletada foi imediatamente inserida em forno micro-ondas em potência máxima por um minuto e para interromper atividades enzimáticas. Posteriormente, as amostras foram secas em estufa de circulação forçada à 80°C por 24 a 48 horas, até obter peso seco constante. Cada amostra foi triturada até obtenção de pó fino. Cerca de 12 mg de material vegetal foi adicionado em 1,6 mL de água destilada por 60 min em banho-maria a 100 °C. Para decompor CNE total em glicose, uma pequena porção do extrato foi incubada com *amiloglucosidase* de *Aspergillus niger* (Sigma-Aldrich,) durante a noite. Para quantificar açúcares de baixo peso molecular, o restante do extrato foi centrifugado e a conversão de frutose e sacarose em glicose foi feita utilizando as enzimas *invertase*, *glucose hexokinase* (GHK) e *phosphorus glucose* (Sigma-Aldrich). A concentração de glicose foi então determinada utilizando-se espectrofotômetro de microplacas de 96 poços (BioTek, Epoch). A concentração de amido foi calculada a partir da diferença entre CNE total menos os açúcares de baixo peso molecular. Os valores de CNE total, açúcares solúveis e amido foram expressos em mg g<sup>-1</sup> de matéria seca.

#### 2.2.2.5 Variáveis microclimáticas

Os padrões das variáveis microclimáticas precipitação, déficit hídrico acumulado (Cumulative Water Deficit – CWD), radiação, temperatura do ar, déficit de pressão de vapor (DPV) e umidade relativa do ar (UR) foram disponibilizadas pelo LBA e podem ser encontrados na seção 2.1 item “2.1.2.4 Variáveis microclimáticas” páginas 40-42.

#### 2.2.2.6 Análise de dados

Para testar se os padrões dos CNEs entre os estratos (dossel, meio do dossel e sub-bosque) na escala diária e sazonal e se a variação da concentração dos CNEs de cada grupo difere ao longo do dia em diferentes estações do ano, foi usado Modelo Linear Misto, pois trata os dados de medidas repetidas ou longitudinais considerando efeitos fixos - variáveis independentes (tratamento e tempo) e efeitos aleatórios (covariação entre as observações do mesmo sujeito em diferentes momentos) (LITTELL; HENRY; AMMERMAN, 1996a; BLACKWELL; MENDES DE LEON; MILLER, 2006). Nesse estudo, estrato, hora do dia e estação do ano foram considerados efeitos fixos e a concentração de CNE foliar de cada indivíduo efeitos aleatórios – quando a amostra da população não representa todas as variações da população (GREEN; TUKEY, 1960).

Mais detalhes sobre análise de dados podem ser encontrados na seção 2.1 item “2.1.2.9 Análise de dados”, página 48.

##### 2.2.2.6.1 Padrões sazonais de amido e açúcar solúvel e CNE foliar total

a) Foi aplicado modelo misto para testar as diferenças do açúcar solúvel, amido e CNE total em função do estrato, da estação e da interação estrato x estação. Estrato e estação foram variáveis preditoras de efeito fixo (independentes) do açúcar solúvel, amido e CNE (variáveis dependentes). A estação do ano foi o fator para medida repetida e o indivíduo de cada espécie foi considerado efeito aleatório. Para essa análise, foi usada a observação de cada folha (n=5)/indivíduo por estrato para cada hora entre 6-19 (n=14), em cada estação do ano (n=4).



Considerando dados faltosos, as observações/ano somaram 842 (Chuva: dossel n= 237, meio do dossel=n 96 e sub-bosque n= 95. Seca: dossel n= 233, meio do dossel=n 100 e sub-bosque n= 81) para cada variável dependente.

#### 2.2.2.6.2 Padrões diários de açúcar solúvel, amido e CNE total em diferentes estações

a) Foi aplicado modelo misto para testar as diferenças de açúcar solúvel, amido e CNE total em função da hora do dia, do estrato e da interação hora do dia x estrato para cada estação do ano amostrada. Hora do dia e estrato foram variáveis preditoras de efeito fixo (independentes) do açúcar solúvel, amido e CNE (variáveis dependentes). Hora do dia foi o fator para medida repetida e indivíduo de cada espécie foi considerado efeito aleatório. Foi avaliado se 1) as curvas diárias de açúcar solúvel, de amido e de CNE de cada estrato foram diferentes ao longo do dia nas estações e se 2) as curvas diárias de açúcar solúvel, de amido e de CNE total foi diferente entre os estratos em cada estação. Para essa análise, foi usada a observação de cada folha (n=5)/indivíduo por estrato para cada hora entre 6-19 (n=14), em cada estação do ano (n=4). Considerando dados faltosos, as observações/ano somaram 842 (Chuva: dossel n= 237, meio do dossel=n 96 e sub-bosque n= 95. Seca: dossel n= 233, meio do dossel=n 100 e sub-bosque n= 81) para cada variável dependente.

#### 2.2.2.6.3 Relação entre açúcar solúvel e amido

a) A relação entre açúcar solúvel e amido foi avaliada usando correlação de Pearson. Nessa análise foi usada a média de cinco folhas por árvore de cada estrato, para cada hora entre 6-19 h (n=14) em diferentes estações do ano. Considerando dados faltosos, as observações/ano somaram 210 (Chuva: dossel n=57, meio do dossel n=23 e sub-bosque n= 23. Seca: dossel n=59, meio do dossel n=25, sub-bosque n= 23).

## 2.2.3 Resultados

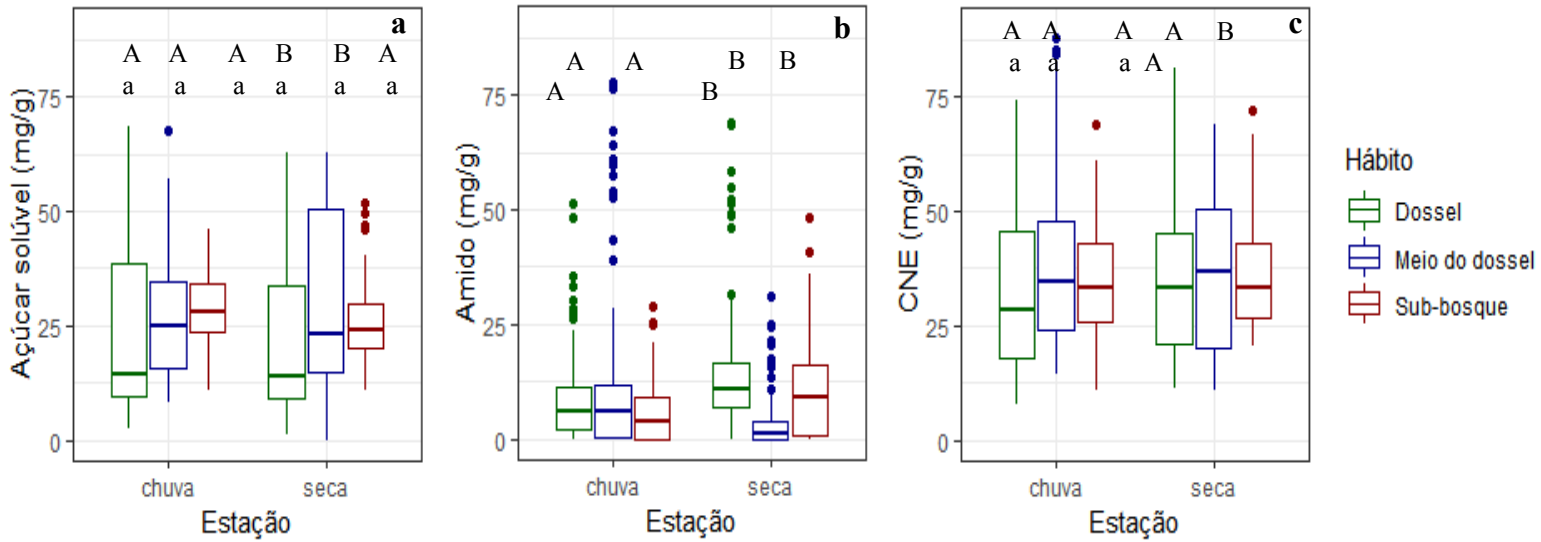
### 2.2.3.1 Padrões sazonais de açúcar solúvel, amido e CNE total

Árvores ocupando diferentes posições na estrutura vertical da floresta apresentaram variação na concentração de açúcares solúveis entre as estações chuvosa e seca ( $F=4,45$ ;  $p<0,035$ ; Apêndice E). No entanto, a variação entre as estações dependeu do estrato ( $F=15,84$ ;  $p<0,0001$ ; Apêndice E). Análise subsequente (teste *post hoc*) mostrou que as diferenças entre as estações chuvosa e seca ocorreram apenas para o dossel e para o meio do dossel (Figura 24a). A média da concentração de açúcares solúveis das árvores de dossel reduziu da estação chuvosa de  $23,78 \text{ mg g}^{-1}$  para  $20,93 \text{ mg g}^{-1}$  na estação seca ( $p<0,0001$ ). Enquanto para árvores do meio do dossel houve aumento de  $27,54 \text{ mg g}^{-1}$  para  $32,95 \text{ mg g}^{-1}$  ( $p<0,005$ ).

Em relação ao amido, as variações da concentração ocorreram em função da interação entre estrato e estação do ano ( $F=75,93$ ,  $p<0,0001$ ; Apêndice E). A aplicação do teste *post hoc* mostrou que a concentração de amido de todos os estratos diferiu entre a estação chuvosa e a seca (dossel  $p<0,0001$ , meio do dossel  $p<0,0001$ , sub-bosque  $p<0,02$ ) (Figura 24b). Contudo, árvores de dossel e sub-bosque apresentaram padrão semelhante, onde os dois grupos tiveram aumento na concentração de amido na estação seca: dossel aumentou de  $8,17 \text{ mg g}^{-1}$  para  $13,42 \text{ mg g}^{-1}$  ( $p<0,0001$ ) e sub-bosque de  $6,36 \text{ mg g}^{-1}$  para  $9,39 \text{ mg g}^{-1}$  ( $p<0,02$ ), enquanto que para árvores do meio do dossel a concentração de amido entre a estação chuvosa e seca reduziu acentuadamente, cerca de quatro vezes, de  $15,47 \text{ mg g}^{-1}$  para  $3,57 \text{ mg g}^{-1}$  ( $p<0,0001$ ).

A variação da concentração dos carboidratos não estruturais (CNE total) ocorreu em função da interação estrato versus estação ( $F=6,61$ ,  $p=0,0014$ ; Apêndice E). O meio do dossel foi o único grupo em que a variação de CNE total entre as estações foi significativa, com redução de  $43,01 \text{ mg g}^{-1}$  para  $36,52 \text{ mg g}^{-1}$  entre a estação chuvosa e a seca ( $p=0,037$ ) (Figura 24c).

**Figura 24** – Concentração de carboidratos não estruturais sazonal em árvores de diferentes estratos: dossel n=5, meio do dossel n=2 e Sub-bosque n=2. Boxplots representam a distribuição das observações de a) açúcar solúvel foliar, b) amido foliar e c) CNE foliar por estrato para cada estação amostrada (estação chuvosa: dossel n=237, meio do dossel n=288 e sub-bosque n=287/ estação seca: dossel n=233, meio do dossel n=285 e sub-bosque n=232), independente da hora do dia da coleta. Linha horizontal em negrito indica a mediana, a parte inferior e superior indica o primeiro e o terceiro quartil, respectivamente. Linhas verticais estendem-se até os valores máximos e mínimos. Círculos representam *outliers*. Letras maiúsculas diferentes representam diferença significativa de cada estrato entre as estações. Letras minúsculas representam diferenças significativas entre os estratos em cada estação



Fonte: Autores (2019)

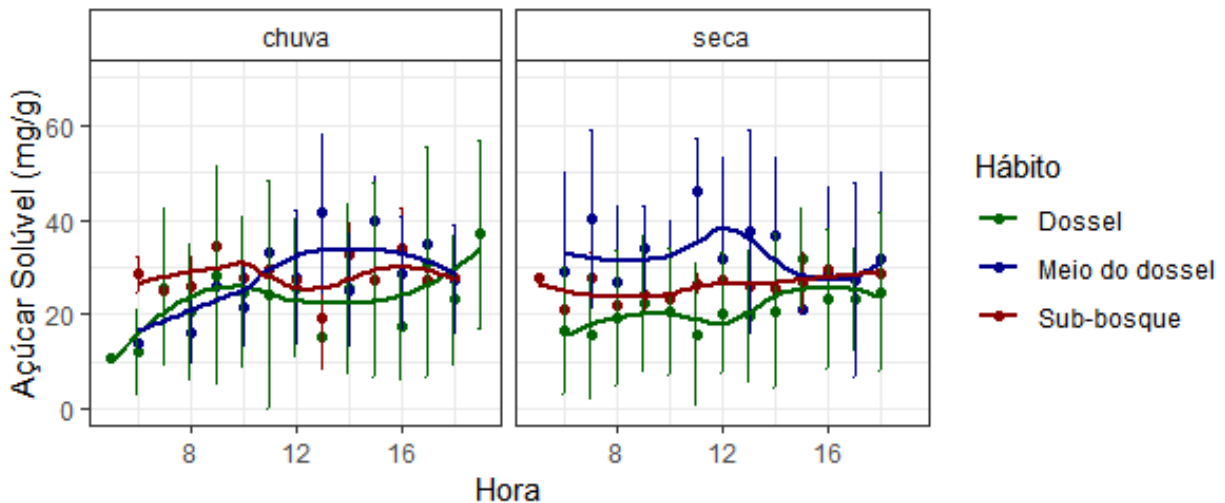
### 2.2.3.2 Padrões diários açúcar solúvel, amido e CNE foliar em diferentes estações

A concentração diária de açúcar solúvel em árvores ocupando diferentes posições na estrutura vertical da floresta variou em função da hora do dia nas estações chuvosa ( $F= 5,50$ ;  $p<0,0001$ ) e seca ( $F= 6,05$ ;  $p<0,0001$ ). Enquanto a interação entre estrato e hora afetou a variação da concentração de açúcares solúveis apenas na estação chuvosa ( $F= 2,17$ ;  $p<0,0013$ ). Os padrões diários da concentração de açúcar solúvel em diferentes estações do ano podem ser visualizados na Figura 25 e os relatórios dos testes estatísticos no Apêndice F.

Análise subsequente (teste *post hoc*) em relação às horas do dia mostra que na estação chuvosa a concentração de açúcar solúvel diferiu entre o período da manhã (6-10h,  $p<0,0008$ ) e o período da tarde (14-17h,  $p<0,007$ ). Houve aumento gradativo que variou de  $19,35 \text{ mg g}^{-1}$  no início da manhã, até  $32,24 \text{ mg g}^{-1}$ , às 17h ( $p<0,0001$ ). Houve ainda diferenças dentro de cada período. Pela manhã ocorreu aumento na concentração de açúcar solúvel entre 8h ( $22,22 \text{ mg g}^{-1}$ ) e 11h ( $29,60 \text{ mg g}^{-1}$ ) ( $p<0,001$ ), enquanto à tarde, entre 16h e 18h ( $p<0,007$ ), ocorreu redução de  $26,90 \text{ mg g}^{-1}$  para  $23,66 \text{ mg g}^{-1}$ . Na estação seca os padrões diários de açúcar solúvel foliar entre manhã e tarde foram similares à estação chuvosa, com aumento da concentração variando de  $23,75 \text{ mg g}^{-1}$  no período da manhã (6-10h) a  $26,56 \text{ mg g}^{-1}$  no período da tarde (15-16h).

Teste *post hoc* da interação entre estrato e hora do dia mostra que na estação chuvosa, a variação do açúcar solúvel foliar em função da hora dependeu do estrato de ocorrência das árvores. Foram observadas diferenças entre o período da manhã e da tarde para o dossel e meio do dossel, e diferenças dentro do período da tarde para o sub-bosque. As respostas dos grupos foram convergentes. Em árvores de dossel houve aumento de  $14,31 \text{ mg g}^{-1}$  as 6h para  $28,53 \text{ mg g}^{-1}$  as 15h ( $p<0,007$ ). Para o meio do dossel o aumento ocorreu entre 7-10h e 16-17h ( $p<0,001$ ), com variação entre  $22,63$  a  $22,36 \text{ mg g}^{-1}$  pela manhã e  $30,82$  a  $35,84 \text{ mg g}^{-1}$  à tarde. Enquanto para o sub-bosque o aumento de  $19,72 \text{ mg g}^{-1}$  para  $33,65 \text{ mg g}^{-1}$  ocorreu entre 13h e 16h ( $p<0,002$ ) (Figura 25).

**Figura 25** – Concentração diária de açúcar solúvel foliar em árvores de diferentes estratos: dossel n=5, meio do dossel n=2 e Sub-bosque n=2. Círculos representam a média de açúcar solúvel foliar por estrato para cada hora do dia entre 6-19 h (n=14) em diferentes estações do ano. Linhas inteiras verticais representam desvio padrão. Linhas inteiras horizontais representam suavização exponencial em ano normal



Fonte: Autores (2019)

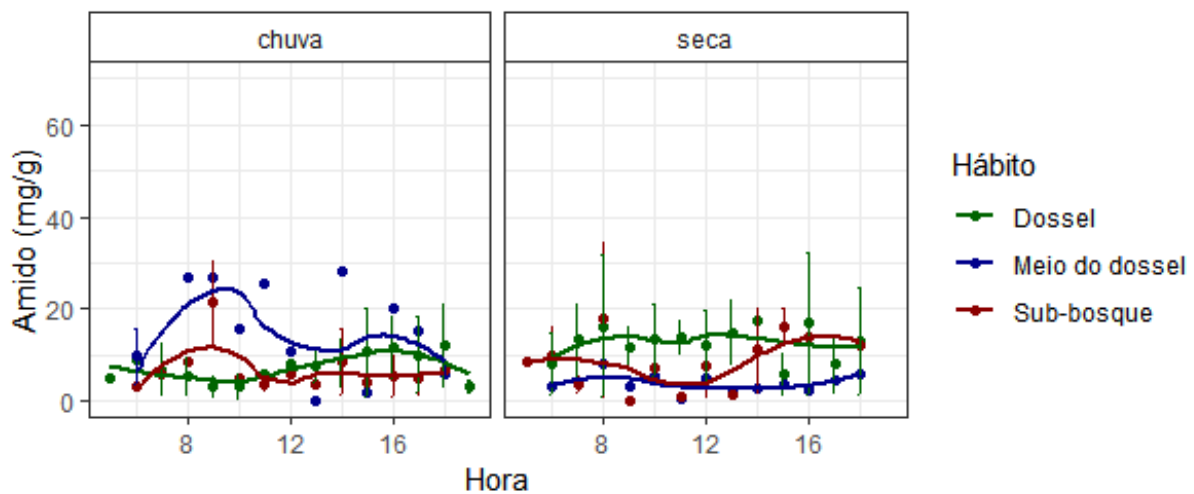
As variações de amido foliar ocorreram em função da hora do dia nas estações chuvosa ( $F=2,52$ ;  $p<0,0001$ ) e seca ( $F=1,93$ ;  $p<0,0025$ ). Além disso, também houve efeito da interação estrato versus hora nas variações de amido foliar nas duas estações amostradas nesse estudo: chuvosa ( $F=2,63$ ;  $p<0,0001$ ) e seca ( $F=2,22$ ;  $p<0,0012$ ). Os padrões diários da concentração de amido em diferentes estações do ano podem ser visualizados na Figura 26 e os relatórios dos testes estatísticos no Apêndice F.

Análise subsequente do teste *post hoc* mostra que na estação chuvosa e na seca houve diferenças somente entre o período da manhã. Enquanto na estação chuvosa houve redução do amido de  $15,95 \text{ mg g}^{-1}$  para  $13,44 \text{ mg g}^{-1}$  entre 9h e 11h ( $p<0,05$ ). Na estação seca foi observado um aumento maior que 100% entre 6h e 8h, de  $6,68 \text{ mg g}^{-1}$  para  $14,77 \text{ mg g}^{-1}$  ( $p<0,01$ ) (Figura 26).

Teste *post hoc* da interação entre estrato e hora mostrou que na estação chuvosa as diferenças na concentração de amido foliar em função da hora ocorreram para o dossel e sub-bosque. Para o dossel as variações do amido ocorreram entre o período da manhã e da tarde entre 9-11h e 14-18h ( $p<0,0025$ ). Foi observado aumento expressivo entre os dois períodos, com variação de  $2,71 \text{ mg g}^{-1}$  a  $5,44 \text{ mg g}^{-1}$  pela manhã e de  $8,59 \text{ mg g}^{-1}$  a  $13,35 \text{ mg g}^{-1}$  no período da tarde. Por outro lado, para o sub-bosque a diferença na concentração de amido foliar ocorreu apenas no período da manhã, entre 6h e 9h ( $p<0,013$ ) e entre 9h-11h ( $p<0,019$ ). A maior concentração de

amido ocorreu às 9h ( $17,04 \text{ mg g}^{-1}$ ), enquanto menores valores ocorreram às 6h ( $2,91 \text{ mg g}^{-1}$ ) e às 11h ( $3,56 \text{ mg g}^{-1}$ ). Na estação seca, as variações do amido ocorreram apenas para o dossel, ocorrendo aumento maior que 100% entre 6h ( $8,14 \text{ mg g}^{-1}$ ) e 16h ( $16,50 \text{ mg g}^{-1}$ ) ( $p < 0,002$ ) (Figura 26).

**Figura 26** - Concentração diária de amido foliar em árvores de diferentes estratos: dossel  $n=5$ , meio do dossel  $n=2$  e Sub-bosque  $n=2$ . Círculos representam a média de amido foliar por estrato para cada hora do dia entre 6-19 h ( $n=14$ ) em diferentes estações do ano. Linhas inteiras verticais representam desvio padrão. Linhas inteiras horizontais representam suavização exponencial em ano normal



Fonte: Autores (2019)

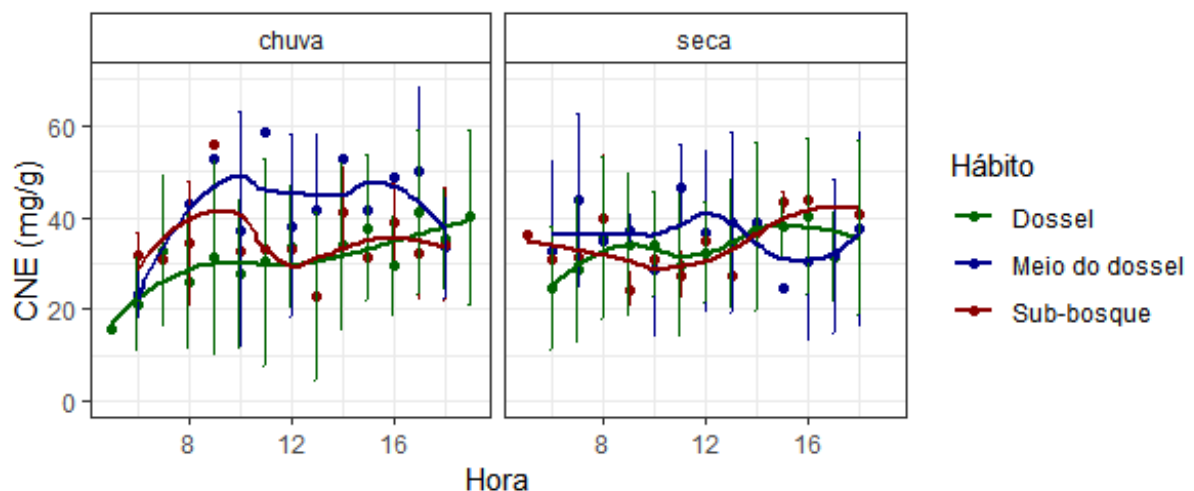
Em relação à concentração de CNE total, resultados do modelo linear misto mostrou que houve efeito da hora do dia sobre as variações de CNE nas estações chuvosa ( $F= 5,04$ ;  $p < 0,0001$ ) e seca ( $F= 4,15$ ;  $p < 0,0001$ ). Contudo, o efeito da interação estrato versus hora ocorreu apenas na estação chuvosa ( $F= 2,66$ ;  $p < 0,0001$ ). Os padrões diários da concentração de CNE em diferentes estações do ano podem ser visualizados na Figura 27 e os relatórios dos testes estatísticos no Apêndice F.

Análise subsequente (teste *post hoc*) mostra que na estação chuvosa e na estação seca, as variações na concentração de CNE total ocorreram no período da manhã e entre o período da manhã e da tarde. Na estação chuvosa, houve aumento de CNE total a partir das 9h ( $43,00 \text{ mg g}^{-1}$ ), em

relação às 6h ( $28,64 \text{ mg g}^{-1}$ ,  $p < 0,0051$ ). Aumento progressivo ocorreu entre 14h e 17h, onde a concentração de CNE variou de  $38,60 \text{ mg g}^{-1}$  a  $43,25 \text{ mg g}^{-1}$ , diferindo dos menores valores encontrados às 6h ( $28,64 \text{ mg g}^{-1}$ ,  $p < 0,01$ ) e 7h ( $29,86 \text{ mg g}^{-1}$ ,  $p < 0,0001$ ). Na estação seca, houve aumento de CNE total de  $31,88 \text{ mg g}^{-1}$  às 8h para  $43,00 \text{ mg g}^{-1}$  às 9h ( $p < 0,04$ ), onde maior concentração de CNE foi observada. A partir das 9h, houve redução de NSC às 14h para  $38,00 \text{ mg g}^{-1}$  ( $p < 0,05$ ), cujo valor se manteve até as 16h ( $p < 0,0018$ ) (Figura 27).

Teste *post hoc* da interação entre estrato e hora mostra que na estação chuvosa as variações de CNE total em função da hora ocorreram apenas para o meio do dossel, entre manhã e tarde. Houve aumento expressivo da concentração de CNE entre esses períodos, com variação de  $23,87 \text{ mg g}^{-1}$  a  $29,26 \text{ mg g}^{-1}$  6-7h, às 6-7h para  $62,01$  a  $49,97 \text{ mg g}^{-1}$  as 11-17h ( $p < 0,01$ ) (Figura 27).

**Figura 27** - Concentração de CNE diário em árvores de diferentes estratos: dossel  $n=5$ , meio do dossel  $n=2$  e Sub-bosque  $n=2$ . Círculos representam a média de CNE foliar por estrato para cada hora do dia entre 6-19 h ( $n=14$ ) em diferentes estações do ano. Linhas inteiras verticais representam desvio padrão. Linhas inteiras horizontais representam suavização exponencial em ano normal



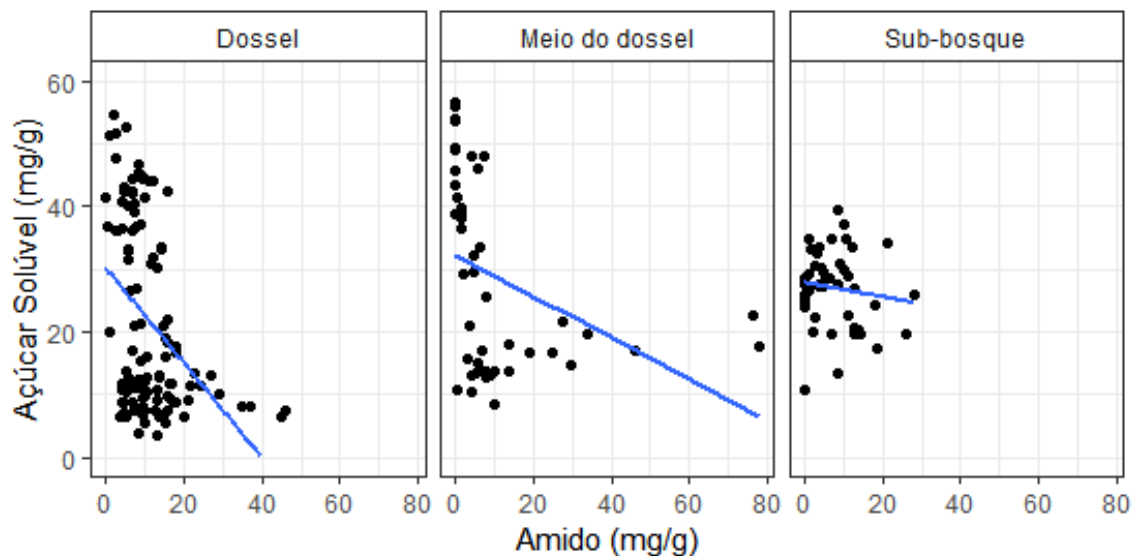
Fonte: Autores (2019)

### 2.2.3.3 Relação entre açúcar solúvel e amido

Resultados da correlação de Pearson (Figura 28, Tabela 10) mostraram que em plantas do dossel, 45% da variação diária da concentração de açúcar solúvel nas diferentes estações do ano,

está relacionada negativamente à variação da concentração de amido ( $p < 3,21E-07$ ;  $r = -0,45$ ). Plantas de meio do dossel, também apresentaram relação negativa da concentração diária e sazonal entre açúcar solúvel e amido ( $p < 0,008$ ;  $r = -0,37$ ). Não foi observada relação para espécies de sub-bosque ( $p < 0,389$ ;  $r = -0,13$ ).

**Figura 28** - Relação linear entre açúcar solúvel e amido ao longo do dia, em árvores de diferentes estratos: dossel  $n=5$ , meio do dossel  $n=2$  e sub-bosque  $n=2$ . Círculos representam a média de açúcar solúvel e amido por árvore de cada estrato, para cada hora entre 6-19 h ( $n=14$ ) em diferentes estações do ano. (Chuva: dossel  $n=57$ , meio do dossel  $n=23$  e sub-bosque  $n=23$ ). Seca: dossel  $n=59$ , meio do dossel  $n=25$ , sub-bosque  $n=23$ )



Fonte:

Autores (2019)

**Tabela 10** - Resultados da correlação linear de Pearson entre açúcar solúvel e amido diário por estrato.  $p$ : teste de significância/  $r$ =coeficiente da correlação de Pearson

Estrato	Correlação linear de Pearson	
	$p$	$r$
Dossel	<b>3,21E-07</b>	-0,45
Meio do dossel	<b>0,008</b>	-0,37
Sub-bosque	0,389	-0,13

Fonte: Autores 2019



## 2.2.4 Discussão

Pela primeira vez avaliou-se padrões diários e sazonais de alta resolução temporal da concentração de CNE foliar em árvores da floresta Amazônica com diferentes estratégias de uso da água (IVANOV et al., 2012; BRUM et al., 2019) e luz (STARK et al., 2015; SMITH et al., 2019). Os resultados encontrados mostraram que a concentração de CNE foliar variou em função da estação do ano e/ou da hora do dia. No entanto, esse efeito não foi o mesmo para as árvores no perfil vertical da floresta, sugerindo que esses ambientes, e os atributos associados das árvores para sobreviver nesse regime microclimático de água e de luz, interferem na dinâmica de síntese e uso de CNE foliar. Adicionalmente, constatou-se particionamento diário e sazonal dinâmico entre a concentração de açúcares solúveis e amido (Figura 28). Isso sugere que a concentração de CNE total foliar é o resultado do sincronismo entre a produção de compostos para atender demandas de uso imediato versus demandas de uso a longo prazo.

### 2.2.4.1 Padrões diários e sazonais de CNE foliar (açúcar solúvel e amido)

Os padrões diários e sazonais de açúcares solúveis e amido foliares, variam no perfil vertical da floresta, indicando que a dinâmica de síntese e uso dos CNEs difere de acordo com o eixo de disponibilidade de água e luz em cada microambiente em que plantas dos diferentes estratos ocorrem. De modo geral, árvores de dossel e sub-bosque apresentaram padrão de resposta diário e sazonal similares, enquanto árvores do meio dossel divergiu dos demais grupos. Os resultados sugerem que para o dossel e o sub-bosque o metabolismo foliar relacionado ao C não foi limitado pela seca, mas o contrário pode ter ocorrido para o meio do dossel. A dinâmica de síntese e uso do estoque de compostos de CNEs têm finalidades específicas para cada grupo, mas os mecanismos específicos para compreender essas finalidades ainda precisam ser explorados.

#### 2.2.4.1.1 Açúcar solúvel

As variações da concentração de açúcar solúvel de árvores do dossel, meio do dossel e sub-bosque dependeram da hora do dia e da estação do ano e foram divergentes entre os grupos. Na

estação seca, enquanto açúcar solúvel reduziu em plantas de dossel e sub-bosque, houve aumento em plantas do meio do dossel, sugerindo que no perfil vertical da floresta, o metabolismo de CNEs varia no eixo de disponibilidade de água e luz. O aumento de açúcares solúveis nas folhas é, em geral, associado à regulação osmótica, onde a capacidade de mobilidade via floema atende a manutenção do metabolismo de funções fisiológicas imediatas e/ou de curto prazo (CHAVES; MAROCO; PEREIRA, 2003; MARTÍNEZ-VILALTA et al., 2016). Adicionalmente, o aumento de açúcar solúvel sugere que houve depleção de amido e ocorre independente do grau de estratégia iso/anisohídrica, porém em plantas isohídricas a redução do amido é mais acentuada (WOODRUFF et al., 2015), especialmente se a seca for intensa e/ou prolongada (MCDOWELL, 2011).

#### 2.2.4.1.2 Amido

Para todos os estratos e em todas as estações, a concentração de amido variou com o ciclo circadiano. Considerando que a síntese de açúcar solúvel é recente, enquanto amido é mais tardia (DIETZE et al., 2014), o aumento de amido em árvores de dossel e sub-bosque, principalmente no período da tarde e na estação seca, pode ser um indicativo de que os processos de estoque relacionado à formação de reserva nos cloroplastos não foram prejudicados pela seca, portanto, maior concentração de amido no fim da tarde é esperado para folhas em funcionamento normal. (LAMBERS; CHAPIN; PONS, 2008). Thalmann; Santelia (2017) apontaram diversos trabalhos em que a concentração de amido reduz em resposta à estresses abióticos. O padrão observado aqui a respeito do aumento de amido na seca, pode ser uma evidência de que nesse período árvores de dossel e árvores do sub-bosque mantêm o funcionamento foliar normal, portanto, para esses grupos a fotossíntese não foi limitada durante a seca sazonal no ano amostrado. Esses resultados corroboram os trabalhos anteriores que relacionam o aumento da produtividade na Flona-Tapajós no final da estação seca à fenologia foliar, onde em muitas espécies de dossel ocorre a produção de novas folhas com alta eficiência fotossintética (WU et al., 2016). Por outro lado, uma hipótese alternativa é que o aumento da concentração de amido sob seca moderada pode indicar restrições estomáticas (KÖRNER, 2015; MCDOWELL, 2011; WÜRTH et al., 2004). Nesse caso, o aumento

do amido nas folhas está associado à redução de crescimento e por isso Würth et al. (2004) considerou que a fotossíntese é menos afetada que o dreno.

#### 2.2.4.1.3 Relação entre açúcar solúvel e amido

A relação entre os diferentes compostos de CNE observada para os grupos na escala diária e sazonal indica que o aumento da concentração de amido está relacionado à redução da concentração de açúcares solúveis, sugerindo que as distintas funções dessas substâncias influenciam na dinâmica diária e sazonal das suas concentrações. Isso sugere que a concentração de CNE total é o resultado do sincronismo entre a produção de compostos para atender demandas de uso imediato versus compostos para uso tardio (CHAPIN; SCHULZE; MOONEY, 1990). De modo geral, a concentração de amido é apontada como substância de reserva para uso futuro, como por exemplo, investimento em crescimento, enquanto açúcares solúveis de baixo peso molecular (frutose, glicose e sacarose) atenderia função imediata, por exemplo, regulação osmótica (MARTÍNEZ-VILALTA et al., 2016). Nesse sentido, os resultados encontrados aqui podem ser indicativo de que na escala temporal diária, há uma combinação de CNE sintetizados recentemente e de reservas anteriormente armazenadas (RICHARDSON et al., 2015). A dinâmica da concentração diária dos CNE também foi verificada por Tixier et al. (2018), os quais associaram a idade e a posição na copa dos tecidos avaliados, como sendo fatores essenciais para duração e magnitude da concentração dos compostos aos padrões observados.

#### 2.2.5 Conclusão

A concentração de CNE em árvores com estratégias de uso da água distintas tem forte efeito da hora do dia e dependem da estação do ano. No entanto, o efeito desses fatores sobre os padrões diários e sazonais da concentração dos açúcares varia no perfil vertical da floresta, o qual possui variação na disponibilidade de água, luz e DVP. Enquanto para árvores de dossel e sub-bosque a fotossíntese parece não ser limitada pela seca, o oposto ocorre para árvores do meio do dossel árvores. Os mecanismos específicos para compreender os padrões observados ainda precisam ser explorados. De modo geral, a interpretação do que representa a concentração de CNE é desafiadora

e altamente controversa, em parte, devido à complexidade e/ou aos diversos mecanismos e determinantes da síntese desses compostos, os quais variam em função da escala temporal, espécie e órgão em questão.

### 3 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Nesse estudo foi possível demonstrar que árvores que ocupam diferentes posições no perfil vertical da floresta possuem estratégias de uso da água divergentes, onde a regulação das trocas gasosas pelos estômatos e a manutenção do potencial hídrico foliar estão associados à vulnerabilidade do xilema ao embolismo e à tolerância à perda do turgor foliar. Foi ainda possível propor um modelo teórico sobre os limites de potencial hídrico em que pode ocorrer resistência estomática máxima e mínima para a comunidade. Adicionalmente, foi demonstrado que a concentração de CNE foliar também varia no ambiente microclimático de disponibilidade de água e de luz, mas os mecanismos específicos para compreender esse processo ainda precisam ser investigados. Esses resultados têm importantes contribuições para o avanço do conhecimento científico relacionado ao entendimento ecohidrológico e dinâmica de carbono foliar de árvores da Floresta Nacional do Tapajós. Especificamente, como a condutância estomática influencia a diversidade funcional em uma floresta tropical na Amazônia com forte sazonalidade da precipitação. Além disso, poderão contribuir para representações mais realistas de condutância estomática em modelos de dinâmica de vegetação, permitindo maior precisão nas previsões nos modelos, melhorando nossa compreensão sobre o funcionamento da floresta tropical em resposta às mudanças climáticas globais, especialmente quanto ao ciclo da água e do carbono.

Florestas tropicais são altamente diversas. No caso da Floresta Amazônica, a alta diversidade relacionada à vegetação e à grande heterogeneidade ambiental, limita uma amostragem representativa *in situ* acerca de respostas fisiológicas das plantas. Por exemplo, o intenso e laboroso esforço para acessar árvores de dossel e meio do dossel, associada a alta umidade e temperatura do ar, chuvas intensas e repentinas e insetos, restringem a amostragem espacial e temporal dos indivíduos. No entanto, considerando a lacuna de conhecimento relacionado ao funcionamento ecofisiológico desse ecossistema, os avanços no conhecimento científicos são enormes. No entanto, extrapolações devem ser feitas com cautela, devido a heterogeneidade ambiental da

Amazônia e variações intraespecíficas não consideradas neste estudo, previsões sobre dinâmica da vegetação podem ser sub ou superestimadas.

## REFERÊNCIAS

- AASAMAA, K.; SÖBER, A. Stomatal sensitivities to changes in leaf water potential, air humidity, CO<sub>2</sub> concentration and light intensity, and the effect of abscisic acid on the sensitivities in six temperate deciduous tree species. **Environmental and Experimental Botany**, v. 71, n. 1, p. 72–78, abr. 2011. Disponível em: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S009884721000211X>. Acesso em: 13 jan. 2016.
- AKSOY, S.; HARALICK, R. M. Feature normalization and likelihood-based similarity measures for image retrieval. **Pattern Recognition Letters**, v. 22, n. 5, p. 563–582, 2001. Disponível em: [www.elsevier.nl/locate/patrec](http://www.elsevier.nl/locate/patrec). Acesso em: 20 maio. 2019.
- ALLEN, C. D.; MACALADY, A. K.; CHENCHOUNI, H.; BACHELET, D.; MCDOWELL, N.; VENNETIER, M.; KITZBERGER, T.; RIGLING, A.; BRESHEARS, D. D.; HOGG, E. H. (Ted); GONZALEZ, P.; FENSHAM, R.; ZHANG, Z.; CASTRO, J.; DEMIDOVA, N.; LIM, J.-H.; ALLARD, G.; RUNNING, S. W.; SEMERCI, A.; COBB, N. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. **Forest Ecology and Management**, v. 259, n. 4, p. 660–684, fev. 2010. Disponível em: <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S037811270900615X>. Acesso em: 20 abril. 2016
- ANDEREGG, W. R. L. Spatial and temporal variation in plant hydraulic traits and their relevance for climate change impacts on vegetation. **New Phytologist**, v. 205, n. 3, p. 1008–1014, 23 fev. 2015. Disponível em: <http://doi.wiley.com/10.1111/nph.12907>. Acesso em: 7 fev. 2018
- ANDEREGG, W. R. L.; KLEIN, T.; BARTLETT, M.; SACK, L.; PELLEGRINI, A. F. A.; CHOAT, B.; JANSEN, S. Meta-analysis reveals that hydraulic traits explain cross-species patterns of drought-induced tree mortality across the globe. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 113, n. 18, p. 2–7, 3 maio 2016. Disponível em: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/27091965>. Acesso em: 7 fev. 2017.
- ANDEREGG, W. R. L.; KONINGS, A. G.; TRUGMAN, A. T.; YU, K.; BOWLING, D. R.; GABBITAS, R.; KARP, D. S.; PACALA, S.; SPERRY, J. S.; SULMAN, B. N.; ZENES, N. **Hydraulic diversity of forests regulates ecosystem resilience during drought** *Nature*, 2018. .
- ARAGÃO, L. E. O. C.; POULTER, B.; BARLOW, J. B.; ANDERSON, L. O.; MALHI, Y.; SAATCHI, S.; PHILLIPS, O. L.; GLOOR, E. Environmental Change and the Carbon Balance of Amazonian Forests: Environmental Change in Amazonia. **Biological Reviews**, v. 89, n. 4, p. 913–931, nov. 2014. Disponível em: <http://doi.wiley.com/10.1111/brv.12088>. Acesso em: 23 mar. 2016.
- ARANDA, I.; FORNER, A.; CUESTA, B.; VALLADARES, F. Species-Specific Water Use by Forest Tree Species: From the Tree to the Stand. **Agricultural Water Management**, v. 114, p. 67–77, nov. 2012. Disponível em: <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0378377412001722>. Acesso em: 13 jan. 2016.
- ELLER, C.; DE V. BARROS, F.; R.L. BITTENCOURT, P.; ROWLAND, L.; MENCUCCINI,

M.; S. OLIVEIRA, R. Xylem hydraulic safety and construction costs determine tropical tree growth. **Plant, Cell & Environment**, v. 41, n. 3, p. 548–562, mar. 2018. Disponível em: <http://doi.wiley.com/10.1111/pce.13106>. Acesso em: 21 jun. 2018

BAGULEY, T. **Serious stats**. London: Macmillan Education UK, 2012.

BAKER, I. T.; PRIHODKO, L.; DENNING, A. S.; GOULDEN, M.; MILLER, S.; DA ROCHA, H. R. Seasonal drought stress in the Amazon: Reconciling models and observations. **Journal of Geophysical Research: Biogeosciences**, v. 113, n. 1, p. 1–10, mar. 2008. Disponível em: <http://doi.wiley.com/10.1029/2007JG000644>. Acesso em: 14 mar. 2017.

BARTLETT, M. K.; SCOFFONI, C.; SACK, L. The determinants of leaf turgor loss point and prediction of drought tolerance of species and biomes: A global meta-analysis. **Ecology Letters**, v. 15, n. 5, p. 393–405, 2012.

BARTLETT, M. K.; ZHANG, Y.; KREIDLER, N.; SUN, S.; ARDY, R.; CAO, K.; SACK, L. Global analysis of plasticity in turgor loss point, a key drought tolerance trait. **Ecology Letters**, v. 17, n. 12, p. 1580–1590, 2014.

BLACKWELL, E.; MENDES DE LEON, C. F.; MILLER, G. E. Applying Mixed Regression Models to the Analysis of Repeated-Measures Data in Psychosomatic Medicine. **Psychosomatic Medicine**, v. 68, n. 6, p. 870–870, 2006. Disponível em: <https://pdfs.semanticscholar.org/77ee/7060841832a5e9e98494791476ac3829b38e.pdf>. Acesso em: 18 jun. 2019.

BONAL, D.; BURBAN, B.; STAHL, C.; WAGNER, F.; H??RAULT, 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, 25 mar. 2016. Disponível em: <http://link.springer.com/10.1007/s13595-015-0522-5>. Acesso em: 14 jan. 2017.

BRANDO, P. M.; GOETZ, S. J.; BACCINI, A.; NEPSTAD, D. C.; BECK, P. S. A.; CHRISTMAN, M. C. Seasonal and interannual variability of climate and vegetation indices across the Amazon. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 107, n. 33, p. 14685–14690, 17 ago. 2010. Disponível em: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/20679201>. Acesso em: 18 jan. 2017.

BRODRIBB, T. J.; HOLBROOK, N. M. Stomatal Closure during Leaf Dehydration, Correlation with Other Leaf Physiological Traits. **Plant Physiology**, v. 132, n. 4, p. 2166–2173, 1 ago. 2003. Disponível em: <http://www.plantphysiol.org/cgi/doi/10.1104/pp.103.023879>. 14 jan. 2017

BRODRIBB, T. J.; HOLBROOK, N. M.; EDWARDS, E. J.; GUTIERREZ, M. V.; GUTIÉRREZ, M. V. Relations between Stomatal Closure, Leaf Turgor and Xylem Vulnerability in Eight Tropical Dry Forest Trees. **Plant, Cell & Environment**, v. 26, n. 3, p. 443–450, mar. 2003. Disponível em: <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1046/j.1365-3040.2003.00975.x/abstract>. Acesso em: 13 jan. 2016.

BRUM, M.; GUTIÉRREZ LÓPEZ, J.; ASBJORNSEN, H.; LICATA, J.; PYPKER, T.;

SANCHEZ, G.; OIVEIRA, R. S. ENSO effects on the transpiration of eastern Amazon trees. **Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences**, v. 373, n. 1760, p. 20180085, 8 out. 2018. Disponível em: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/30297479>. Acesso em: 19 nov. 2018.

BRUM, M.; VADEBONCOEUR, M. A.; IVANOV, V.; ASBJORNSEN, H.; SALESKA, S.; ALVES, L. F.; PENHA, D.; DIAS, J. D.; ARAGÃO, L. E. O. C.; BARROS, F.; BITTENCOURT, P.; PEREIRA, L.; OLIVEIRA, R. S. Hydrological niche segregation defines forest structure and drought tolerance strategies in a seasonal Amazon forest. **Journal of Ecology**, v. 107, n. 1, p. 318–333, 16 jan. 2019. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/1365-2745.13022>. Acesso em: 16 jan. 2019.

BURNHAM, K. P.; ANDERSON, D. R. **Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach (2nd ed)**, Springer, USA, p. 488, 2002.

CHAPIN, F. S.; SCHULZE, E.-D.; MOONEY, H. A. The Ecology and Economics of Storage in Plants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 21, n. 1, p. 423–447, 2003.

CHAVES, M. M.; MAROCO, J. P.; PEREIRA, J. S. Understanding plant responses to drought - From genes to the whole plant. **Functional Plant Biology**, v. 30, n. 3, p. 239–264, 2003.

CHAZDON, R. L.; PEARCY, R. W. The Importance of Sunflecks for Forest Understory Plants. **BioScience**, v. 41, n. 11, p. 760–766, dez. 1991. Disponível em: <https://academic.oup.com/bioscience/article-lookup/doi/10.2307/1311725>. Acesso em: 19 nov. 2018.

CHOAT, B.; JANSEN, S.; BRODRIBB, T. J.; COCHARD, H.; DELZON, S.; BHASKAR, R.; BUCCI, S. J.; FEILD, T. S.; GLEASON, S. M.; HACKE, U. G.; JACOBSEN, A. L.; LENS, F.; MAHERALI, H.; MARTÍNEZ-VILALTA, J.; MAYR, S.; MENCUCCINI, M.; MITCHELL, P. J.; NARDINI, A.; PITTERMANN, J.; PRATT, R. B.; SPERRY, J. S.; WESTOBY, M.; WRIGHT, I. J.; ZANNE, A. E. Global Convergence in the Vulnerability of Forests to Drought. **Nature**, v. 491, n. 7426, p. 752–755, nov. 2012. Disponível em: <http://www.nature.com/nature/journal/v491/n7426/abs/nature11688.html>. Acesso em: 13 jan. 2016.

COX, P. M.; BETTS, R. A.; COLLINS, M.; HARRIS, P. P.; HUNTINGFORD, C.; JONES, C. D. Amazonian forest dieback under climate-carbon cycle projections for the 21st century. **Theoretical and Applied Climatology**, v. 78, n. 1–3, p. 137–156, 27 jun. 2004. Disponível em: <http://link.springer.com/10.1007/s00704-004-0049-4>. Acesso em: 25 fev. 2017.

DA COSTA, A. C. L.; GALBRAITH, D.; ALMEIDA, S.; PORTELA, B. T. T.; DA COSTA, M.; DE ATHAYDES SILVA JUNIOR, J.; BRAGA, A. P.; DE GONÇALVES, P. H. L.; DE OLIVEIRA, A. A.; FISHER, R.; PHILLIPS, O. L.; METCALFE, D. B.; LEVY, P.; MEIR, P. Effect of 7 yr of experimental drought on vegetation dynamics and biomass storage of an eastern Amazonian rainforest. **New Phytologist**, v. 187, n. 3, p. 579–591, ago. 2010. Disponível em: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1469-8137.2010.03309.x>. Acesso em: 14 fev. 2017.



- DA ROCHA, H. R.; MANZI, A. O.; CABRAL, O. M.; MILLER, S. D.; GOULDEN, M. L.; SALESKA, S. R.; R.-COUPE, N.; WOFSEY, S. C.; BORMA, L. S.; ARTAXO, P.; VOURLITIS, G.; NOGUEIRA, J. S.; CARDOSO, F. L.; NOBRE, A. D.; KRUIJT, B.; FREITAS, H. C.; VON RANDOW, C.; AGUIAR, R. G.; MAIA, J. F. Patterns of water and heat flux across a biome gradient from tropical forest to savanna in Brazil. **Journal of Geophysical Research**, v. 114, n. G1, p. G00B12, 17 jan. 2009. Disponível em: <http://doi.wiley.com/10.1029/2007JG000640>. Acesso em: 28 fev. 2019.
- DE ALVARENGA, C. B.; TEIXEIRA, M. M.; ZOLNIER, S.; CECON, P. R.; DE SIQUEIRA, D. L.; RODRIGUÊS, D. E.; SASAKI, R. S.; RINALDI, P. C. N. Effect of the water vapor pressure deficit in the air on hydropneumatic spraying of artificial targets. **Bioscience Journal**, v. 30, n. 1, p. 182–193, 2014. Disponível em: <http://www.scopus.com/inward/record.url?eid=2-s2.0-84892690603&partnerID=tZOtx3y1>. Acesso em: 22 jan. 2016
- DIETZE, M. C.; SALA, A.; CARBONE, M. S.; CZIMCZIK, C. I.; MANTOOTH, J. A.; RICHARDSON, A. D.; VARGAS, R. Nonstructural Carbon in Woody Plants. **Annual Review of Plant Biology**, v. 65, n. 1, p. 667–687, 2014. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.1146/annurev-arplant-050213-040054>. Acesso em: 22 jan. 2016.
- DOMINGUES, T. F.; MARTINELLI, L. A.; EHLERINGER, J. R. Seasonal patterns of leaf-level photosynthetic gas exchange in an eastern Amazonian rain forest. **Plant Ecology & Diversity**, v. 7, n. 1–2, p. 189–203, 2014. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.1080/17550874.2012.748849%5Cnhttp://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/17550874.2012.748849#.VINtZNKrTIU>. 8 fev. 2015
- DUFFY, P. B.; BRANDO, P.; ASNER, G. P.; FIELD, C. B. Projections of future meteorological drought and wet periods in the Amazon. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 112, n. 43, p. 13172–7, 27 out. 2015. Disponível em: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/26460046>. Acesso em: 27 fev. 2017.
- FU, X.; MEINZER, F. C. Metrics and proxies for stringency of regulation of plant water status (iso/anisohdry): a global data set reveals coordination and trade-offs among water transport traits. **Tree Physiology**, 26 set. 2018. Disponível em: <https://academic.oup.com/treephys/advance-article/doi/10.1093/treephys/tpy087/5107063>. Acesso em: 7 dez. 2018.
- GIARDINA, F.; KONINGS, A. G.; KENNEDY, D.; ALEMOHAMMAD, S. H.; OLIVEIRA, R. S.; URIARTE, M.; GENTINE, P. Tall Amazonian forests are less sensitive to precipitation variability. **Nature Geoscience**, v. 11, n. 6, p. 405–409, 28 jun. 2018. Disponível em: <http://www.nature.com/articles/s41561-018-0133-5>. Acesso em: 26 jun. 2019.
- GIMENEZ, B. O.; JARDINE, K. J.; HIGUCHI, N.; NEGRÓN-JUÁREZ, R. I.; SAMPAIO-FILHO, I. de J.; COBELLO, L. O.; FONTES, C. G.; DAWSON, T. E.; VARADHARAJAN, C.; CHRISTIANSON, D. S.; SPANNER, G. C.; ARAÚJO, A. C.; WARREN, J. M.; NEWMAN, B. D.; HOLM, J. A.; KOVEN, C. D.; MCDOWELL, N. G.; CHAMBERS, J. Q. Species-Specific Shifts in Diurnal Sap Velocity Dynamics and Hysteretic Behavior of Ecophysiological Variables During the 2015–2016 El Niño Event in the Amazon Forest. **Frontiers in Plant Science**, v. 10,

n. June, p. 1–16, 2019.

GREEN, B. F.; TUKEY, J. W. Complex analyses of variance: General problems. **Psychometrika**, v. 25, n. 2, p. 127–152, jun. 1960. Disponível em: <http://link.springer.com/10.1007/BF02288577>. Acesso em: 5 jul. 2019.

GUAN, K.; PAN, M.; LI, H.; WOLF, A.; WU, J.; MEDVIGY, D.; CAYLOR, K. K.; SHEFFIELD, J.; WOOD, E. F.; MALHI, Y.; LIANG, M.; KIMBALL, J. S.; SALESKA, S. R.; BERRY, J.; JOINER, J.; LYAPUSTIN, A. I. Photosynthetic Seasonality of Global Tropical Forests Constrained by Hydroclimate. **Nature Geoscience**, v. 8, n. 4, p. 284–289, abr. 2015. Disponível em: <http://www.nature.com/ngeo/journal/v8/n4/abs/ngeo2382.html>. Acesso em: 2 maio. 2016.

HAMLIN, J. G.. **Plants and microclimate a quantitative approach to environmental plant physiology**, Cambridge, United Kingdom, University Printing House Cambridge CB2 8BS, v. 53, 2013

HARTMANN, H.; TRUMBORE, S. Understanding the roles of nonstructural carbohydrates in forest trees - from what we can measure to what we want to know. **New Phytologist**, v. 211, n. 2, p. 386–403, 2016.

HOCHBERG, U.; ROCKWELL, F. E.; HOLBROOK, N. M.; COCHARD, H. Iso/Anisohydry: A Plant–Environment Interaction Rather Than a Simple Hydraulic Trait. **Trends in Plant Science**, v. 23, n. 2, p. 112–120, 2018. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.1016/j.tplants.2017.11.002>. Acesso em: 22 jan. 2016

HYNDMAN, R. J.; KOEHLER, A. B. **Another look at measures of forecast accuracy**. 2005. Disponível em: <http://www.forecasters.org/data/m3comp/m3comp.htm>. Acesso em: 22 jan. 2019

IBGE. **De geografia e estatística - ibge**. [s.l.: s.n.]v. 41

IVANOV, V. Y.; HUTYRA, L. R.; WOFSY, S. C.; MUNGER, J. W.; SALESKA, S. R.; DE OLIVEIRA, R. C.; DE CAMARGO, P. B. Root niche separation can explain avoidance of seasonal drought stress and vulnerability of overstory trees to extended drought in a mature Amazonian forest. **Water Resources Research**, v. 48, n. 12, 2012.

KALA, J.; DE KAUWE, M. G.; PITMAN, A. J.; MEDLYN, B. E.; WANG, Y.-P.; LORENZ, R.; PERKINS-KIRKPATRICK, S. E. Impact of the representation of stomatal conductance on model projections of heatwave intensity. **Scientific reports**, v. 6, n. January, p. 23418, 21 mar. 2016. Disponível em: <http://www.nature.com/articles/srep23418>. Acesso em: 13 jan. 2017.

KLEIN, T. The Variability of Stomatal Sensitivity to Leaf Water Potential across Tree Species Indicates a Continuum between Isohydric and Anisohydric Behaviours. **Functional Ecology**, v. 28, n. 6, p. 1313–1320, dez. 2014. Disponível em: <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/1365-2435.12289/abstract>. Acesso em: 13 jan. 2016.

KLEIN, T.; SHPRINGER, I.; FIKLER, B.; ELBAZ, G.; COHEN, S.; YAKIR, D. Relationships

between stomatal regulation, water-use, and water-use efficiency of two coexisting key Mediterranean tree species. **Forest Ecology and Management**, v. 302, p. 34–42, ago. 2013. Disponível em: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0378112713001916>. Acesso em: 13 jan. 2016.

KÖRNER, C. Paradigm shift in plant growth control. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 25, p. 107–114, jun. 2015. Disponível em: <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1369526615000540>. Acesso em: 25 nov. 2015

KOZLOWSKI, T. T.; PALLARDY, S. G. Acclimation and Adaptive Responses of Woody Plants to Environmental Stresses. **The Botanical Review**, v. 68, n. 2, p. 270–334, abr. 2002. Disponível em: [http://link.springer.com/article/10.1663/0006-8101\(2002\)068\[0270:AAAROW\]2.0.CO;2](http://link.springer.com/article/10.1663/0006-8101(2002)068[0270:AAAROW]2.0.CO;2). Acesso em: 22 jan. 2016.

KUMAGAI, T.; PORPORATO, A. Strategies of a Bornean Tropical Rainforest Water Use as a Function of Rainfall Regime: Isohydic or Anisohydic? **Plant, Cell and Environment**, v. 35, n. 1, p. 61–71, jan. 2012. Disponível em: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-3040.2011.02428.x>. Acesso em: 10 jun. 2016.

LAMBERS, H.; CHAPIN, F. S.; PONS, T. L. **Plant physiological ecology**. New York, NY: Springer New York, 2008. v. 53

LI, Y.; GUAN, K.; GENTINE, P.; KONINGS, A. G.; MEINZER, F. C.; KIMBALL, J. S.; XU, X.; ANDEREGG, W. R. L.; MCDOWELL, N. G.; MARTINEZ-VILALTA, J.; LONG, D. G.; GOOD, S. P. Estimating Global Ecosystem Isohydry/Anisohydry Using Active and Passive Microwave Satellite Data. **Journal of Geophysical Research: Biogeosciences**, v. 122, n. 12, p. 3306–3321, 1 dez. 2017. Disponível em: <http://doi.wiley.com/10.1002/2017JG003958>. Acesso em: 1 jul. 2019.

LIN, Y.-S.; MEDLYN, B. E.; DUURSMA, R. A.; PRENTICE, I. C.; WANG, H.; BAIG, S.; EAMUS, D.; DE DIOS, V. R.; MITCHELL, P.; ELLSWORTH, D. S.; DE BEECK, M. O.; WALLIN, G.; UDDLING, J.; TARVAINEN, L.; LINDERSON, M.-L.; CERNUSAK, L. A.; NIPPERT, J. B.; OCHEL TREE, T. W.; TISSUE, D. T.; MARTIN-STPAUL, N. K.; ROGERS, A.; WARREN, J. M.; DE ANGELIS, P.; HIKOSAKA, K.; HAN, Q.; ONODA, Y.; GIMENO, T. E.; BARTON, C. V. M.; BENNIE, J.; BONAL, D.; BOSCH, A.; LÖW, M.; MACININS-NG, C.; REY, A.; ROWLAND, L.; SETTERFIELD, S. A.; TAUSZ-POSCH, S.; ZARAGOZA-CASTELLS, J.; BROADMEADOW, M. S. J.; DRAKE, J. E.; FREEMAN, M.; GHANNOUM, O.; HUTLEY, L. B.; KELLY, J. W.; KIKUZAWA, K.; KOLARI, P.; KOYAMA, K.; LIMOUSIN, J.-M.; MEIR, P.; LOLA DA COSTA, A. C.; MIKKELSEN, T. N.; SALINAS, N.; SUN, W.; WINGATE, L. Optimal stomatal behaviour around the world. **Nature Climate Change**, v. 5, n. 5, p. 459–464, 2 mar. 2015. Disponível em: <http://www.nature.com/doi/10.1038/nclimate2550>. Acesso em: 13 jan. 2017.

LITTELL, R. C.; HENRY, P. R.; AMMERMAN, C. B. Statistical Analysis of Repeated Measures Data Using SAS Procedures. **Journal of Animal Science**, v. 76, p. 1216–1231, 1996b. Disponível em: [http://verde.esalq.usp.br/~jorge/cursos/modelos\\_longitudinais/Littell\\_mixed\\_JAS.pdf](http://verde.esalq.usp.br/~jorge/cursos/modelos_longitudinais/Littell_mixed_JAS.pdf). Acesso

em: 17 mar. 2017.

LITTELL, R. C.; PENDERGAST, J.; NATARAJAN, R. Modelling covariance structure in the analysis of repeated measures data. **Statistics in Medicine**, v. 19, n. August 1999, p. 1793–1819, 2000.

LIU, J.; WUNCH, D.; MENEMENLIS, D.; FRANKENBERG, C.; SUN, Y.; BLOOM, A. A.; LEE, M.; BOWMAN, K. W.; SCHIMEL, D. S.; CRISP, D.; GURNEY, K. R.; ELDERING, A.; JIANG, Z.; O'DELL, C. W.; GIERACH, M.; PARAZOO, N. C. Contrasting carbon cycle responses of the tropical continents to the 2015–2016 El Niño. **Science**, v. 358, n. 6360, p. eaam5690, 2017. Disponível em:

<http://science.sciencemag.org/content/358/6360/eaam5690.abstract>. Acesso em: 14 ago. 2019.

MARÉCHAUX, I.; BARTLETT, M. K.; SACK, L.; BARALOTO, C.; ENGEL, J.; JOETZJER, E.; CHAVE, J. Drought tolerance as predicted by leaf water potential at turgor loss point varies strongly across species within an Amazonian forest. **Functional Ecology**, v. 29, n. 10, p. 1268–1277, 2015.

MARÉCHAUX, I.; BONAL, D.; BARTLETT, M. K.; BURBAN, B.; COSTE, S.; COURTOIS, E. A.; DULORMNE, M.; GORET, J.-Y.; MIRA, E.; MIRABEL, A.; SACK, L.; STAHL, C.; CHAVE, J. Dry-season decline in tree sap flux is correlated with leaf turgor loss point in a tropical rainforest. **Functional Ecology**, 21 ago. 2018. Disponível em: <http://doi.wiley.com/10.1111/1365-2435.13188>. Acesso em: 21 set. 2018.

MARTIN-STPAUL, N.; DELZON, S.; COCHARD, H. Plant resistance to drought depends on timely stomatal closure. **Ecology Letters**, v. 20, n. 11, p. 1437–1447, 2017.

MARTÍNEZ-VILALTA, J.; GARCIA-FORNER, N. Water potential regulation, stomatal behaviour and hydraulic transport under drought: deconstructing the iso/anisohydric concept. **Plant, Cell & Environment**, p. 1–15, 2016. Disponível em: <http://doi.wiley.com/10.1111/pce.12846>. Acesso em: 22 jan. 2017

MARTÍNEZ-VILALTA, J.; POYATOS, R.; AGUADÉ, D.; RETANA, J.; MENCUCCHINI, M. A new look at water transport regulation in plants. **New Phytologist**, v. 204, n. 1, p. 105–115, out. 2014. Disponível em: <http://doi.wiley.com/10.1111/nph.12912>. Acesso em: 22 dez. 2016

MARTÍNEZ-VILALTA, J.; SALA, A.; ASENSIO, D.; GALIANO, L.; HOCH, G.; PALACIO, S.; PIPER, F. I.; LLORET, F. Dynamics of non-structural carbohydrates in terrestrial plants: a global synthesis. **Ecological Monographs**, v. 86, n. 4, p. 495–516, nov. 2016. Disponível em: <http://doi.wiley.com/10.1002/ecm.1231>. Acesso em: 22 dez. 2016

MCDOWELL, N. G. Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality. **Plant Physiology**, v. 155, n. 3, p. 1051–1059, 2011. Disponível em: <http://www.plantphysiol.org>. Acesso em: 7 out. 2015

MCDOWELL, N. G.; SEVANTO, S. The mechanisms of carbon starvation: How, when, or does it even occur at all? **New Phytologist**, v. 186, n. 2, p. 264–266, 2010.

- MCDOWELL, N.; POCKMAN, W. T.; ALLEN, C. D.; BRESHEARS, D. D.; COBB, N.; KOLB, T.; PLAUT, J.; SPERRY, J.; WEST, A.; WILLIAMS, D. G.; YEPEZ, E. A. 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.
- MEINZER, F. C.; WOODRUFF, D. R.; MARIAS, D. E.; SMITH, D. D.; MCCULLOH, K. A.; HOWARD, A. R.; MAGEDMAN, A. L. Mapping “hydroscares” along the iso- to anisohydric continuum of stomatal regulation of plant water status. **Ecology Letters**, p. 1343–1352, 2016.
- MEIR, P.; BRANDO, P. M.; NEPSTAD, D.; VASCONCELOS, S.; COSTA, A. C. L.; DAVIDSON, E.; ALMEIDA, S.; FISHER, R. A.; SOTTA, E. D.; ZARIN, D.; CARDINOT, G. 2009. The effects of drought on Amazonian rain forests. In: KELLER, M.; BUSTAMANTE, M.; GASH, J.; DIAS, P. S. (Ed.). **Amazonia and Global Change**. Washington, D. C., American Geophysical Union, p. 429–449.
- MEIR, P.; MENCUCCINI, M.; BINKS, O.; DA COSTA, A. L.; FERREIRA, L.; ROWLAND, L. Short-term effects of drought on tropical forest do not fully predict impacts of repeated or long-term drought: gas exchange versus growth. **Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences**, v. 373, n. 1760, p. 20170311, 8 out. 2018. Disponível em: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/30297468>. Acesso em: 19 nov. 2018.
- MUGGEO, V. M. R. segmented: An R package to Fit Regression Models with Broken-Line Relationships. **R News**, 2008.
- MYERS, N.; MITTERMEIER, R.; MITTERMEIER, C.; DAFONESCA, G.; KENT, J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Conservation Biology**, v. 403, n. February, p. 853, 2000.
- NARDINI, A.; SALLEO, S. Limitation of stomatal conductance by hydraulic traits: Sensing or preventing xylem cavitation? **Trees - Structure and Function**, v. 15, n. 1, p. 14–24, 13 out. 2000. Disponível em: <http://link.springer.com/10.1007/s004680000071>. Acesso em: 11 jan. 2017.
- NEPSTAD, D. C.; DE CARVALHO, C. R.; DAVIDSON, E. A.; JIPP, P. H.; LEFEBVRE, P. A.; NEGREIROS, G. H.; DA SILVA, E. D.; STONE, T. A.; TRUMBORE, S. E.; VIEIRA, S. **The role of deep roots in the hydrological and carbon cycles of Amazonian forests and pastures** *Nature*, 1994. . Disponível em: <http://www.nature.com/doi/10.1038/372666a0>. Acesso em: 22 dez. 2016
- NEPSTAD, D. C.; TOHVER, I. M.; DAVID, R.; MOUTINHO, P.; CARDINOT, G. Mortality of large trees and lianas following experimental drought in an amazon forest. **Ecology**, v. 88, n. 9, p. 2259–2269, 2007.
- NOBRE, C. A.; MARENGO, J. A.; ARTAXO, P. 2009. Understanding the Climate of Amazonia: Progress from LBA. In: KELLER, M.; BUSTAMANTE, M.; GASH, J.; DIAS, P. S. (Ed.). **Amazonia and Global Change**. Washington, D. C., American Geophysical Union, p. 145–147.

NOVICK, K. A.; FICKLIN, D. L.; STOY, P. C.; WILLIAMS, C. A.; BOHRER, G.; OISHI, A. C.; PAPUGA, S. A.; BLANKEN, P. D.; NOORMETS, A.; SULMAN, B. N.; SCOTT, R. L.; WANG, L.; PHILLIPS, R. P. The increasing importance of atmospheric demand for ecosystem water and carbon fluxes. **Nature Climate Change**, v. 6, n. 11, p. 1023–1027, 5 set. 2016. Disponível em: <http://www.nature.com/doi/10.1038/nclimate3114>. Acesso em: 13 jan. 2017.

OLIVEIRA, R. S.; CHRISTOFFERSEN, B. O.; BARROS, F. de V.; TEODORO, G. S.; BITTENCOURT, P.; BRUM-JR, M. M.; VIANI, R. A. G.; DE V. BARROS, F.; TEODORO, G. S.; BITTENCOURT, P.; BRUM-JR, M. M.; VIANI, R. A. G.; BARROS, F. de V.; TEODORO, G. S.; BITTENCOURT, P.; BRUM-JR, M. M.; VIANI, R. A. G.; DE V. BARROS, F.; TEODORO, G. S.; BITTENCOURT, P.; BRUM-JR, M. M.; VIANI, R. A. G.; BARROS, F. de V.; TEODORO, G. S.; BITTENCOURT, P.; BRUM-JR, M. M.; VIANI, R. A. G. Changing Precipitation Regimes and the Water and Carbon Economies of Trees. **Theoretical and Experimental Plant Physiology**, v. 26, n. 1, p. 65–82, fev. 2014. Disponível em: <http://link.springer.com/article/10.1007/s40626-014-0007-1>. Acesso em: 13 jan. 2016.

PALLARDY, S. G. Carbohydrates. 2008. In: **Physiology of Woody Plants** (third edition), Elsevier, USA, p. 199–215.

PEREIRA, L.; OLIVEIRA, R. S.; PEREIRA, L.; BITTENCOURT, P. R. L.; OLIVEIRA, R. S.; JUNIOR, M. B. M.; BARROS, F. V. Plant pneumatics : stem air flow is related to embolism – new perspectives on methods in plant hydraulics *Methods Plant pneumatics : stem air flow is related to embolism – new perspectives on methods in plant hydraulics*. **New Phytologist**, v. 211, p. 357–370, 2016.

PIVOVAROFF, A. L.; COOK, V. M. W.; SANTIAGO, L. S. Stomatal behaviour and stem xylem traits are coordinated for woody plant species under exceptional drought conditions. **Plant, Cell & Environment**, v. 41, n. 11, p. 2617–2626, nov. 2018a. Disponível em: <http://doi.wiley.com/10.1111/pce.13367>. Acesso em: 11 fev. 2019

PIVOVAROFF, A. L.; COOK, V. M. W.; SANTIAGO, L. S. Stomatal behaviour and stem xylem traits are coordinated for woody plant species under exceptional drought conditions. **Plant, Cell & Environment**, v. 41, n. 11, p. 2617–2626, 1 nov. 2018b. Disponível em: <http://doi.wiley.com/10.1111/pce.13367>. Acesso em: 11 fev. 2019.

PYLE, E. H.; SANTONI, G. W.; NASCIMENTO, H. E. M.; HUTYRA, L. R.; VIEIRA, S.; CURRAN, D. J.; VAN HAREN, J.; SALESKA, S. R.; CHOW, V. Y.; CARMAGO, P. B.; LAURANCE, W. F.; WOFSY, S. C. Dynamics of carbon, biomass, and structure in two Amazonian forests. **Journal of Geophysical Research: Biogeosciences**, v. 113, n. G1, p. n/a-n/a, mar. 2008. Disponível em: <http://doi.wiley.com/10.1029/2007JG000592>. Acesso em: 15 dez. 2016

REICH, P. B. The world-wide ‘fast-slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto. **Journal of Ecology**, v. 102, n. 2, p. 275–301, 1 mar. 2014. Disponível em: <http://doi.wiley.com/10.1111/1365-2745.12211>. Acesso em: 27 jun. 2019.

RESTREPO-COUBE, N.; DA ROCHA, H. R.; HUTYRA, L. R.; DA ARAUJO, A. C.; BORMA, L. S.; CHRISTOFFERSEN, B.; CABRAL, O. M. R. R.; DE CAMARGO, P. B.; CARDOSO, F. L.; DA COSTA, A. C. L.; FITZJARRALD, D. R.; GOULDEN, M. L.; KRUIJT, B.; MAIA, J. M. F. F.; MALHI, Y. S.; MANZI, A. O.; MILLER, S. D.; NOBRE, A. D.; VON RANDOW, C.; SÁ, L. D. A.; SAKAI, R. K.; TOTA, J.; WOFYSY, S. C.; ZANCHI, F. B.; SALESKA, S. R.; S??, L. D. A.; SAKAI, R. K.; TOTA, J.; WOFYSY, S. C.; ZANCHI, F. B.; SALESKA, S. R. What drives the seasonality of photosynthesis across the Amazon basin? A cross-site analysis of eddy flux tower measurements from the Brasil flux network. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 182–183, p. 128–144, 2013. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.1016/j.agrformet.2013.04.031>. Acesso em: 16 jan. 2017.

RICHARDSON, A. D.; CARBONE, M. S.; HUGGETT, B. A.; FURZE, M. E.; CZIMCZIK, C. I.; WALKER, J. C.; XU, X.; SCHABERG, P. G.; MURAKAMI, P. Distribution and mixing of old and new nonstructural carbon in two temperate trees. **New Phytologist**, v.206, n. 2,p. 590-597, 2015.

ROMAN, D. T.; NOVICK, K. A.; BRZOSTEK, E. R.; DRAGONI, D.; RAHMAN, F.; PHILLIPS, R. P. The role of isohydric and anisohydric species in determining ecosystem-scale response to severe drought. **Oecologia**, v. 179, n. 3, p. 641–654, 1 nov. 2015. Disponível em: <http://link.springer.com/10.1007/s00442-015-3380-9>. Acesso em: 22 dez. 2016

ROSADO, B. H. P.; DIAS, A. T. C.; DE MATTOS, E. A. Going back to basics: Importance of ecophysiology when choosing functional traits for studying communities and ecosystems. *Natureza a Conservacao*, v. 11, n. 1, p. 15–22, 2013.

ROWLAND, L.; DA COSTA, A. C. L.; GALBRAITH, D. R.; OLIVEIRA, R. S.; BINKS, O. J.; OLIVEIRA, A. A. R.; PULLEN, A. M.; DOUGHTY, C. E.; METCALFE, D. B.; VASCONCELOS, S. S.; FERREIRA, L. V.; MALHI, Y.; GRACE, J.; MENCUCINI, M.; MEIR, P. Death from drought in tropical forests is triggered by hydraulics not carbon starvation. **Nature**, v. 528, n. 7580, p. 119–122, nov. 2015. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.1038/nature15539>. Acesso em: 7 dez. 2015.

SACK, L.; COWAN, P. D.; JAIKUMAR, N.; HOLBROOK, N. M. The ‘ hydrology ’ of leaves : co-ordination of structure and function in temperate woody species. v. c, p. 1343–1356, 2003. SALA, A.; WOODRUFF, D. R.; MEINZER, F. C. Carbon dynamics in trees: Feast or famine? **Tree Physiology**, 2012.

SALESKA, S.; DA ROCHA, H.; KRUIJT, B.; NOBRE, A.. Ecosystem Carbon Fluxes and Amazonian Forest Metabolism. In: KELLER, M.; BUSTAMANTE, M.; GASH, J.; DIAS, P. S. (Ed.). **Amazonia and Global Change**. Washington, D. C., American Geophysical Union, 2009, p. 389–407.

SCHENK, H. J.; STEPPE, K.; JANSEN, S. Nanobubbles: a new paradigm for air-seeding in xylem. **Trends in Plant Science**, v. 20, n. 4, p. 199–205, 1 abr. 2015. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1360138515000278?via%3Dihub>. Acesso em: 1 jul. 2019.

SEVANTO, S.; MCDOWELL, N. G.; DICKMAN, L. T.; PANGLE, R.; POCKMAN, W. T. How Do Trees Die? A Test of the Hydraulic Failure and Carbon Starvation Hypotheses. **Plant, Cell & Environment**, v. 37, n. 1, p. 153–161, jan. 2014. Disponível em: <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/pce.12141/abstract>. Acesso em: 8 out. 2015.

SKELTON, R. P.; WEST, A. G.; DAWSON, T. E. Predicting plant vulnerability to drought in biodiverse regions using functional traits. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 112, n. 18, p. 5744–9, 2015. Disponível em: <http://www.pnas.org/content/112/18/5744>. Acesso em: 7 jan. 2017.

SMITH, M. N.; STARK, S. C.; TAYLOR, T. C.; FERREIRA, M. L.; OLIVEIRA, E.; RESTREPO-COUBE, N.; CHEN, S.; WOODCOCK, T.; SANTOS, D. B.; ALVES, L. F.; FIGUEIRA, M.; CAMARGO, P. B.; OLIVEIRA, R. C.; ARAGÃO, L. E. O. C.; FALK, D. A.; MCMAHON, S. M.; HUXMAN, T. E.; SALESKA, S. R. Seasonal and drought-related changes in leaf area profiles depend on height and light environment in an Amazon forest. **New Phytologist**, v. 222, n. 3, p. 1284–1297, 9 maio 2019. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/nph.15726>. Acesso em: 26 jun. 2019.

SPERRY, J. S.; DONNELLY, J. R.; TYREE, M. T. a Method for Measuring Hydraulic Conductivity and Embolism in Xylem. **Plant Cell and Environment**, v. 11, n. 1, p. 35–40, 1988.

STAHL, C.; BURBAN, B.; WAGNER, F.; GORET, J.-Y.; BOMPY, F.; BONAL, D. Influence of Seasonal Variations in Soil Water Availability on Gas Exchange of Tropical Canopy Trees. **Biotropica**, v. 45, n. 2, p. 155–164, 1 mar. 2013. Disponível em: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1744-7429.2012.00902.x>. Acesso em: 20 jul. 2019.

STARK, S. C.; ENQUIST, B. J.; SALESKA, S. R.; LEITOLD, V.; SCHIETTI, J.; LONGO, M.; ALVES, L. F.; CAMARGO, P. B.; OLIVEIRA, R. C. Linking canopy leaf area and light environments with tree size distributions to explain Amazon forest demography. **Ecology Letters**, v. 18, n. 7, p. 636–645, jul. 2015a. Disponível em: <http://doi.wiley.com/10.1111/ele.12440>. Acesso em: 22 dez. 2016

TARDIEU, F.; SIMONNEAU, T. Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modelling isohydric and anisohydric behaviours. **Journal of Experimental Botany**, v. 49, n. Special, p. 419–432, 1998. Disponível em: [http://jxb.oxfordjournals.org/content/49/Special\\_Issue/419.abstract%5Cnhttp://jxb.oxfordjournals.org/lookup/doi/10.1093/jxb/49.Special\\_Issue.419](http://jxb.oxfordjournals.org/content/49/Special_Issue/419.abstract%5Cnhttp://jxb.oxfordjournals.org/lookup/doi/10.1093/jxb/49.Special_Issue.419). Acesso em: 14 nov. 2015

TER STEEGE, H.; PITMAN, N. C. A.; SABATIER, D.; BARALOTO, C.; SALOMAO, R. P.; GUEVARA, J. E.; PHILLIPS, O. L.; CASTILHO, C. V.; MAGNUSSON, W. E.; MOLINO, J.-F.; MONTEAGUDO, A.; NUNEZ VARGAS, P.; MONTERO, J. C.; FELDPAUSCH, T. R.; CORONADO, E. N. H.; KILLEEN, T. J.; MOSTACEDO, B.; VASQUEZ, R.; ASSIS, R. L.; TERBORGH, J.; WITTMANN, F.; ANDRADE, A.; LAURANCE, W. F.; LAURANCE, S. G. W.; MARIMON, B. S.; MARIMON, B.-H.; GUIMARAES VIEIRA, I. C.; AMARAL, I. L.; BRIENEN, R.; CASTELLANOS, H.; CARDENAS LOPEZ, D.; DUIVENVOORDEN, J. F.; MOGOLLON, H. F.; MATOS, F. D. de A.; DAVILA, N.; GARCIA-VILLACORTA, R.;



STEVENSON DIAZ, P. R.; COSTA, F.; EMILIO, T.; LEVIS, C.; SCHIETTI, J.; SOUZA, P.; ALONSO, A.; DALLMEIER, F.; MONTOYA, A. J. D.; FERNANDEZ PIEDADE, M. T.; ARAUJO-MURAKAMI, A.; ARROYO, L.; GRIBEL, R.; FINE, P. V. A.; PERES, C. A.; TOLEDO, M.; AYMARD C., G. A.; BAKER, T. R.; CERON, C.; ENGEL, J.; HENKEL, T. W.; MAAS, P.; PETRONELLI, P.; STROPP, J.; ZARTMAN, C. E.; DALY, D.; NEILL, D.; SILVEIRA, M.; PAREDES, M. R.; CHAVE, J.; LIMA FILHO, D. de A.; JORGENSEN, P. M.; FUENTES, A.; SCHONGART, J.; CORNEJO VALVERDE, F.; DI FIORE, A.; JIMENEZ, E. M.; PENUELA MORA, M. C.; PHILLIPS, J. F.; RIVAS, G.; VAN ANDEL, T. R.; VON HILDEBRAND, P.; HOFFMAN, B.; ZENT, E. L.; MALHI, Y.; PRIETO, A.; RUDAS, A.; RUSCHELL, A. R.; SILVA, N.; VOS, V.; ZENT, S.; OLIVEIRA, A. A.; SCHUTZ, A. C.; GONZALES, T.; TRINDADE NASCIMENTO, M.; RAMIREZ-ANGULO, H.; SIERRA, R.; TIRADO, M.; UMANA MEDINA, M. N.; VAN DER HEIJDEN, G.; VELA, C. I. A.; VILANOVA TORRE, E.; VRIESENDORP, C.; WANG, O.; YOUNG, K. R.; BAIDER, C.; BALSLEV, H.; FERREIRA, C.; MESONES, I.; TORRES-LEZAMA, A.; URREGO GIRALDO, L. E.; ZAGT, R.; ALEXIADES, M. N.; HERNANDEZ, L.; HUAMANTUPA-CHUQUIMACO, I.; MILLIKEN, W.; PALACIOS CUENCA, W.; PAULETTO, D.; VALDERRAMA SANDOVAL, E.; VALENZUELA GAMARRA, L.; DEXTER, K. G.; FEELEY, K.; LOPEZ-GONZALEZ, G.; SILMAN, M. R. Hyperdominance in the Amazonian Tree Flora. *Science*, v. 342, n. 6156, p. 1243092–1243092, 18 out. 2013. Disponível em: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/24136971>. Acesso em: 22 dez. 2016:

THALMANN, M.; SANTELIA, D. Starch as a determinant of plant fitness under abiotic stress. *New Phytologist*, v. 214, n. 3, p. 943–951, 2017.

TIXIER, A.; OROZCO, J.; ROXAS, A. A.; EARLES, J. M.; ZWIENIECKI, M. A. Diurnal Variation in Nonstructural Carbohydrate Storage in Trees: Remobilization and Vertical Mixing. *Plant Physiology*, v. 178, p. 1602-1613, 2018.

TURNER, N. C. Measurement of plant water status by the pressure chamber technique. *Irrigation Science*, v. 9, n. 4, p. 289-308, 1988.

WEST, B. T.; WELCH, K. B.; GALECKI, A. T. **Linear mixed models: a practical guide using statistical software**, second edition. New York, University of Michigan, Ann Arbor, USA Taylor & Francis Group, p.440, 2014.

WESTOBY, M.; FALSTER, D. S.; MOLES, A. T.; VESK, P. A.; WRIGHT, I. J. PLANT ECOLOGICAL STRATEGIES: Some Leading Dimensions of Variation Between Species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v. 33, n. 1, p. 125–159, 2002.

WOODRUFF, D. R.; MEINZER, F. C.; MARIAS, D. E.; SEVANTO, S.; JENKINS, M. W.; MCDOWELL, N. G. Linking nonstructural carbohydrate dynamics to gas exchange and leaf hydraulic behavior in *Pinus edulis* and *Juniperus monosperma*. *New Phytologist*, v. 206, n.1, p. 411-421, 2015.

WOODWARD, S. L. **Introduction to biomes**. Westport, London: Greenwood Press, 2008, p. 1-9

WU, J.; ALBERT, L. P.; LOPES, A. P.; RESTREPO-COUBE, N.; HAYEK, M.; WIEDEMANN, K. T.; GUAN, K.; STARK, S. C.; CHRISTOFFERSEN, B.; PROHASKA, N.; TAVARES, J. V.; MAROSTICA, S.; KOBAYASHI, H.; FERREIRA, M. L.; CAMPOS, K. S.; SILVA, R. da; BRANDO, P. M.; DYE, D. G.; HUXMAN, T. E.; HUETE, A. R.; NELSON, B. W.; SALESKA, S. R.; DA SILVA, R.; BRANDO, P. M.; DYE, D. G.; HUXMAN, T. E.; HUETE, A. R.; NELSON, B. W.; SALESKA, S. R. Leaf Development and Demography Explain Photosynthetic Seasonality in Amazon Evergreen Forests. **Science**, v. 351, n. 6276, p. 972–976, 26 fev. 2016. Disponível em: <http://science.sciencemag.org/content/351/6276/972>. Acesso em: 1 mar. 2016.

WÜRTH, M. K. R.; PELÁEZ-RIEDL, S.; WRIGHT, S. J.; KÖRNER, C.; PELA, Æ. S.; WU, M. K. R.; WRIGHT, S. J.; KO, Æ. C. Non-Structural Carbohydrate Pools in a Tropical Forest. **Oecologia**, v. 143, n. 1, p. 11–24, dez. 2004. Disponível em: <http://link.springer.com/article/10.1007/s00442-004-1773-2>. Acesso em: 22 jan. 2016.

## APÊNDICES

APÊNDICE A - Relatórios dos testes estatísticos do modelo linear misto do potencial hídrico foliar diário

APÊNDICE B - Relatórios dos testes estatísticos do modelo linear misto da condutância estomática normalizada diária

APÊNDICE C - Relatórios dos testes estatísticos do modelo linear misto do potencial hídrico foliar do predawn, midday e delta (predawn- midday) sazonal

APÊNDICE D - Relatórios dos testes estatísticos do modelo linear misto da condutância estomática normalizada máxima e mínima

APÊNDICE E - Relatórios dos testes estatísticos do modelo linear misto do açúcar solúvel, amido e carboidrato não estrutural total sazonal

APÊNDICE F - Relatórios dos testes estatísticos do modelo linear misto do açúcar solúvel, amido e carboidrato não estrutural total diário

Acesso aos Apêndices no link:

[https://drive.google.com/drive/folders/1HzpZ87vISEw814Zff\\_5Dr7Htag5HjcKm?usp=sharing](https://drive.google.com/drive/folders/1HzpZ87vISEw814Zff_5Dr7Htag5HjcKm?usp=sharing)