REPÚBLICA FEDERATIVA DO BRASIL
MINISTÉRIO DA CIÊNCIA, TECNOLOGIA E INOVAÇÃO
INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA
CIÊNCIAS DE FLORESTAS TROPICAIS

# MECANISMOS DE REGULAÇÃO HÍDRICA ASSOCIADOS À REDUÇÃO NA FOTOSSÍNTESE EM ÁRVORES DE DOSSEL NA AMAZÔNIA CENTRAL

MAQUELLE NEVES GARCIA

Manaus-AM
2016

REPÚBLICA FEDERATIVA DO BRASIL
MINISTÉRIO DA CIÊNCIA, TECNOLOGIA E INOVAÇÃO
INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA
CIÊNCIAS DE FLORESTAS TROPICAIS

# MECANISMOS DE REGULAÇÃO HÍDRICA ASSOCIADOS À REDUÇÃO NA FOTOSSÍNTESE EM ÁRVORES DE DOSSEL NA AMAZÔNIA CENTRAL

Mestranda: Maquelle Neves Garcia
Orientador: Dr. José Francisco de Carvalho Gonçalves
Coorientador: Dr. Marciel José Ferreira

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências de Florestas Tropicais do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ciências de Florestas Tropicais.

Manaus-AM
2016

G216m Garcia, Maquelle Neves
Mecanismos de regulação hídrica associados à redução na fotossíntese em árvores de dossel na Amazônia Central / Maquelle Neves Garcia. --- Manaus: [s.n.], 2016.
56 f.: il., color.

Dissertação (Mestrado) --- INPA, Manaus, 2016.
Orientador: José Francisco de Carvalho Gonça.
Coorientador: Marciel José Ferreira.
Área de concentração : Ciências de Florestas Tropicais.

1. Árvores de dossel - fotosíntese. 2. Mecanismos hídricos. 3. Redução da fotosíntese. 4. Árvores de dossel – Amazônia central. I.Título

CDD 634.9

***Sinopse***

Neste estudo foram investigadas como as relações hídricas de árvores de dossel, em floresta primária, podem ser afetadas pela redução da disponibilidade de precipitação sazonal no ambiente, e, em qual magnitude as relações hídricas afetam as trocas gasosas. Circunstancialmente, houve a ocorrência do *El Niño* (2015-2016) que está entre os três eventos mais fortes dentro dos registros históricos. Resultando, no sítio de estudo, na menor precipitação da estação seca dos últimos 16 anos. No geral o comportamento das árvores foram de isohidria, embora, grupos funcionais expressaram diferenças nas relações hídricas. Adicionalmente, levando em consideração os parâmetros que indicam tolerância à seca, há indícios que árvores de grande porte podem ser menos tolerantes ao estresse hídrico.

***Palavras-chave:***
Potencial hídrico foliar, condutância estomática, carboidratos não estruturais, *El Niño*, tolerância à seca

***AGRADECIMENTOS***

Agraço a Deus pelo dom da vida.

Agradeço a minha avó Iraci N. da Silva pela educação, pelo investimento em minha educação e por me apoiar ao longo desses 25 anos de minha existência. Ao meu tio Eliezer J. da Silva por todo apoio. A minha irmã Francielly Garcia, a minha mãe Luzia Garcia e minha prima Luciana Campos pelo carinho e incentivo. Agradeço a Daiane C. de Lima e Victor A. H. F. dos Santos por todas as discussões científicas e pela amizade.

Agradeço ao meu orientador Dr. José Francisco de Carvalho Gonçalves por acreditar em mim, me oferecer a oportunidade de crescer profissionalmente e por todos os ensinamentos. Agraço também ao meu coorientador Dr. Marciel José Ferreira pela oportunidade de trabalhar no projeto que essa dissertação está inserida. Agradeço a meus orientadores da graduação Drª. Solange Maria Bonaldo, Dr. Anderson Ferreira e Msc. Juliano dos Santos que participaram de minha formação e colaboraram para eu chegar até aqui.

Agradeço ao amigo Joaquim dos Santos pelo incentivo, ao amigo Renato Cintra pela divertida companhia e pela amizade. Aos colegas do laboratório de Fisiologia e bioquímica vegetal pela ajuda e pelo senso de missão científica, em especial a Dr ª. Larissa Chevreuil pela ajuda no desenvolvimento das atividades em laboratório. Aos amigos Paulo Bittencourt e Fernanda Barros por todas as conversas, discussões e todos os esforços colaborativos para fazer ciência.

Agradeço aos avaliadores dessa dissertação que colaboraram para minha formação, Dr. Rafael Oliveira, Dr. Tomas Domingues e Dr. Jair Maia.

Agradeço ao grupo do projeto “Entendendo a Resposta do Metabolismo Fotossintético em Florestas Tropicais frente à Variação Sazonal do Clima, Edital N°013/2013, GoAmazon, FAPEAM” pelo compartilhamento de conhecimentos e pelos esforços realizados em campo. Agradeço as agências de fomento, FAPEAM e CAPES.

Por fim agradeço aos colegas do CFT por compartilhar vários momentos de aprendizado ao longo do mestrado.

*“A aposta que faço é no talento, no trabalho, no senso de missão e na possibilidade de fracasso. Talvez até, na necessidade do fracasso. Nesses tempos tão casuais, ninguém quer se comprometer com uma missão, muito menos inventar, construir, sua própria missão. Fica um acordo tácito no ar, de que nada vale muito a pena. Falta de ambição virou um salvo conduto. É filminho pra lá, musiquinha pra cá, livrinho pra lá, piadinha para todo lado. Acorrentados ao que temos para o momento, transcendência virou palavrão. Já que a vida é uma só, que seja só uma bobagem. Já que a queda é inevitável, que seja da menor altura possível. Uma boa desculpa para rastejar. ”*

*“Tenha talento, trabalhe como um condenado, sue sangue, e você conseguirá tudo sem esforço."*

*Humberto Gessinger*
*Mapas do Acaso*

***RESUMO***

Considerando os eventos relacionados às mudanças climáticas, em particular, a ocorrência de secas extremas (e. g. *El Niño*), a floresta pode apresentar queda na produtividade primária e aumento de mortalidade de árvores. Tanto a produtividade quanto a mortalidade têm grande impacto no balanço global de carbono, particularmente, sobre a mortalidade de árvores as principais hipóteses têm sido elaboradas a partir do contexto associando as relações hídricas como principal fator. Neste sentido, argumenta-se que a intensificação de eventos de seca, aumenta a susceptibilidade das plantas à morte por falha hidráulica ou por depleção de carboidratos em resposta ao fechamento estomático. Assim, o presente estudo tem como objetivo investigar as diferenças nas relações hídricas e indicar evidências da tolerância à seca em árvores de dossel na Amazônia central, em ano de ocorrência do fenômeno climático *El niño* (2015-2016). As variáveis analisadas foram as seguintes: progressões diárias de potenciais hídricos, densidade da madeira, característica morfoanatômicas (massa foliar específica, índice estomático, densidade de estômatos, espessura da epiderme superior e inferior, e do parênquima paliçádico e lacunoso) parâmetros de trocas gasosas (fotossíntese à luz saturante, condutância estomática, e transpiração) teores de carboidratos não estruturais (açúcares solúveis totais, e amido), solutos osmorreguladores (prolina e potássio) e características hídricas do tecido foliar (como o potencial osmótico, o potencial hídrico no ponto de perda de turgescência, e a elasticidade da parede celular). As análises foram realizadas em quatro períodos sazonais de precipitação (maio, julho, setembro e outubro do ano de 2015). As espécies estudadas foram agrupadas em relação à dinâmica de produção de folhas em grupos com e sem *flush*. O comportamento estomático sazonal resulta no potencial hídrico mínimo ($\Psi_{min}$) acontecendo em diferentes horários no dia. Os dois grupos apresentam diferenças nas relações hídricas, para manutenção do $\Psi_{min}$ acima de limiares críticos o grupo com *flush* teve pico de troca de folhas em período que antecede a seca (julho-agosto). Adicionalmente, o comportamento desse grupo sugere maior capacidade de recuperação do teor de água a partir do solo com manutenção de $\Psi_{6:00}$ constantes na estação seca. Por outro lado o grupo de planta sem *flush* possui maiores alterações do estado de hidratação, no período seco, com menores valores de potencial hídrico às 6:00 da manhã ($\Psi_{6:00}$). Além disso, verificou-se que a densidade da madeira é menor no grupo de árvores com *flush*, variável também relacionada positivamente com o $\Psi_{min}$ das espécies. As características morfoanatômicas não tiveram relações com as respostas sazonais e entre os grupos nas espécies estudadas. A fotossíntese foi reduzida 33,6% em resposta a limitação estomática devido ao estado de hidratação das espécies, em contrapartida, houve reduções apenas nos teores de amido e os teores de açúcares solúveis totais permaneceram constantes. Não foi possível detectar diferenças sazonais e também entre os grupos no acúmulo de potássio, mas parece existir inversão no acúmulo de prolina, sendo que o grupo com *flush* possui tendência em ter maiores concentrações no período seco. Os grupos não apresentaram diferenças nas características hídricas dos tecidos foliares. Entretanto, o aumento do diâmetro das árvores esteve relacionado com a redução do potencial hídrico no ponto de perda de turgescência ($\Psi_{TLP}$). Os resultados sugerem que densidade da madeira exerce papel importante nas relações hídrica das espécies estudadas. Os dois grupos (com e sem *flush*) apresentam mecanismos diferentes de uso e conservação de água que convergem em mesma magnitude em aclimatações fisiológicas de redução da fotossíntese na estação seca. Assim, as espécies estudadas possuem características estomáticas com comportamento isohídrico e devido a necessidade de manter o status hídrico houve limitação do consumo de $CO_2$ nas folhas das espécies arbóreas estudadas.

***Palavras-chave:*** Potencial hídrico foliar, condutância estomática, carboidratos não estruturais, *El Niño*, tolerância à seca.

***SUMMARY***

The Amazon rainforest is main tropical forest in the world and keeper large of the terrestrial carbon. Climate change and increased extreme drought (e. g. El Niño), the forest can show a decline in primary productivity and increased tree mortality. Mortality has great impact on the global carbon balance and current leading hypotheses of plant mortality mechanisms are based on understanding of plant water relations. The plants are susceptible to death by hydraulic failure or carbohydrate depletion in response to stomatal closure. We study the differences in water relations and drought tolerance in canopy trees in the central Amazon in the year El Niño (2015-2016). We measure daily water potentials, morphological and anatomical characteristics, water characteristics of leaf tissue, parameters of gas exchange, non-structural carbohydrates and osmoregulators solute. Analyses were during the year 2015, El Nino's year, in seasonal periods (May, July, September and October). This study involve eleven species classified from dynamics leaf production in non-flush group and flush group (leaf fall timing). The stomatal behavior has minimum water potential ($\Psi_{min}$) occurring at different times of the day along the year. The groups differ in seasonal water relationship, to maintain $\Psi_{min}$ above critical thresholds, the group with flush peaked leaf fall before dry season (July-August). In addition, this group has good capacity for water recovery from soil with stability in $\Psi_{6:00}$ during the dry season. On the other hand, the non-flush group changes the state of hydration in dry season, and this was associated with lower in $\Psi_{6:00}$ (more negative). Wood density is lower in flush group and had the positive relationship with $\Psi_{min}$. The morphological and anatomical characteristics had no influence in responses seasonal and between the groups. Photosynthesis reduced from 33.6% in response to stomatal limitation due to the hydration status of the species, on the other hand there were reductions in the levels of starch, but there was no consumption of soluble sugars. Unable to detect seasonal differences between the groups and the potassium accumulation, but proline accumulation in flush grup has higher concentrations trend in the dry season. Do not exist differences in water characteristics of leaf tissues ($\Psi\pi$, $\Psi_{TLP}$ and $\varepsilon$) between the groups, however the increase in diameter of trees was correlated to the reduction of $\Psi_{TLP}$. The results suggest that wood density plays an important role in water ralations of the trees. The general behavior of the species is isohydric, which led to limiting the consumption of $CO_2$ in dry season. The two groups have different mechanisms of use and conservation of water convergent in physiological acclimation hence photosynthesis is reduced equally in the dry season, and lastly the large canopy trees can be more sensitive to extreme drought event.

***Keywords:*** Leaf water potential, stomatal conductance, non-structural carbohydrates, El Niño, drought tolerance.

***Lista de tabelas***

Tabela 1 Descrição das árvores estudadas, altura que foram realizadas as medidas nas folhas (AF), altura total da árvore (AT), diâmetro a 1,30 m do solo (DAP), densidade da madeira (σ) e ranque de biomassa. ..... 19

Tabela 2: Relação de características analisadas e respectivos meses de coleta para o ano de 2015..... 20

Tabela 3: Análises de variâncias considerando meses [maio, julho, setembro e outubro], grupos [com *flush* (n=5); sem *flush* (n=6)] e interação dos meses com os grupos, para as variáveis: potencial hídrico foliar mínimo ($\Psi_{min}$), potencial hídrico às 6:00 ($\Psi_{6:00}$)..... 28

Tabela 4: Teste T-*Student* para parâmetros anatômicos entre os grupos de espécies estudadas. Constituindo, índice estomático (Ie), densidade de estômatos (De), epiderme superior (Es), parênquima paliçádico (Pp), parênquima lacunoso (Pl), epiderme inferior (Ei), espessura da folha (Esf) e espessura do mesófilo (Esm) [Em maio, com *flush* (n=5); sem *flush* (n=6)]..... 29

Tabela 5: Análises de variâncias considerando meses (julho, setembro e outubro), grupos [com *flush* (n=5); sem *flush* (n=6)] e interação dos meses com os grupos, para as variáveis: fotossíntese máxima ($P_{max}$), transpiração (E), condutância (gs), eficiência no uso da água (EUA), eficiência intrínseca no uso da água (EIUA). ..... 32

Tabela 6: Teste T-*Student* aplicados aos parâmetros estruturais das folhas entre os grupos. Sendo, conteúdo relativo de água na célula saturada (SWC), conteúdo relativo de água na célula no ponto de perda de turgescência ($RWC_{TLP}$), Potencial osmótico em plena turgescência ($\Psi\pi$), potencial hídrico foliar no ponto de perda de turgescência ($\Psi_{TLP}$), módulo de elasticidade da parede celular (e) e capacitância da célula (CFT) [Em setembro, com *flush*; (n=5); sem *flush* (n=6)]. ..... 34

Tabela 7: Análises de variâncias considerando meses [julho, setembro e outubro], grupos [com *flush* (n=5); sem *flush* (n=6)] e interação dos meses com os grupos, para as variáveis: açúcares solúveis totais (AST), amido, prolina e considerando os meses [maio, julho, setembro e outubro], grupos [com *flush* (n=5); sem *flush* (n=6)] e interação dos meses com os grupos para potássio ($K^+$)..... 36

***Lista de figuras***

Figura 1: Resumo das variáveis ambientais: **(a)** precipitação mensal média série histórica para área da reserva biológica do Cuieiras [(lat: 2,59º S); (lon: 60,21º W) (1998-2014)], Tropical Rainfall Measuring Mission (TRMM). Dados provenientes do experimento de Grande Escala da Biosfera-Atmosfera na Amazônia (LBA) Torre K-34, reserva biológica do cuieiras [2015]: **(b)** barras indicam precipitação anual acumulada, barras destacadas em cinza indicam os meses que as medidas ecofisiológicas foram realizadas, linha contínua déficit de pressão de vapor no ar ao longo do ano (DPV) [no mês de julho houve falha no sensor de Umidade] e linhas pontilhas são referentes ao máximo e mínimo de precipitação dados TRMM [últimos 15 anos (1998-2014)]. **(c)** Teor de umidade do solo no perfil de 1 m de profundidade [maio, julho, setembro e outubro]. **(d)** DPV ao longo do dia [maio, setembro e outubro]. **(e)** Umidade relativa do ar ao longo do dia [maio, setembro e outubro]. **(f)** Temperatura do ar ao longo do dia [maio, setembro e outubro]. ..... 17

Figura 2: Dados provenientes do experimento de Grande Escala da Biosfera-Atmosfera na Amazônia (LBA) Torre K-34, reserva biológica do Cuieiras [(lat: 2,59º S); (lon: 60,21º W), 2015]. Parte superior da figura: teor de umidade ao longo do dia na camada de 20 cm no solo. Parte inferior da figura: teor de umidade ao longo do dia na camada de 100 cm no solo..... 18

Figura 3. Valores de densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativo (PPFD) para reserva biológica do Cuieiras [(lat: 2,59º S); (lon: 60,21º W)] **(a)** Frequência de PPFD [maio, julho, setembro e outubro]. **(b)** PPFD ao longo do dia [maio, julho, setembro e outubro]. ..... 18

Figura 4: Eventos relacionados à mudança foliar em pontos percentuais na transição da chuva-seca [n=9]. Valores positivos indicam lançamentos, valores negativos indicam quedas **(a)** árvores que estão acima de 80% de renovação foliar concentrada em julho e agosto **(b)** árvores que possuem renovação foliar abaixo de 50% distribuídas entre abril e outubro..... 21

Figura 5: Progressão diária do potencial hídrico foliar [n=11]. Linhas contínuas são meses chuvosos; linhas pontilhadas são meses secos. Barras verticais são referentes ao erro padrão da estimativa..... 26

Figura 6: Progressão diária do potencial hídrico foliar **(a)** árvores com *flush* [n=5] **(b)** árvores sem *flush* [n=6]. Linhas contínuas são meses chuvosos; círculo fechado: maio, círculos abertos: julho, linhas pontilhadas são meses secos. Barras verticais são referentes ao erro padrão da estimativa..... 27

Figura 7 Progressão anual do potencial hídrico **(a)** Potencial hídrico às 6:00 ($\Psi_{6:00}$) [Com flush (n=5); sem *flush* (n=6)] **(b)** Potencial hídrico mínimo ($\Psi_{min}$) [com *flush* (n=5); sem *flush* (n=6 )]. Retângulos com cores iguais indicam médias iguais para o efeito principal dos meses. Médias seguidas de letas iguais indicam valores iguais considerando interação, Teste de Duncan $\alpha$>0.05. As barras verticais são referentes ao erro padrão da estimativa..... 28

Figura 8: Densidade da média dos grupos com *flush* [($x$: 0,65) n=5] e sem *flush* [($x$: 0,76) n=6]. Valor significativo pelo teste T-Student (P: 0,023). ..... 29

Figura 9: Parâmetros de trocas gasosas em função de período sazonal de precipitação [n=11] **(a)** Fotossíntese máxima ($P_{max}$) **(b)** Eficiência no uso da água (EUA) **(c)** transpiração (E) **(d)** Eficiência intrínseca no uso da água (EIUA) **(e)** Condutância ($g_s$). As barras de erro representam do 5º-95º percentil a área do box representa do 25º-75º percentil. Círculos, diamantes e

quadrados indicam *outliers*; linha contínua no interior do box-plot: mediana, linha pontilhada: média. Box seguidos da mesma letra não são diferentes, Teste de Duncan α>0.05. ..... 31

Figura 10: Relação de transpiração (E) e **(a)** Potencial hídrico às 6:00 ($\Psi_{6:00}$) em espécies com *flush* **(b)** Potencial hídrico às 6:00 ($\Psi_{6:00}$) em espécies sem *flush* $y = -0{,}6086 + 0{,}1227x$ **(c)** Potencial hídrico mínimo ($\Psi_{min}$) para espécies com *flush* $y = -0{,}3854 - 0{,}4031x$ ao em julho, setembro e outubro **(d)** Potencial hídrico mínimo ($\Psi_{min}$) sem *flush*; □São espécies com *flush*;○ São espécies sem *flush*. □○ Brancos, cinzas e pretos são julho, setembro e outubro respectivamente. ..... 33

Figura 11: Relação entre condutância estomática (gs) e **(a)** fotossíntese máxima ($P_{max}$); ao longo dos períodos sazonais de precipitação $y = 2{,}6540 + 46{,}7098x$ [incluindo julho, setembro e outubro] **(b)** e potencial hídrico mínimo a partir do potencial das 6:00 horas ($\Delta\Psi_{min\text{-}6:00}$) ao longo dos períodos sazonais de precipitação $y = 0{,}0436 - 0{,}0453x$ [incluindo julho, setembro e outubro]. ..... 34

Figura 12: Potencial hídrico foliar no ponto de perda de turgescência ($\Psi_{TLP}$) [em setembro] *versus* potencial hídrico foliar mínimo ($\Delta\Psi_{min}$) [em setembro]; $y = -0{,}3839 + 0{,}4264x$. .. 35

Figura 13: Teores de carboidratos solúveis foliar em função dos períodos sazonais de precipitação **(a)** Amido [(gráfico inserido para detalhamento de informação em outubro) n=11] **(b)** açúcares solúveis totais (AST) [n=11]. As barras de erro representam do 5º-95º percentil, a área do box representa do 25º-75º percentil. Círculos indicam *outliers*; linha contínua no interior do box-plot: mediana, linha pontilhada: média. Box seguidos da mesma letra não são diferentes, Teste de Duncan α>0.05. ..... 36

Figura 14: Progressão anual de teores prolina em folhas. ○ São árvores com *flush* [n=5], □ são árvores sem *flush* [n=6]. As barras de erro representam o erro padrão da estimativa. ..... 37

Figura 15: Teores potássio foliar ($K^+$) em função de períodos sazonais de precipitação [n=11]. As barras de erro representam do 5º-95º percentil, a área do box representa do 25º-75º percentil. Círculos indicam *outliers*; linha contínua no interior do box-plot: mediana, linha pontilhada: média. ..... 37

Figura 16: Correlação entre densidade da madeira com potencial hídrico mínimo sazonal ($\Psi_{min}$) [n=4]; $y = -0{,}6608 - 2{,}8062x$. As barras verticais são referentes ao desvio padrão. ..... 40

Figura 17. Mudança relativa de condutância (gs) em setembro [(gs setembro/ gs julho)-1] e outubro [(gs outubro/ gs setembro)-1]e potencial hídrico mínimo ($\Psi_{min}$) em setembro [($\Psi_{min}$ setembro/ $\Psi_{min}$ julho)-1] e outubro [(($\Psi_{min}$ outubro/ $\Psi_{min}$ setembro)-1)*(-1)) "o sinal foi invertido para melhor interpretação"] para as diferentes espécies. A esquerda da linha tracejada encontra-se as espécies com *flush*, a direita espécies sem *flush*. ..... 44

Figura 18: Teores de potássio ($K^+$) foliar para as diferentes espécies em floresta de terra firme na Amazônia central em períodos sazonais de precipitação. ..... 46

Figura 19: Diferença relativa a média de potencial osmótico ($\Psi\pi$), potencial hídrico no ponto de perda de turgescência ($\Psi_{TLP}$) e módulo de elasticidade (ε). [Diferença relativa das médias das espécies [n=3] pela média geral de $\Psi\pi$ (-1,95 MPa), $\Psi_{TLP}$ (-2,19 MPa), ε (13,68MPa).... 48

Figura 20: Relação entre potencial hídrico no ponto de perda de turgescência ($\Psi_{TLP}$) versus diâmetro na altura do peito (DAP). ..... 48

**SUMÁRIO**

**INTRODUÇÃO** ..... **13**

**MATERIAL E MÉTODOS** ..... **16**

**Localização e caracterização da área de estudo** ..... **16**

Variáveis ambientais ..... 16

**Coletas e medidas** ..... **18**

**Fenologia foliar** ..... **20**

**Potencial hídrico foliar** ..... **21**

**Densidade da madeira e massa foliar específica** ..... **21**

**Anatomia foliar** ..... **22**

**Trocas gasosas** ..... **22**

**Características hídricas dos tecidos foliares** ..... **23**

**Açúcares solúveis totais e amido foliares** ..... **23**

**Prolina** ..... **24**

**Teores foliares de potássio** ..... **24**

**Analises estatísticas** ..... **24**

**RESULTADOS** ..... **26**

**Condição hídrica das árvores** ..... **26**

**Densidade da Madeira** ..... **28**

**Estrutura anatômica foliar** ..... **29**

**Fisiologia foliar** ..... **30**

Trocas gasosas ..... 30

Relação potencial hídrico e trocas gasosas ..... 32

Traços hídricos dos tecidos foliares ..... 34

Osmorreguladores ..... 35

**DISCUSSÃO** ..... **38**

**Divergência do estado de hidratação entre grupos funcionais** ..... **38**

**Características morfoanatômicas foliares** ..... **41**

**Aclimatações fisiológicas das árvores são convergentes entre os grupos** ..... **41**

**Consumo de reserva e acúmulo de osmorreguladores** ..... **44**

**Sensibilidade das espécies aponta para o porte das árvores** ..... **47**

**CONCLUSÕES** ..... **49**

**REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS** ..... **50**

## INTRODUÇÃO

As florestas tropicais abrigam 42.8% do total de árvores existente no planeta, aproximadamente 1.3 trilhões de indivíduos (CROWTHER et al., 2015). Na floresta amazônica e encontrado a maior diversidade de espécies arbóreas do mundo, com aproximadamente 16 mil espécies (TER STEEGE et al., 2013). Além disso a Amazônia abrange um território de aproximadamente 6 milhões de km², e representa a maior floresta tropical do mundo, contendo 14% do carbono fixado pela fotossíntese na biosfera terrestre e 17% do carbono estocado pela vegetação sendo responsável por incorporar cerca de 18 Pg ($1Pg=10^{15}g$) de carbono por ano (MALHI; GRACE, 2000; ZHAO; RUNNING, 2010; FELDPAUSCH et al., 2012; TER STEEGE et al., 2013). No entanto, a mortalidade de árvores também tem papel importante no estoque de carbono pela vegetação, pois são responsáveis pelo aumento da dinâmica e redução da biomassa na floresta (PHILLIPS et al., 2009; PHILLIPS et al., 2010; MALHI et al., 2015).

Os trópicos terrestres são áreas com alta suscetibilidade às mudanças climáticas, que incluem dentre outros, a maior frequência de ocorrência de eventos extremos, como por exemplo, o fenômeno climático *El Niño*. O aquecimento das águas do oceano Pacífico reflete em padrões de grandes eventos de secas na Amazônia (*El Niño*) como em 1982, 1997-98 (FEARNSIDE, 2013) e 2015-2016. De modo que as secas extremas podem afetar as florestas tropicais alterando a produtividade primária, e as árvores ficam mais susceptíveis a mortalidade, tendo impacto direto no balanço global de carbono (ASNER et al., 2004; NEPSTAD et al., 2007; PHILLIPS et al., 2010; ALLEN et al., 2010; CHOAT et al., 2012; BRIENEN et al., 2015). As principais hipóteses referentes aos mecanismos associados a mortalidade de árvores, atualmente, são de alguma forma baseados nas relações hídricas (MCDOWELL; SEVANTO, 2010; MCDOWELL, 2011; SALA et al., 2012; MCDOWELL et al., 2013). Com o prolongamento do evento de seca, as árvores estão suscetíveis à morte por i) falha hidráulica ou ii) por depleção de carboidratos em resposta ao fechamento estomático com o objetivo de reduzir a perda de água, por conseguinte, estabelecer o domínio de mecanismos relacionados ao uso e conservação de água pode ser determinante para definir o tempo de sobrevivência do indivíduo (SEVANTO et al., 2014). Existem diferentes situações entre as espécies ou tipos funcionais, que sugerem diferenças na tolerância à seca até mesmo entre espécies que ocorrem no mesmo ambiente, mas em geral verifica-se que a fotossíntese é reduzida em situação de regulação fisiológica de uso água em resposta a um estresse ambiental (BONAL et al., 2000; MCDOWELL et al., 2008; ALLEN et al., 2010; STAHL et al., 2013).

Estresse, geralmente, é descrito como qualquer fator que perturba o funcionamento normal de um organismo, e uma seca pode ser um estresse ambiental que produz déficit hídrico suficiente para perturbar processos fisiológicos internos (MUNNS; TESTER, 2008). Assim, a deficiência hídrica pode induzir diferentes mecanismos de tolerância expressos pelas plantas em resposta ao estresse, que podem implicar em adaptação e aclimatação. Evitar o estresse inclui uma variedade de mecanismos de proteção que atrasam ou impedem o impacto negativo em uma árvore, dentre os principais mecanismos identificados, pode-se citar a queda de folhas para reduzir a transpiração, o desenvolvimento de sistema radicular ramificado e profundo para garantir melhor absorção de água e suprir altas taxas de transpiração (SUN et al., 2012; POOT; VENEKLAAS, 2013). O aumento do potencial hídrico foliar mínimo ($\Psi_{min}$) da folha em resposta a baixa densidade da madeira também pode impedir grandes tensões nos vasos do xilema (SANTIAGO et al., 2004; ZHANG; CAO, 2009). O aumento da espessura da cutícula, a maior espessura de parênquima lacunoso e paliçádico pode aumentar a massa foliar específica (LMA) e possibilitar a manutenção da capacidade fotossintética máxima ($P_{max}$) mesmo com maiores déficits de pressão no ar (KRÖBER et al., 2014). O LMA também tem sido associado com *leaf life-span*, por exemplo, folhas de vida longa apresentam alto investimento em estrutura, alto LMA, e baixa fotossíntese, enquanto folhas de vida curta apresentam alta atividade metabólica e baixa massa por unidade área foliar (KENZO et al., 2004; TAKASHIMA et al., 2004; NIINEMETS et al., 2005; POORTER et al., 2009; OSADA et al., 2014).

A tolerância à deficiência hídrica pode envolver baixo potencial osmótico que é importante para a manutenção da turgescência celular e igualmente importante para a regulação dos estômatos por haver correspondências diretas entre estas variáveis (SPERRY, 2000; BRODRIBB; HOLBROOK, 2003). Por exemplo, árvores com baixo potenciais hídricos no ponto de perda de turgescência ($\Psi_{TLP}$) e potencial osmótico ($\Psi_{\pi}$) possuem maior faixa de potencial hídrico em que as células ficam turgidas, permitindo a manutenção da condutância estomática. Enquanto uma parede celular inelástica (alto $\varepsilon$) pode contribuir para aumentar a captação de água do solo, pois com pequena redução no teor de água da folha haveria grandes alterações no potencial hídrico foliar (ABRAMS; KUBISKE, 1990; SACK et al., 2003; LENZ; WRIGHT; WESTOBY, 2006; BLACKMAN; BRODRIBB; JORDAN, 2010). Com a intensificação da deficiência hídrica, as plantas podem se aclimatar prevenindo a falha hidráulica por meio do fechamento dos estômatos com redução da transpiração, ao mesmo tempo em que a fotossíntese é limitada (BONAL et al., 2000; MIRANDA et al., 2005; SEVANTO et al., 2014). O consumo de amido e açúcares solúveis nesse caso pode

aumentar a tolerância, fornecendo carbono para manutenção dos processos celulares (FU et al., 2012b; MITCHELL et al., 2013). Além disso, os tecidos foliares podem sofrer alterações bioquímicas envolvendo maiores acúmulos de substâncias osmoticamente ativas (e. g. prolina e potássio) que atuam para a regulação osmótica e contra os efeitos danosos produzidos por espécies reativas de oxigênio (VERBRUGGEN; HERMANS, 2008; HARTMANN et al., 2013). Por outro lado, a não aclimatação, com taxas constantes da fotossíntese aumenta o risco de desidratação promovendo danos ao metabolismo (MCDOWELL, 2011; SALA et al., 2012; MCDOWELL et al., 2013).

De maneira geral muitos avanços foram feitos no entendimento de como o maior bioma tropical do mundo e um dos mais ricos em diversidade responde à seca (BRANDO et al., 2008; COSTA et al., 2010; BONAL et al., 2016). No entanto, foram encontrados poucos registros de estudos que envolvem ecofisiologia de árvores em floresta primária de terra firme na Amazônia central (ROBERTS; CABRAL; AGUIAR, 1990; CARSWELL et al., 2000; MENDES; MARENCO, 2010; MARENCO et al., 2014). Mesmo com os avanços no conhecimento de como o déficit hídrico afeta o funcionamento das plantas, mecanismos que controlam o ganho de carbono e sobrevivência das espécies sob seca na Amazônia central, em particular em ano de seca extrema (*El Niño*), permanecem pouco compreendidos (MEIR; WOODWARD, 2010; HARTMANN et al., 2015), e limita nossa capacidade de prever adequadamente o futuro dos ecossistemas florestais às mudanças climáticas. Dessa forma, o presente estudo tem como objetivo investigar as diferenças nas relações hídricas e indicar evidências de tolerância à seca em árvores de dossel na Amazônia central em ano de ocorrência do fenômeno climático *El niño* (2015-2016). Por fim, considerando o cenário atual da floresta primária na Amazônia central e suas interações com fatores primários, mecanismos de regulações hídricas e da fotossíntese em diferentes espécies arbóreas foram investigados a partir das seguintes hipóteses: 1) Árvores com menor densidade da madeira podem manter o potencial hídrico foliar constante no período seco. 2) Características morfoanatômicas podem ser diferentes entre grupos funcionais, passando por modificações ao longo dos períodos sazonais de precipitação, podendo ser determinantes na capacidade da manutenção da fotossíntese entre grupos. 3) As altas regulações estomáticas pode reduzir a fotossíntese na estação seca e aumentar consumo dos carboidratos de reservas, e acúmulo de solutos osmorreguladores como prolina e potássio. 4) Árvores com menores $\Psi_{TLP}$, $\Psi\pi$ e $\varepsilon$ podem passar por poucas alterações na condutância estomática no período seco.

## MATERIAL E MÉTODOS

### Localização e caracterização da área de estudo

O estudo foi realizado na Reserva Biológica do Cuieiras, reserva florestal contínua pertencente ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), localizada a 60 km ao norte de Manaus-AM. A vegetação da área é classificada como floresta ombrófila densa de terra firme e as árvores de dossel podem alcançar até 40 metros de altura (CHAMBERS et al., 2004).

O total de precipitação média anual é 2200 mm com a presença de uma estação de baixa precipitação (<100 mm/mês) entre os meses de julho e setembro (Figura 1a). O déficit de saturação de vapor de água é pouco variável no perfil vertical da floresta. O relevo é levemente ondulado com a altura variando entre 60 e 120 m, aproximadamente, entre as regiões de platô e baixio. Com solos pobres em nutrientes, nas regiões de platô o solo possui elevados teores de argila, sendo classificado como latossolo, nas regiões de baixio ocorrem os espodosolos caracterizados pela textura arenosa (LUIZAO et al., 2004).

O clima na região é caracterizado por pouca variação sazonal na temperatura do ar, com médias mensais variando entre 24 e 27 °C, a umidade relativa do ar atinge um valor mínimo de 75% no mês de agosto e um máximo de 92% no mês de abril durante o período de alta precipitação (ARAÚJO, 2002).

*Variáveis ambientais*

A série histórica de precipitação referente a 2000-2013 (Figura 1a), corresponde ao monitoramento da *National Aeronautics and Space Administration* (NASA) (Tropical Rainfall Measuring Mission (TRMM)) (disponível em: Fonte:http://disc2.nascom.nasa.gov/Giovanni/tovas/TRMM_V7.3B43.2.shtml).

A precipitação (Figura 1b; pluviômetro, ARG-100, Environmental Measurements), umidade do solo (Figura 1c; sonda perfilhadora de umidade do solo, PR1, Delta-T Instruments, medida nas profundidades de 5 cm; 10 cm; 20 cm; 30 cm; 40 cm; 100 cm), déficit de pressão de vapor no ar (DPV) (Figura 1d), umidade relativa do ar (Figura 1e termohigrômetro, HMP45AC, Vaisala) e temperatura (Figura 1f. Sensor: resistência de Platina; PT100), são referentes ao ano de 2015 e foram disponibilizados pelo Experimento de Grande Escala da Biosfera-Atmosfera na Amazônia (LBA), (Torre K-34, Latitude: 2° 36' 32.67" S; Longitude: 60° 12' 33.48" W; altitude 130m). Os dados de precipitação,

temperatura, umidade relativa foram coletados a 51 m de altura, acima das copas das árvores. O DPV foi calculado a partir da diferença de pressão de saturação de vapor de água no ar ($e_S$) [$e_S = 0{,}6108\ 10^{\frac{7{,}5\,T}{(237{,}5+T)}}$] e pressão parcial de vapor de água no ar ($e_a$ ) obtida pela equação de Tetens: [$e_a = \frac{UR.e_S}{100}$] sendo, [$DPV = e_S - e_a$] (DE ALVARENGA et al., 2014).

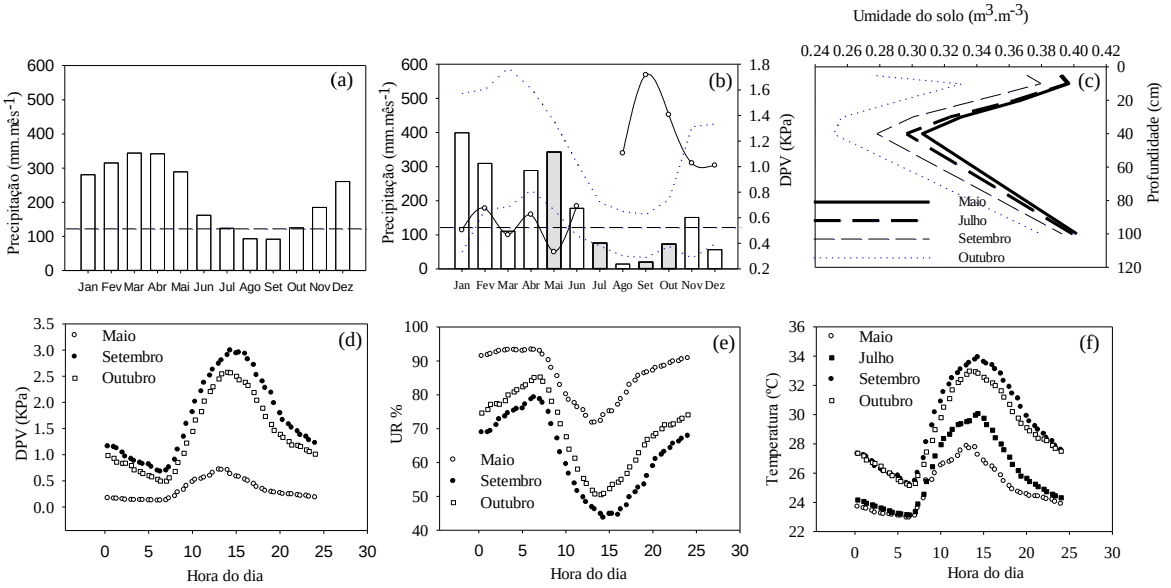


Figura 1: Resumo das variáveis ambientais: **(a)** precipitação mensal média série histórica para área da reserva biológica do Cuieiras [(lat: 2,59º S); (lon: 60,21º W) (1998-2014)], Tropical Rainfall Measuring Mission (TRMM). Dados provenientes do experimento de Grande Escala da Biosfera-Atmosfera na Amazônia (LBA) Torre K-34, reserva biológica do cuieiras [2015]: **(b)** barras indicam precipitação anual acumulada, barras destacadas em cinza indicam os meses que as medidas ecofisiológicas foram realizadas, linha contínua déficit de pressão de vapor no ar ao longo do ano (DPV) [no mês de julho houve falha no sensor de Umidade] e linhas pontilhas são referentes ao máximo e mínimo de precipitação dados TRMM [últimos 15 anos (1998-2014)]. **(c)** Teor de umidade do solo no perfil de 1 m de profundidade [maio, julho, setembro e outubro]. **(d)** DPV ao longo do dia [maio, setembro e outubro]. **(e)** Umidade relativa do ar ao longo do dia [maio, setembro e outubro]. **(f)** Temperatura do ar ao longo do dia [maio, setembro e outubro].

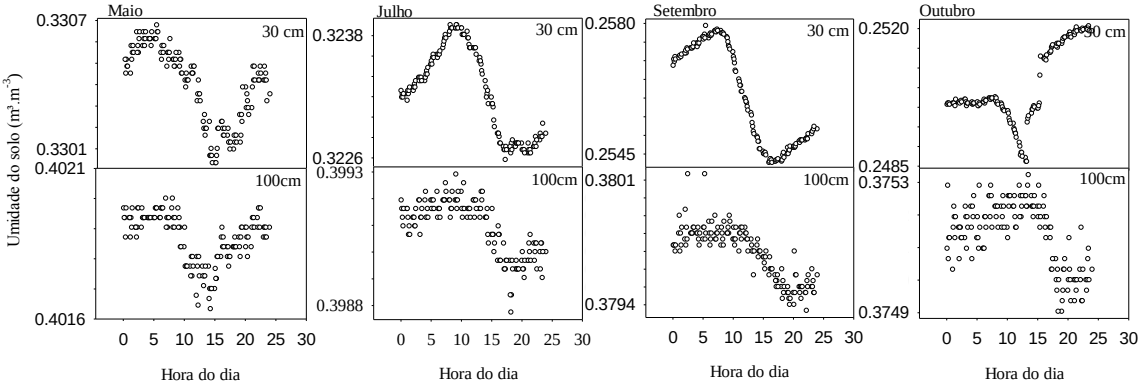


Figura 2: Dados provenientes do experimento de Grande Escala da Biosfera-Atmosfera na Amazônia (LBA) Torre K-34, reserva biológica do Cuieiras [(lat: 2,59º S); (lon: 60,21º W), 2015]. Parte superior da figura: teor de umidade ao longo do dia na camada de 20 cm no solo. Parte inferior da figura: teor de umidade ao longo do dia na camada de 100 cm no solo.

A densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (PPFD) foi medida durante 5±1,5 dias em maio, julho setembro e outubro [MQS-B sensor (ULM-500 logger, Heinz Walz)] o sensor foi instalado a 52 m de altura, acima das copas das árvores.

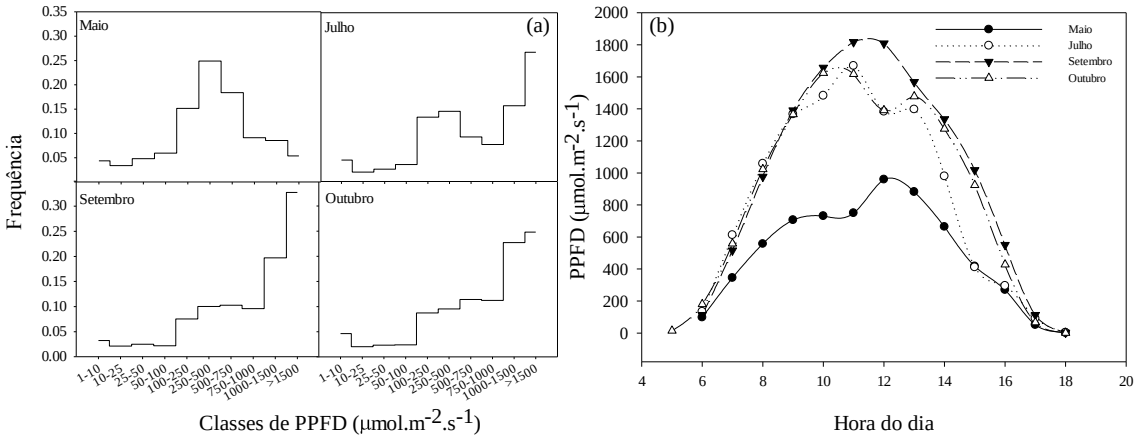


Figura 3. Valores de densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativo (PPFD) para reserva biológica do Cuieiras [(lat: 2,59º S); (lon: 60,21º W)] **(a)** Frequência de PPFD [maio, julho, setembro e outubro]. **(b)** PPFD ao longo do dia [maio, julho, setembro e outubro].

## Coletas e medidas

As coletas de dados foram realizadas em 11 árvores de dossel (Tabela 1) nos meses de maio, julho, setembro e outubro de 2015. Em função de grande ocorrência de chuva em campo no mês de maio não foi possível realizar todas as análises previstas mas, foi possível

iniciar o monitoramento do potencial hídrico (Tabela 2). Para efeito de esclarecimento de terminologias o mês de maio corresponde a estação chuvosa, julho é o período de transição da estação chuvosa para seca, setembro corresponde a estação seca e outubro corresponde a transição da estação seca para chuvosa em ano de seca comum (Figura 1a).

No ano da realização dessa pesquisa (2015), ocorreu o evento de *El Niño* (Figura 1b). Notavelmente, esses eventos são caracterizados por períodos de pouca precipitação na Amazônia, verificou-se que o *El Niño* de 2015-2016 está registrado entre os três eventos mais graves monitorados desde 1950 segundo a *World Climate Services Programme* (WCSP). Outros eventos graves de *El Niño* ocorreram nos anos de 1982-1983, 1997-1998 conforme os dados da WCSP. Assim, no presente estudo os meses de setembro e outubro correspondem a estação seca conforme a Figura 1b.

Tabela 1 Descrição das árvores estudadas, altura que foram realizadas as medidas nas folhas (AF), altura total da árvore (AT), diâmetro a 1,30 m do solo (DAP), densidade da madeira (σ) e ranque de biomassa.

| **N** | **Nome científico** | **Família** | **AF** | **AT** | **DAP** | **σ*** | ***Rank* Biomassa**** |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | **(m)** | | **(cm)** | **(g/cm³)** | |
| 1 | *Vantanea macrocarpa* | Humiriaceae | 20,7 | 23,8 | 27 | 0,83 | 308 |
| 2 | *Swartzia tomentifera 1* | Fabaceae | 21,2 | 22,4 | 25 | 0,84 | 343 |
| 3 | *Eschweilera truncata* | Myrtaceae | 21,1 | 21,4 | 13 | 0,69 | 35 |
| 4 | *Mezilaurus itauba* | Lauraceae | 19,4 | 21 | 20 | 0,73 | 214 |
| 5 | *Blepharocalyx* sp | Fabaceae | 20,4 | 20,4 | 19 | 0,38 | 532 |
| 6 | *Swartzia tomentifera* 2 | Fabaceae | 21,2 | 27,4 | 30 | 0,84 | 343 |
| 7 | *Humiriastrum* sp. | Humiriaceae | 20 | 26,8 | 23 | 0,67 | 928 |
| 8 | *Licania micrantha* | Chrysobalanaceae | 21 | 23,5 | 22 | 0,82 | 160 |
| 9 | *Matayba* sp. | Sapindaceae | 20 | 20 | 14 | 0,75 | 958 |
| 10 | *Scleronema micranthum* 1 | Malvaceae | 22 | 32,5 | 61 | 0,62 | 4 |
| 11 | *Scleronema micranthum* 2 | Malvaceae | 23 | 30 | 44 | 0,62 | 4 |

* (ZANNE et al., 2009). Global wood density database.

** (FAUSET et al., 2015). Hyperdominance in Amazonian forest carbon cycling.

Tabela 2: Relação de características analisadas e respectivos meses de coleta para o ano de 2015.

| *Característica* | *Meses de 2015* |
|---|---|
| Fenologia foliar | Abril, maio, julho, agosto, setembro e outubro |
| Ritmo diário de $\Psi_{folha}$ | Maio, julho, setembro e outubro |
| Massa foliar específica (LMA) | |
| Potássio ($K^+$) | |
| Trocas gasosas ($P_{max}$; E; gs) | Julho, setembro e outubro |
| Carboidratos não estruturais foliares | |
| Prolina | |
| Anatomia foliar | Maio |
| Curva pressão-volume | Setembro |
| Densidade da madeira | |

As 11 árvores amostradas foram acessadas por meio de uma passarela instalada na copa das árvores a 20 metros de altura. Foram utilizadas folhas maduras de galhos completamente expostos ao sol, sem ataque de herbívoros e sem epifilas. As árvores estudadas representam espécies e gêneros hiperdominantes na Amazônia, os gêneros *Eschweilera*, *Licania* e *Swartzia* estão entre as 20 espécies mais dominantes (FAUSET et al., 2015). Na Amazônia central as espécies *Scleronema micranthum* e *Eschweilera truncata* se destacam na posição do *rank* de biomassa (Tabela 2). As 11 árvores estudas são representantes de 3% do total de biomassa para Amazônia central (FAUSET et al., 2015).

**Fenologia foliar**

Para determinar as taxas de lançamentos e perda de folhas, foram usados nove ramos marcados de cada árvore e todas as folhas do galho foram contadas. À medida que houve o lançamento ou queda de folha, os registros eram realizados. O monitoramento foi realizado mensalmente conforme metodologia de Reich et al., (2004), inicialmente as folhas foram marcadas com pequenas placas de plástico e numeradas, conforme cada novo lançamento era realizada novas marcações, o acompanhamento foi feito em cadernos com representações individuais dos galhos, as quedas também foram contabilizadas.

Para algumas espécies (Figura 4a) entre os meses de julho e agosto acontece alto evento de lançamento e queda de folhas, com mais de 80% de troca foliar concentrada nesses meses. Essas espécies são classificadas com *flush* foliar. Espécies com o pico de abscisão e lançamento foliar podem contribuir para mudanças substanciais no índice de área foliar (LAI), e a variação de lançamento e perda de folhas nas copas são considerados em modelos

de sazonalidade de produtividade primária bruta (DOUGHTY; GOULDEN, 2008; RESTREPO-COUPE et al., 2013).

Outro grupo de espécies (Figura 4b) possui lançamentos distribuídos entre abril e outubro, mas estão abaixo de 50% de renovação foliar, com exceção de *Matayba* sp. que possui 60% de queda entre os meses de julho e agosto, no entanto possui troca de folhas distribuída ao longo do ano, essas espécies são classificadas sem *flush* foliar.

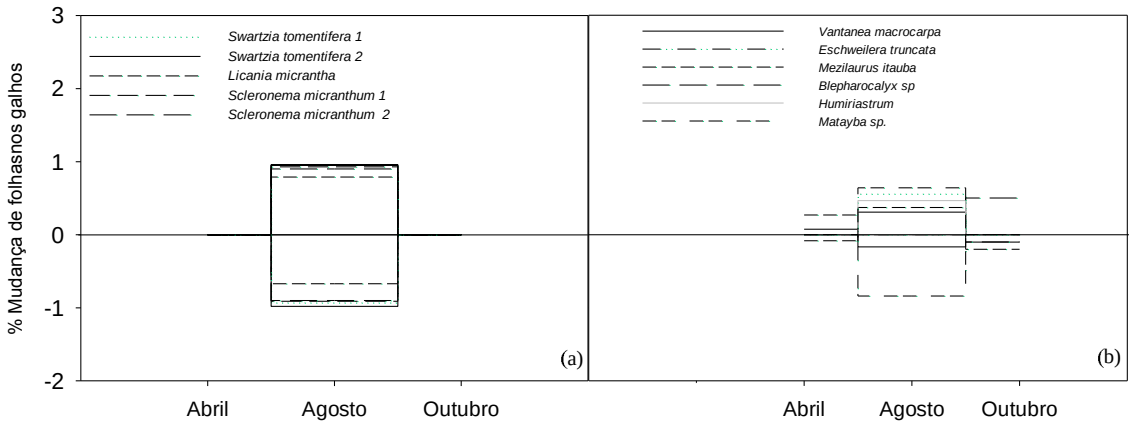


Figura 4: Eventos relacionados à mudança foliar em pontos percentuais na transição da chuva-seca [n=9]. Valores positivos indicam lançamentos, valores negativos indicam quedas **(a)** árvores que estão acima de 80% de renovação foliar concentrada em julho e agosto **(b)** árvores que possuem renovação foliar abaixo de 50% distribuídas entre abril e outubro.

**Potencial hídrico foliar**

O trabalho de campo consistiu na coleta de três folhas em seis diferentes horários de curso diário: 6:00, 8:00, 10:00 12:00, 14:00 e 16:00, foi utilizado bomba de pressão do modelo 3005-1422 (Soil Moisture Equipment Corp, USA) (SCHOLANDER et al., 1964 e TURNER,1981). O tempo de coleta de uma folha esteve entre 2-13 segundos, o tempo de medida foi de 3±0,5 minutos, para reduzir artefatos relacionados a perda de água no momento da medida a câmera de pressão foi umedecida com auxílio de papel toalha, as medições foram realizadas na passarela.

**Densidade da madeira e massa foliar específica**

A densidade da madeira foi medida pelo método de deslocamento de água usando três segmentos terminais do ramo de cada espécie. Após a remoção da casca, foi calculada a densidade pela razão da massa seca (secas em estufa a 60° C até peso constante) pelo o volume da amostra. O volume foi estimado a partir das amostras saturadas que ficaram 12

horas em água destilada para garantir a completa saturação. Posteriormente, o segmento da amostra foi submerso em recipiente com água destilada adaptado em uma balança analítica. A amostra foi posicionada de forma fixa sem tocar nas paredes do recipiente e mantida submersa com auxílio de uma pequena agulha. A massa registrada na balança representa o volume de água deslocado pela amostra, que foi multiplicado pela densidade de água, para obtenção do volume da amostra (BUCCI et al., 2012).

Para obtenção da massa foliar específica (LMA) foram coletadas três folhas por espécie para medir a área foliar usando um escâner portátil (CI-202 Portable laser leaf área meter Bio-Science). Posteriormente, essas folhas foram secas em estufa a 60º C até obtenção de massa constante. A partir da relação entre massa seca e área foliar foi calculado o LMA.

**Anatomia foliar**

Para o estudo anatômico foram usados cortes transversais e mensurados: espessura de epiderme superior e inferior, espessura de parênquima lacunoso e paliçádico, além disso, foi procedido a dissociação da epiderme e quantificados número de estômatos e células epidérmicas. Em campo foram coletadas três folhas por espécie, com boas características fitossanitárias e completamente expandidas. As folhas foram fixadas durante 72 horas em FAA 50% e armazenadas em álcool 70% até realização dos cortes e dissociação da epiderme. Para os cortes transversais secções das amostras foram obtidas com auxílio de micrótomo nas espessuras de 15-25 µm e, posteriormente, coradas utilizando-se a dupla coloração com azul de astra e fucsina básica, depois foram desidratadas em série alcoólica. Três cortes por folha foram feitos variando em regiões basais e medianas no sentido do pecíolo, as lâminas foram montadas com glicerina. Para dissociação da epiderme segmentos da folha foram colocados em estufa durante 24 horas em solução de Franklin (v:v) (KRAUS; ARDUIN, 1997). O material processado foi analisado em microscópio de luz (Zeiss Axioskop 2; Zeiss, Jena, Alemanha) e documentado (Zeiss Axio Cam MRC) as medidas das sessões transversais foram feitas com uso do programa ANAT QUANTI 2.0 (AGUIAR et al., 2007).

**Trocas gasosas**

A determinação das taxas de fotossíntese à luz saturante ($P_{max}$), transpiração (E) e condutância estomática (gs) foram realizadas com analisador de gás infravermelho portátil, de sistema aberto LI-COR 6400 (Li−Cor, Nebraska, USA). Uma folha por árvore foi usada para obtenção dos dados, os valores dos parâmetros de trocas gasosas ($P_{max}$, E e gs) máximos

sempre aconteciam entre 8:00-11:00 horas. O aparelho foi ajustado com uma densidade de fluxo de fótons saturante (PPFD) de 2000 µmol $m^{-2}$ $s^{-1}$, fluxo de $CO_2$ de 400 µmol s-1, concentração de $CO_2$ em torno 400±4 µmol $mol^{-1}$, temperatura de 31º±1 C e vapor de $H_2O$ com 21±1 mmol $mol^{-1}$ (SANTOS JR. et al., 2006). A eficiência no uso da água foi obtida pela razão: $EUA = \frac{P_{max}}{E}$. A eficiência intrínseca no uso da água foi calculada pela razão: $EIUA = \frac{P_{max}}{gs}$ (NOGUEIRA et al., 2004).

**Características hídricas dos tecidos foliares**

A partir de leituras realizadas em três folhas por espécie foram construídas as curvas pressão-volume utilizando a técnica de secagem em bancada (TURNER, 1988). As folhas foram coletadas entre 7:00 e 8:00 da manhã para garantir a hidratação, em seguida deixadas de 4-6 h em ambiente saturado de água e escuro. Durante a fase inicial das medições a perda de água é rápida dessa forma o sincronismo das medições de massa foliar e potencial hídrico foram estabelecidos de modo a coletar de 4-6 pontos na fase não linear da curva e de 3-7 pontos na fase linear (pós perda de turgescência). As medidas de potencial hídrico foram realizadas usando bomba de pressão 600D (PMS, Pressure Chamber Instrument, Oregon, USA) e as folhas foram pesadas em balança analítica. O conteúdo relativo de água na célula saturada (SWC), conteúdo relativo de água na célula no ponto de perda de turgescência ($RWC_{TLP}$), potencial osmótico em plena turgescência ($\Psi\pi$), potencial hídrico foliar no ponto de perda de turgescência ($\Psi_{TLP}$), módulo de elasticidade da parede celular ($\varepsilon$) e capacitância da célula (CFT) foram calculados usando uma rotina de ajuste de curva pressão volume estabelecida por Sack e Pasquet-Kok (2011) (Procedimento no *site*: prometheuswiki.publish.csiro.au).

**Açúcares solúveis totais e amido foliares**

Para a determinação dos carboidratos, as folhas foram coletadas durante a manhã e armazenadas em recipiente térmico com gelo, visando manter as reações metabólicas em nível basal e não influenciar a degradação dos açúcares. A partir de três folhas secas em estufa foi obtido um pó fino para posterior análise. Os carboidratos solúveis foram extraídos conforme metodologia proposta por Passos (1996), 20 mg de material seco em 1mL de etanol aquoso 80% (v: v) usando micro túbulos de polietileno. A mistura foi mantida em banho-maria a 95º C durante 30 minutos, posteriormente as amostras foram centrifugadas a 3000 rpm durante 5 min a 4º C. O sobrenadante foi recolhido e o precipitado foi submetido a mais

três extrações com etanol aquoso 80% (v: v). O sobrenadante foi purificado em uma solução bifásica de clorofórmio-água (15:15), sendo recuperada a parte da solução purificada (sem lipídeos e clorofila). A solução foi colada em estufa de circulação forçada a 60º C até evaporação total da fase aquosa. Posteriormente, foi adicionado 1 mL de água destilada para quantificação. O amido foi extraído do precipitado restante após a extração com etanol, com 10 mL de ácido perclórico 35% (v/v) e centrifugado a 10.000 rpm durante 15 min, a 25º C, recolhendo-se o sobrenadante. Os açúcares solúveis total (AST) e amido das folhas foram determinados seguindo o método fenol-sulfúrico a leitura espectrofotométrica foi feita na absorbância de λ= 490 nm (DUBOIS et al., 1956). A estimativa de açúcares solúveis totais e amido foram feitas utilizando-se equação ajustada com curva padrão de glicose (Sigma).

**Prolina**

Os teores de prolina das folhas foram determinados utilizando a metodologia descrita por Bates et al., (1973). O material foi coletado pela manhã e, imediatamente, colocado em caixa térmica com gelo, três folhas por planta, depois o material fresco foi moído em almofariz usando nitrogênio líquido até obtenção de um pó fino. Cerca de 0,1 g da amostra foi homogeneizada com ácido sulfossalicílico 3% e o sobrenadante foi submetido a presença de ninidrina e o produto da reação lido em espectrofotômetro no comprimento de onda λ=520 nm. A concentração de prolina livre foi calculada a partir de equação ajustada utilizando prolina (Sigma) como um padrão.

**Teores foliares de potássio**

Três folhas por árvores foram coletadas e secas em estufa a 65º C até massa constante, posteriormente foram moídas até a obtenção de um pó fino. Para a determinação das concentrações potássio 0,5 g de matéria seca foram submetidas à digestão nitro-perclórica, com temperatura ajustada de 50 em 50º C até 210º C, em intervalos de 20 minutos, até digestão completa. Na sequência, os teores de potássio foram determinados por espectrofotometria de absorção atômica (Perkin Elmer 1100B, Uberlingen, Alemanha) (MIYAZAWA et al., 1999).

**Analises estatísticas**

Para todas as análises os dados foram testados para verificar premissa de normalidade (teste de Kolmogrov-Sminov) e homogeneidade das variâncias (teste de Hartley). Análises de variância mista foram realizadas para testar se houveram alterações

nos parâmetros hídricos ($\Psi_{min}$ e $\Psi_{6:00}$), morfo-anatômicos (LMA), das trocas gasosas ($P_{max}$, gs, E, EIUA e EUA), teores de carboidratos (AST e amido) e teores dos osmorreguladores (prolina e potássio) ao longo dos períodos sazonais de precipitação e entre os dois grupos de espécies ($P < 0,05$), quando a premissa de esfericidade não foi atendida, foi procedido a correção de Grenhouse-Geisser Epsilon. Para testar a hipótese 1) foi realizado teste T-Student para comparar se havia diferenças na densidade da madeira entre os grupos, posteriormente a partir da Anova mista foi procedido teste *post hoc* em $\Psi_{min}$ e $\Psi_{6:00}$ para verificar as diferenças no comportamento hídrico ($P<0,05$), também foi realizado ajuste de regressão linear entre $\Psi_{min}$ e densidade da madeira. A partir da Anova mista foi possível testar a hipótese 2) e verificar as variações no LMA ao longo dos períodos sazonais de precipitação e entre os grupos. Para verificar se os grupos eram diferentes nas características morfológicas foi procedido teste T-*Student* para os parâmetros anatômicos (Ie; De; Es; Pp; Pl; Ei; Esf; Esm). Para testar a hipótese 3) a partir da análise de variância dos parâmetros $P_{max}$, gs, E, EIUA, EUA, AST, amido, prolina e potássio foi possível verificar as variações ao longo dos períodos sazonais de precipitação e entre os grupos, para os parâmetros que deram resultados significativos foram procedidos testes post hoc ($P < 0,05$). A partir da Anova foi possível testar a hipótese 4) e verificar as variações gs ao longo dos períodos sazonais de precipitação e entre os grupos. Para verificar as diferenças de $\Psi\pi$, $\Psi_{TLP}$ e $\varepsilon$ entre os grupos foi procedido teste T-*Student* ($P<0,05$). O programa estatístico utilizado nas análises dos dados foi o Statistica versão 9.0 (StatSoft Inc., 2010 East 14th Street, Tulsa, OK, USA).

## RESULTADOS

### Condição hídrica das árvores

A progressão diária de $\Psi_{folha}$ ao longo dos períodos sazonais de precipitação assumiu comportamento esperado, de maneira geral, houve tendência de aumento de $\Psi_{min}$ com 7% e 15% em setembro e outubro, respectivamente, e no adiantamento em outubro para às 10 horas, indicando antecipação do fechamento estomático (Figura 5). O aumento de $\Psi_{min}$ em setembro e outubro meses característicos da estação seca, com 20 e 73 mm de precipitação respectivamente (Figura 1b), acontece em função do comportamento diferenciado dos dois grupos de espécies.

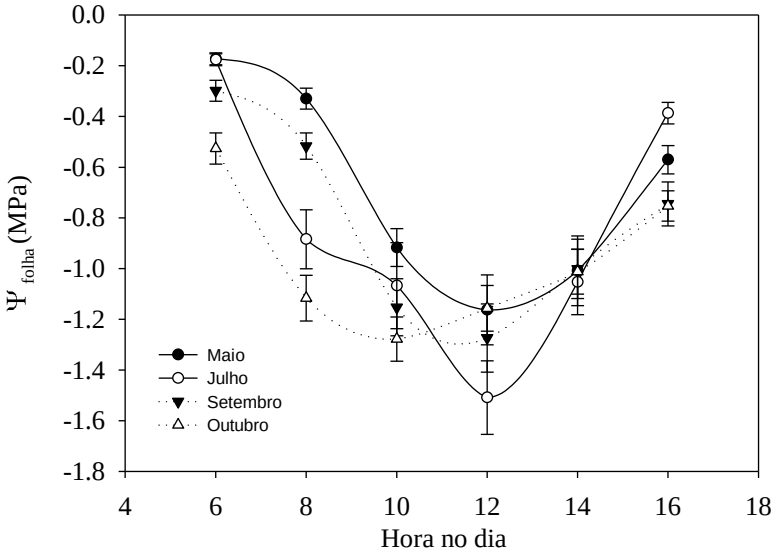


Figura 5: Progressão diária do potencial hídrico foliar [n=11]. Linhas contínuas são meses chuvosos; linhas pontilhadas são meses secos. Barras verticais são referentes ao erro padrão da estimativa.

A dinâmica diária do $\Psi_{folha}$ entre os dois grupos de espécies se comportou de forma diferente. Espécies com *flush* assumiram tendências de aumento do $\Psi_{folha}$ na estação seca (Figura 6). O menor $\Psi_{min}$ reportado no ano foi em julho, e curiosamente no campo nos meses de julho-agosto as árvores com *flush* ocorreu um pico de lançamento e perda de folhas (Figura 3). O comportamento diário de $\Psi_{min}$ das espécies com *flush* ao longo dos períodos sazonais de precipitação parece ser modulado pela gradação do conteúdo de água no meio, isso pode ser verificado pelos resultados de $\Psi_{min}$ que em maio ocorre às 14:00, em julho às 12:00, em setembro e outubro às 10:00. Enquanto as espécies sem flush alteram $\Psi_{min}$ para às 10:00 somente em outubro.

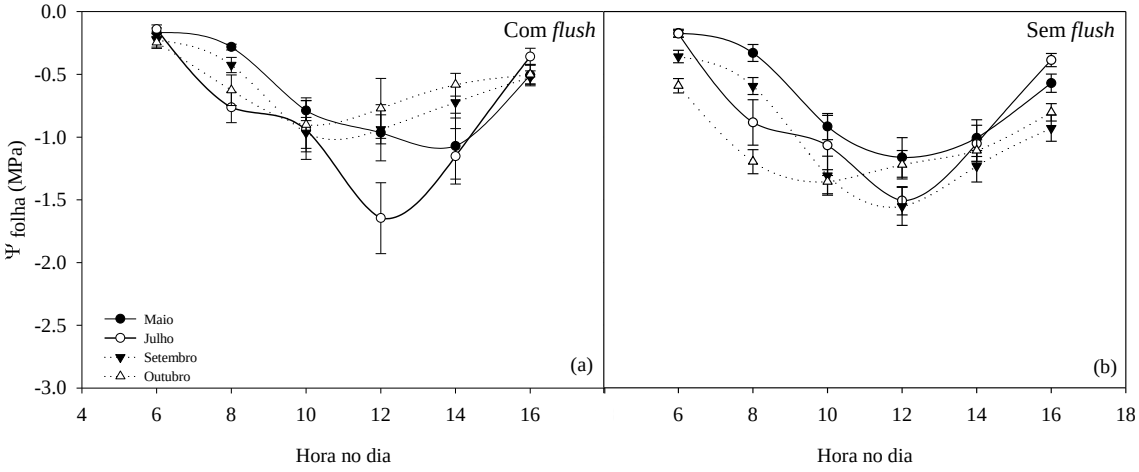


Figura 6: Progressão diária do potencial hídrico foliar **(a)** árvores com *flush* [n=5] **(b)** árvores sem *flush* [n=6]. Linhas contínuas são meses chuvosos; círculo fechado: maio, círculos abertos: julho, linhas pontilhadas são meses secos. Barras verticais são referentes ao erro padrão da estimativa.

O efeito para o período de avaliação foi significativo, de modo que $\Psi_{6:00}$ reduz significativamente nos meses de setembro e outubro (Figura 7). Em relação ao efeito principal para os dois grupos de espécies também foi significativo para $\Psi_{6:00}$, indicando que espécies com *flush* possuem $\Psi_{6:00}$ menores (menos negativo) que espécies sem *flush* (Tabela 3). A interação significativa entre os períodos com os grupos indica que o efeito da redução do $\Psi_{6:00}$ acontece de forma diferente para os grupos com e sem *flush*. Espécies com *flush* não reduzem significativamente o $\Psi_{6:00}$ em outubro, mas as espécies sem *flush* são fortemente influenciadas pela redução de $\Psi_{6:00}$ (Figura 7).

O efeito período foi significativo de modo que $\Psi_{min}$ foi reduzido significativamente em julho (Figura 7). O efeito principal para os grupos não foi significativo para $\Psi_{min}$, isso significa que independente do grupo ás árvores possuem iguais $\Psi_{min}$ (Tabela 3). A interação significativa entre os períodos com os grupos indica que o efeito da redução de $\Psi_{min}$ acontece de forma diferente para os grupos, espécies sem *flush* possuem tendência de aumentar o $\Psi_{min}$ em setembro e outubro (meses considerados secos), mas as espécies com *flush* assumiram aumento pronunciado de $\Psi_{min}$ na estação seca (Figura 7).

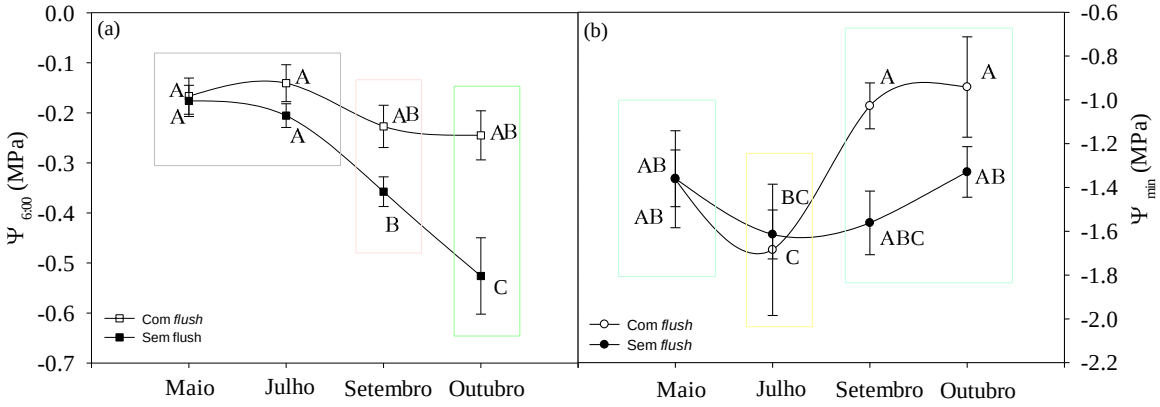


Figura 7 Progressão anual do potencial hídrico **(a)** Potencial hídrico às 6:00 ($\Psi_{6:00}$) [Com flush (n=5); sem *flush* (n=6)] **(b)** Potencial hídrico mínimo ($\Psi_{min}$) [com *flush* (n=5); sem *flush* (n=6 )]. Retângulos com cores iguais indicam médias iguais para o efeito principal dos meses. Médias seguidas de letas iguais indicam valores iguais considerando interação, Teste de Duncan α>0.05. As barras verticais são referentes ao erro padrão da estimativa.

Tabela 3: Análises de variâncias considerando meses [maio, julho, setembro e outubro], grupos [com *flush* (n=5); sem *flush* (n=6)] e interação dos meses com os grupos, para as variáveis: potencial hídrico foliar mínimo ($\Psi_{min}$), potencial hídrico às 6:00 ($\Psi_{6:00}$).

| | *Meses* | *Grupo* | *Meses*Grupo* |
|---|---|---|---|
| | P | P | P |
| $\Psi_{6:00}$ (MPa) | **0,000** | **0,012** | **0,031** |
| $\Psi_{min}$ (MPa) | **0,002** | 0,195 | **0,056** |

**Densidade da Madeira**

A densidade da madeira foi diferente entre os dois grupos de espécies, sendo que as árvores sem *flush* possuem maior densidade da madeira (Figura 8).

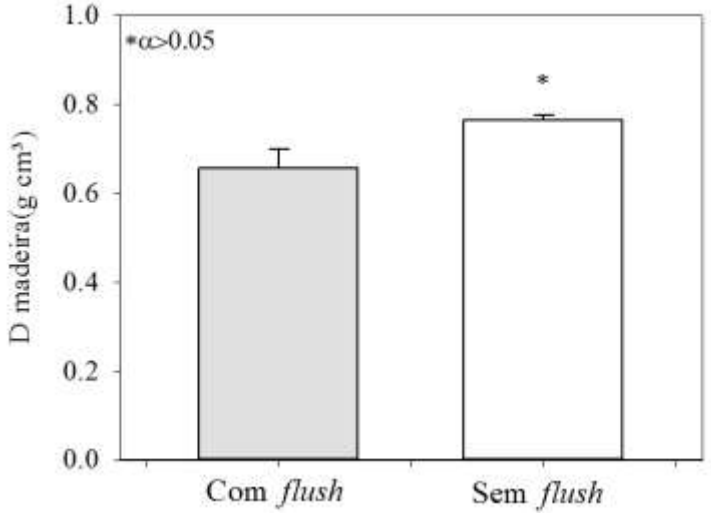


Figura 8: Densidade da média dos grupos com *flush* [($\bar{x}$: 0,65) n=5] e sem *flush* [($\bar{x}$: 0,76) n=6]. Valor significativo pelo teste T-Student (P: 0,023).

**Estrutura anatômica foliar**

Não houve diferença significativa no efeito principal nos períodos para o LMA indicando que as árvores não alteram sua massa foliar específica ao longo dos períodos sazonais de precipitação (P: 0,13). Também não ocorreu variação significativa no efeito principal dos grupos, com e sem *flush* (P: 0,97), e isso se repetiu para interação entre os meses (maio, julho, setembro e outubro) com os grupos (com e sem *flush*) indicando que o grupo não influencia a redução LMA ao longo dos períodos sazonais de precipitação (P: 0,60). Não foi possível detectar diferenças significativas entre os grupos para os parâmetros anatômicos Ie, De, Es, Pp, Pl, Ei, Esf e Esm (Tabela 4).

Tabela 4: Teste T-*Student* para parâmetros anatômicos entre os grupos de espécies estudadas. Constituindo, índice estomático (Ie), densidade de estômatos (De), epiderme superior (Es), parênquima paliçádico (Pp), parênquima lacunoso (Pl), epiderme inferior (Ei), espessura da folha (Esf) e espessura do mesófilo (Esm) [Em maio, com *flush* (n=5); sem *flush* (n=6)].

| | $\bar{x}$ *Sem Flush* | $\bar{x}$ *Com Flush* | *P* |
|---|---|---|---|
| Ie (%) | 12,784 | 14,585 | 0,545 |
| De (mm²) | 333,285 | 417,105 | 0,486 |
| | (µm) | | |
| Es | 20,641 | 22,611 | 0,620 |
| Pp | 57,707 | 51,528 | 0,599 |
| Pl | 118,946 | 111,619 | 0,608 |
| Ei | 16,503 | 17,302 | 0,735 |
| Esf | 213,797 | 203,061 | 0,699 |
| Esm | 176,653 | 163,147 | 0,561 |

**Fisiologia foliar**

*Trocas gasosas*

Os parâmetros de trocas gasosas sofreram consideráveis reduções ao longo dos períodos sazonais de precipitação com queda pronunciada na estação seca. $P_{max}$ reduziu 6,5 % em setembro, e 33,6% em outubro com relação a julho. Com relação a E as reduções foram de 13,4% em setembro e 47,3% outubro. Para os valores de gs verificou-se a redução em setembro foi de 23,5% e 55,9% em outubro (Figura 9). O efeito principal para variação de $P_{max}$, gs e E revelam uma redução significativa apenas em outubro com relação a julho e setembro (Tabela 5). A EUA aumentou 2% em setembro e 19% em outubro, e a EIUA teve aumento de 11% em setembro e 34% em outubro quando comparado com julho. No entanto não houve efeito significativo na variação desses parâmetros longo dos períodos sazonais de precipitação (Tabela 5). Não foi encontrado variação significativa no efeito principal dos grupos, com e sem *flush*, para os parâmetros de trocas gasosas, indicando que eles são basicamente iguais entre si. A ausência de variação significativa na interação entre os meses (julho, setembro e outubro) com os grupos (com e sem *flush*) sugere que o grupo não influencia a redução de $P_{max}$, gs e E ao longo dos períodos sazonais de precipitação.

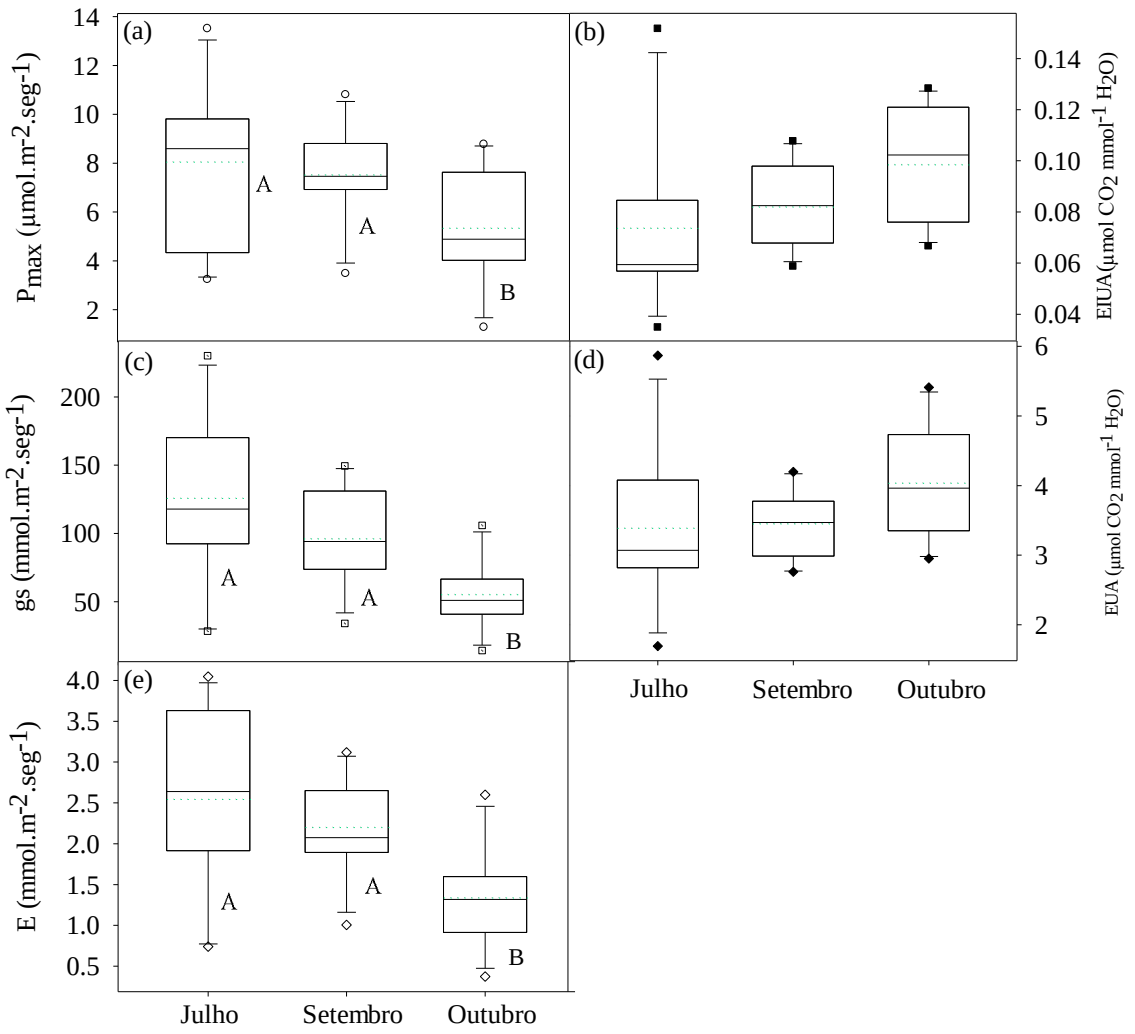


Figura 9: Parâmetros de trocas gasosas em função de período sazonal de precipitação [n=11] **(a)** Fotossíntese máxima ($P_{max}$) **(b)** Eficiência no uso da água (EUA) **(c)** transpiração (E) **(d)** Eficiência intrínseca no uso da água (EIUA) **(e)** Condutância ($g_s$). As barras de erro representam do 5º-95º percentil a área do box representa do 25º-75º percentil. Círculos, diamantes e quadrados indicam *outliers*; linha contínua no interior do box-plot: mediana, linha pontilhada: média. Box seguidos da mesma letra não são diferentes, Teste de Duncan $\alpha>0.05$.

Tabela 5: Análises de variâncias considerando meses (julho, setembro e outubro), grupos [com *flush* (n=5); sem *flush* (n=6)] e interação dos meses com os grupos, para as variáveis: fotossíntese máxima ($P_{max}$), transpiração (E), condutância (gs), eficiência no uso da água (EUA), eficiência intrínseca no uso da água (EIUA).

| | *Meses* | *Grupo* | *Meses*Grupo* |
|---|---|---|---|
| | P | P | P |
| $P_{max}$ (µmol m-² s-¹) | **0,003** | 0,912 | 0,806 |
| E (mmol m² s-¹) | **0,001** | 0,876 | 0,984 |
| gs (mmol m² s-¹) | **0,001** | 0,948 | 0,761 |
| EUA (µmol mmol s-¹) | 0,192 | 0,957 | 0,875 |
| EIUA (µmol mmol s-¹) | 0,103 | 0,961 | 0,972 |

*Relação potencial hídrico e trocas gasosas*

Os grupos possuem diferentes relações de $\Psi_{min}$ e $\Psi_{6:00}$ com a transpiração. Espécies sem *flush* reduziram a transpiração em resposta da redução de $\Psi_{6:00}$ e não possuem relação entre $\Psi_{min}$ para as taxas de E (Figura 10). Isso reforça o resultado significativo da interação de entre os grupos e os meses para $\Psi_{6:00}$. Enquanto que espécies com *flush* possuem comportamento oposto, não possuem relação entre $\Psi_{6:00}$ em respostas as taxas de E, isso pode ser um indicativo que essas espécies se recuperam bem a noite. Por outro lado, a relação negativa de $\Psi_{min}$ e as taxas de E, pode indicar de sensibilidade estomática, especialmente, na estação seca (Figura 10).

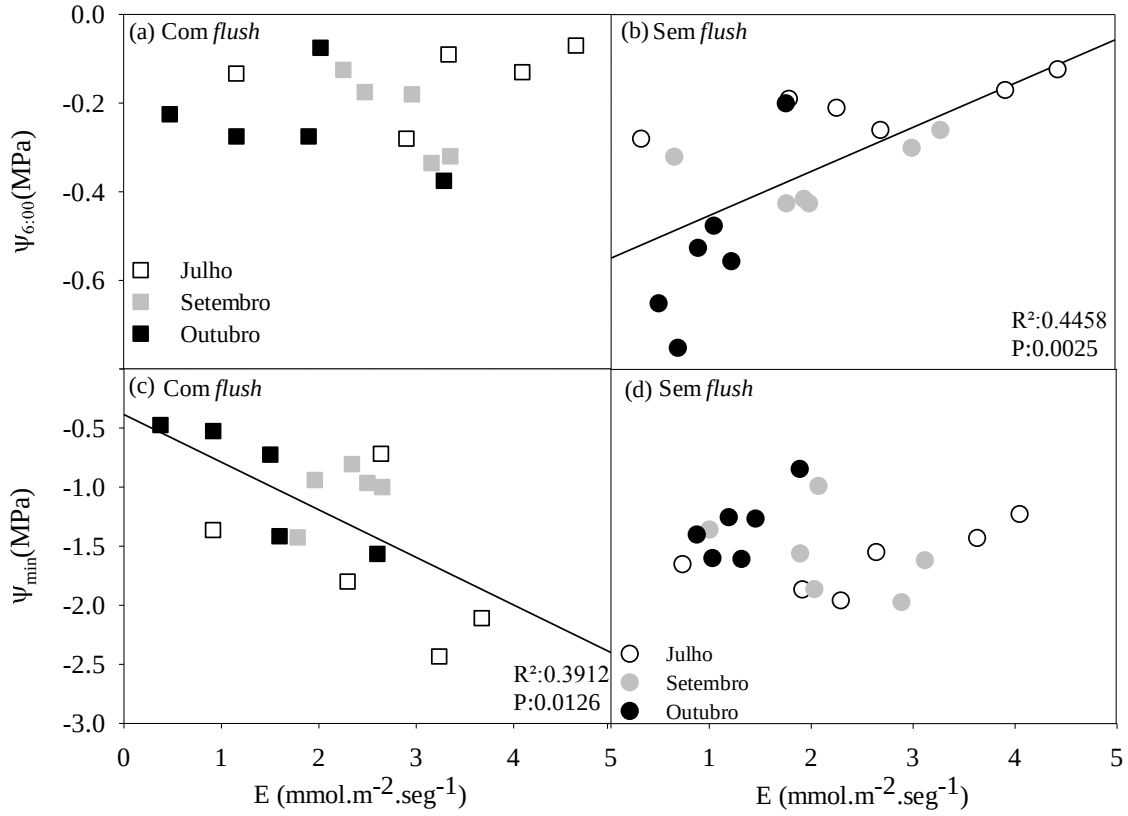


Figura 10: Relação de transpiração (E) e **(a)** Potencial hídrico às 6:00 ($\Psi_{6:00}$) em espécies com *flush* **(b)** Potencial hídrico às 6:00 ($\Psi_{6:00}$) em espécies sem *flush* $y = -0{,}6086 + 0{,}1227x$ **(c)** Potencial hídrico mínimo ($\Psi_{min}$) para espécies com *flush* $y = -0{,}3854 - 0{,}4031x$ ao em julho, setembro e outubro **(d)** Potencial hídrico mínimo ($\Psi_{min}$) sem *flush*; □São espécies com *flush*;○ São espécies sem *flush*. □○ Brancos, cinzas e pretos são julho, setembro e outubro respectivamente.

A fotossíntese máxima foi fortemente relacionada com a condutância estomática nas árvores estudadas (Figura 11). Mas, a condutância foi influenciada negativamente pela alteração de potencial hídrico ao longo dos períodos sazonais de precipitação $\Delta\Psi_{min\text{-}6:00}$. Essas relações sugerem que as reduções no estado de hidratação das folhas podem levar a limitação da condutância estomática (Figura 11).

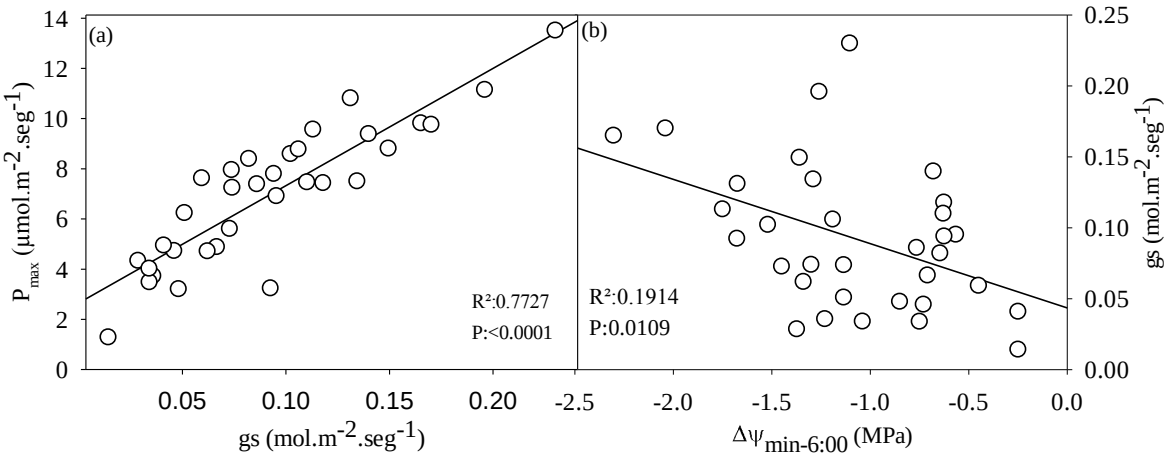


Figura 11: Relação entre condutância estomática (gs) e **(a)** fotossíntese máxima ($P_{max}$); ao longo dos períodos sazonais de precipitação $y = 2{,}6540 + 46{,}7098x$ [incluindo julho, setembro e outubro] **(b)** e potencial hídrico mínimo a partir do potencial das 6:00 horas ($\Delta\Psi_{min\text{-}6:00}$) ao longo dos períodos sazonais de precipitação $y = 0{,}0436 - 0{,}0453x$ [incluindo julho, setembro e outubro].

*Traços hídricos dos tecidos foliares*

Para os dois grupos não houveram diferenças significativas para os parâmetros dos tecidos das folhas SWC, RWC, $\Psi_{TLP}$, $\Psi\pi$, ε e CFT (Tabela 6). Apesar dos grupos não diferirem o $\Psi_{TLP}$ é relacionado com o potencial hídrico mínimo de todas as espécies (Figura 12).

Tabela 6: Teste T-*Student* aplicados aos parâmetros estruturais das folhas entre os grupos. Sendo, conteúdo relativo de água na célula saturada (SWC), conteúdo relativo de água na célula no ponto de perda de turgescência ($RWC_{TLP}$), Potencial osmótico em plena turgescência ($\Psi\pi$), potencial hídrico foliar no ponto de perda de turgescência ($\Psi_{TLP}$), módulo de elasticidade da parede celular (e) e capacitância da célula (CFT) [Em setembro, com *flush*; (n=5); sem *flush* (n=6)].

| | $\bar{x}$ *Sem Flush* | $\bar{x}$ *Com Flush* | *P* |
|---|---|---|---|
| SWC % | 1,037 | 1,177 | 0,329 |
| $RWC_{TLP}$ % | 77,562 | 91,079 | 0,189 |
| | MPa | | |
| $\Psi\pi$ | -1,951 | -1,632 | 0,357 |
| $\Psi_{TLP}$ | -2,387 | -1,959 | 0,256 |
| ε | 17,318 | 13,676 | 0,268 |
| $CFT^{-1}$ | 0,063 | 0,052 | 0,175 |

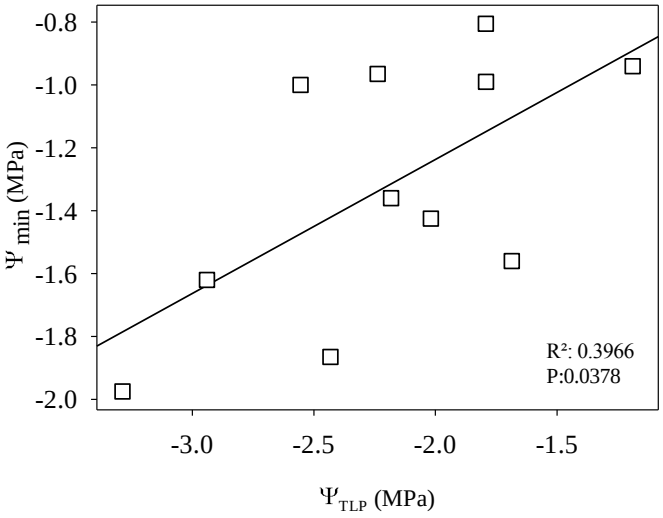


Figura 12: Potencial hídrico foliar no ponto de perda de turgescência ($\Psi_{TLP}$) [em setembro] *versus* potencial hídrico foliar mínimo ($\Delta\Psi_{min}$) [em setembro]; $y = -0{,}3839 + 0{,}4264x$.

*Osmorreguladores*

Os teores de amido nas folhas reduziram em setembro e outubro significativamente (Figura 13). No entanto, o efeito do grupo e da interação dos períodos com os grupos (com e sem *flush*) não foram significativos (Tabela 7). Esses resultados indicam que as variações dentro dos grupos ao longo dos períodos sazonais de precipitação acontecem de forma semelhantes. Considerando o efeito principal para os períodos não houve diferença significativa nos teores de AST (Tabela 7). E isso se repetiu para o efeito principal dos grupos no acúmulo, indicando que os grupos com e sem *flush* mantêm os níveis semelhantes de AST. A interação entre os períodos e os dois grupos de espécies também não foram significativas, isso significa que as tendências nas mudanças de AST nas folhas acontecem de forma semelhante ao longo dos períodos sazonais de precipitação independente do grupo.

Tabela 7: Análises de variâncias considerando meses [julho, setembro e outubro], grupos [com *flush* (n=5); sem *flush* (n=6)] e interação dos meses com os grupos, para as variáveis: açúcares solúveis totais (AST), amido, prolina e considerando os meses [maio, julho, setembro e outubro], grupos [com *flush* (n=5); sem *flush* (n=6)] e interação dos meses com os grupos para potássio ($K^+$).

| | *Meses* | *Grupo* | *Interação* |
|---|---|---|---|
| | P | P | P |
| AST ($mg.g^{-1}$) | 0,994 | 0,081 | 0,830 |
| Amido ($mg.g^{-1}$) | **0,003** | 0,247 | 0,307 |
| Prolina ($mg.g^{-1}$) | 0,686 | 0,487 | **0,011** |
| $K^+$ ($g.m^{-2}$) | 0,203 | 0,403 | 0,401 |

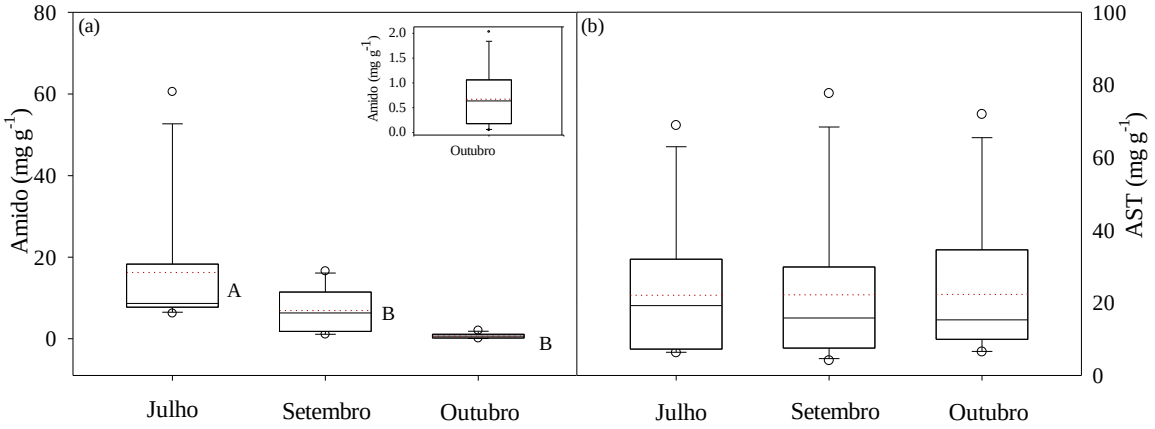


Figura 13: Teores de carboidratos solúveis foliar em função dos períodos sazonais de precipitação **(a)** Amido [(gráfico inserido para detalhamento de informação em outubro) n=11] **(b)** açúcares solúveis totais (AST) [n=11]. As barras de erro representam do 5º-95º percentil, a área do box representa do 25º-75º percentil. Círculos indicam *outliers*; linha contínua no interior do box-plot: mediana, linha pontilhada: média. Box seguidos da mesma letra não são diferentes, Teste de Duncan $\alpha>0.05$.

Os teores de prolina variaram bastante ao longo dos períodos sazonais de precipitação, apesar disso não se verificou diferenças significativas entre os períodos sazonais de precipitação, nem entre os grupos, com e sem *flush*, no entanto, a interação entre os grupos e os períodos se verificou significativa (Tabela 7). Esses resultados sugerem que os grupos mudam os teores de forma diferente ao longo dos períodos sazonais de precipitação, sendo que o grupo com *flush* revelou maior tendência em acumula prolina nos meses mais secos (em setembro e outubro) do que o grupo sem *flush*. Mas em mês úmido (julho) o grupo sem *flush* apresentou tendência em incrementar os teores de prolina (Figura 14).

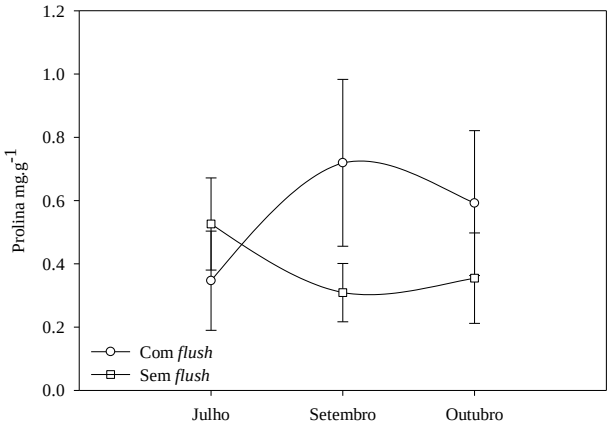


Figura 14: Progressão anual de teores prolina em folhas. ○ São árvores com *flush* [n=5], □ são árvores sem *flush* [n=6]. As barras de erro representam o erro padrão da estimativa.

Não houve diferença significativa para o efeito principal dos grupos no acúmulo de K, indicando que os grupos de espécies com e sem *flush* mantêm os níveis com pequenas variações ao longo dos períodos sazonais de precipitação (Tabela 7). O efeito principal para os períodos também não foi significativo, nem a interação entre os períodos e os grupos (Figura 15). Isso significa que as tendências nas mudanças dos teores de K nas folhas acontecem de forma semelhante ao longo dos períodos sazonais de precipitação e para os dois grupos de espécies estudadas.

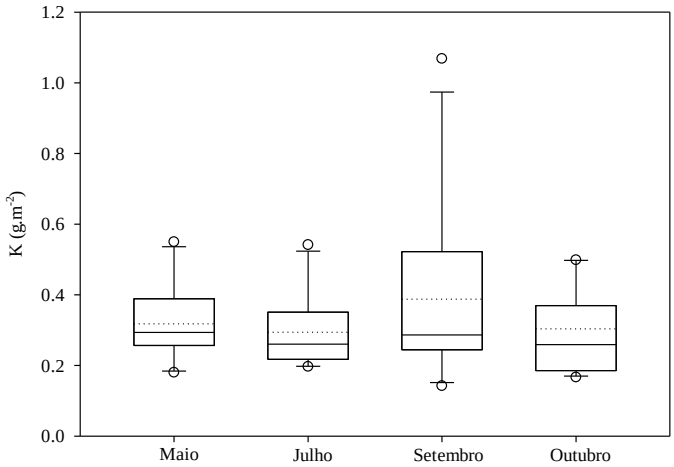


Figura 15: Teores potássio foliar ($K^+$) em função de períodos sazonais de precipitação [n=11]. As barras de erro representam do 5º-95º percentil, a área do box representa do 25º-75º percentil. Círculos indicam *outliers*; linha contínua no interior do box-plot: mediana, linha pontilhada: média.

## DISCUSSÃO

### Divergência do estado de hidratação entre grupos funcionais

Os resultados de $\Psi_{6:00}$ (-0,17 ± 0,08 MPa) e de $\Psi_{min}$ (-1,16 ± 0,45 MPa) na estação de maior precipitação (Figura 5) assumiu valores de $\Psi_{folhas}$ que estão dentro da faixa de potenciais previamente reportados em estudos realizados em florestas tropicais (BONAL et al., 2000; FISHER et al., 2006; STAHL et al., 2013; KENZO et al., 2015). No presente estudo destaca-se que o grupo de árvores sem *flush* apresentou maior redução no $\Psi_{6:00}$ durante o período seco (Figura 6b; 7b). Mesmo com a redução da transpiração, no período seco, houve queda no $\Psi_{6:00}$ no grupo de árvores sem *flush* (Figura 10b), estes resultados sugerem menor capacidade de aliviar a tensão da coluna de água no xilema durante a noite. Essa resposta fisiológica, em grande parte, pode ser relacionada a baixa capacidade de acesso a água no solo, por exemplo, árvores coocorrendo podem apresentar redução de $\Psi_{6:00}$ em resposta a profundidade de suas raízes, espécies com raízes menos densas e profundas reduzem $\Psi_{6:00}$ por consequência da redução da umidade nas camadas superficiais do solo (MILLER et al., 2010; POOT; VENEKLAAS, 2013; OSUNA et al., 2015). Outro indicativo de limitação hídrica associado a profundidade das raízes para o grupo sem *flush* são os baixos valores de $\Psi_{min}$ na estação seca (-1,5 ± 0,35 1.3 ± 0.28 MPa; em setembro e outubro respectivamente), esse mecanismo tem sido associado com o aumento da capacidade de retirar água de solos com menor umidade, devido ao aumento da diferença de potenciais no fluxo de água, entre a parte aérea e as raízes até o solo (POOT; VENEKLAAS, 2013). No entanto, diminuir o $\Psi_{min}$ resulta em maiores tensões no fuste, e assim, uma alta densidade da madeira encontrada no grupo sem *flush* (Figura 8) pode estar associada com vasos mais resistentes que suportam altas tensões. Mas, sabe-se também que a alta densidade da madeira reduz a condutividade do fuste impondo maior resistência ao fluxo de água e reduzindo a quantidade de água que poderia chegar até as folhas (POOT; VENEKLAAS, 2013).

Espécies com *flush* possuem $\Psi_{min}$ muito variável ao longo dos períodos sazonais de precipitação (Figura 6a), apresentando comportamento de antecipação de $\Psi_{min}$ a medida que reduz a precipitação no ambiente, por exemplo, em maio $\Psi_{min}$ acontece às 14:00 h, em julho ocorre às 12:00 h, em setembro e outubro acontece às 10:00 h, indicando adiantamento do fechamento estomático (Figura 6). Curiosamente, entre julho e agosto, as espécies desse grupo passam por um evento de queda e lançamento de folhas novas (Figura 4), em clima temperado a senescência foliar é reportada como efeito de altos déficits hídricos no ambiente (FORD; HUBBARD; VOSE, 2011). No entanto, no sítio de estudo, em julho e agosto existe alta disponibilidade hídrica no solo na camada até 1 metro (Figura 1c) e também em camadas

mais profundas, até 4 metros (CUARTAS et al., 2012), dessa forma é pouco provável que o pico de queda foliar esteja relacionado com a resposta da disponibilidade hídrica no solo. Por outro lado foi observado que esse grupo de espécies reduz, consideravelmente, $\Psi_{min}$ em julho (-1,68 ± 0,66 MPa) (Figura 7a), mês que antecede a queda das folhas, e isso pode estar associado a dois fatores principais: i) que a redução de $\Psi_{min}$ da folha esteja associado a altas demandas evaporativas diurnas no ambiente (Figura 1) e, nessas condições, haveria aumento da diferença de $\Psi_{min}$ da folha em relação ao $\Psi_{min}$ caule, aumentando o limiar para cavitação e, por consequência, a queda das folhas pode representar uma válvula de segurança para proteger a parte lenhosa, que invariavelmente significa em custo de produção maior para a planta (CHEN et al., 2010). ii) a condutividade hidráulica das folhas novas podem responder positivamente as taxas de E, e isso evitaria quedas em $\Psi_{min}$ da folha apesar da ampla variação de gs e E (BRODRIBB; HOLBROOK, 2004; SIMONIN et al., 2015). Adicionalmente, para essa situação acontecer o atraso de recuperação de água a partir do solo deve ser curto, implicando a presença de sistemas radiculares profundos para essas espécies. Para fortalecer a evidência de que o grupo de espécies com *flush* possui o sistema radicular profundo é possível verificar que o $\Psi_{6:00}$ permanece dentro da faixa do potencial gravitacional na estação seca, a média da altura das folhas usadas para medições é de 20,9 ± 1,0 m, isso implica em potencial gravitacional de 0,2 MPa, e as árvores com *flush* estão dentro dessa faixa de potencial hídrico na estação seca, havendo assim equilíbrio com a água do solo saturado. Por outro lado, as árvores sem *flush* não estão dentro dessa faixa (Figura 7). Ainda, verificando a relação de $\Psi_{min}$ com as taxas de E é possível observar que as espécies do grupo com *flush* respondem a redução E ao longo dos períodos sazonais de precipitação (Figura 10). Essa resposta do $\Psi_{min}$ ao longo dos períodos sazonais de precipitação em relação as taxas de E também é um indicativo de maior capacidade de acesso a água no solo. Em florestas tropicais há relatos que a profundidade da raiz pode variar de 7,3 ± 2,8 m (NEPSTAD et al., 1994; CANADELL et al., 1996).

As árvores com *flush* possuem a densidade da madeira inferior ao grupo de árvores sem *flush* (Figura 8) e isso tem sido associado ao aumento de $\Psi_{min}$ confirmando nossa primeira hipótese. Portanto, essas evidências se alinham no sentido que menor densidade da madeira esteja relacionado com maior capacidade de armazenamento de água no fuste que poderia evitar alterações morfológicas nos vasos (por exemplo, diâmetro dos vasos condutores, reforço da parede celular) refletindo na maior eficiência de transporte de água no xilema até chegar ao nível de folha (SANTIAGO et al., 2004; BUCCI et al., 2012). Para fortalecer essa afirmação, a relação de $\Psi_{min}$ com densidade da madeira foi alta (Figura 18),

indicando que espécies com menor densidade da madeira possuem maior $\Psi_{min}$ conforme já reportado por outros estudos (SANTIAGO et al., 2004; BUCCI et al., 2012).

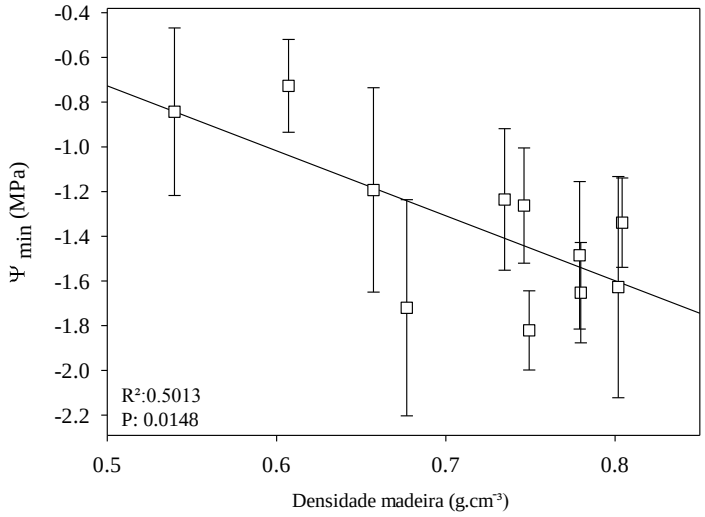


Figura 16: Correlação entre densidade da madeira com potencial hídrico mínimo sazonal ($\Psi_{min}$) [n=4]; $y = -0{,}6608 - 2{,}8062x$. As barras verticais são referentes ao desvio padrão.

Se o grupo de espécies com *flush* demonstraram maior capacidade de armazenar água no fuste e recuperação de água a partir do solo, a queda de potencial hídrico em julho, mês com alta disponibilidade hídrica no solo, parece pouco provável. No entanto, apesar de não haver diferenças significativas nas taxas de gs entre os grupos, há evidencias que com o aumento idade da folha pode reduzir a resistência a difusão de $CO_2$ (REICH; BORCHERT, 1988; LIU et al., 2011). Assim, é possível que as folhas velhas sofreram reduções no $\Psi_{min}$ em resposta ao aumento das demandas evaporativas no ar (Figura 1). Dessa forma as regulações estomáticas de perdas de água sazonais em nível de folha, pode acontecer em consequência da produção do lançamento de novas folhas com diferente sensibilidade e tolerância a seca, possuindo características que sejam mais ajustadas em condições de baixa disponibilidade hídrica (MULKEY et al., 1992; MULKEY; KITAJIMA; WRIGHT, 1995). O acompanhamento fenológico em 2013 e 2014 das espécies com *flush* evidencia que essas espécies apresentaram padrão de troca de folhas em período que antecede a seca mesmo em anos com sazonalidade comum (MARTINS, 2015). A partir dessa informação pode-se depreender que as adaptações das copas são induzidas pela mudança das folhas que não possuem a plasticidade fisiológica geralmente associada a aclimatação.

**Características morfoanatômicas foliares**

Características morfoanatômicas como o LMA não mudaram sazonalmente nem entre os grupos (Tabela 4). Nossa segunda hipótese foi baseada na expectativa de aumento de LMA com aumento da idade das folhas conforme reportado por outros autores (ESCUDERO; MEDIAVILLA, 2003; NIINEMETS et al., 2005 OSADA et al., 2014), talvez essa diferença não foi detectável porque algumas espécies possuem troca de folhas contínuas ao longo dos períodos sazonais de precipitação. Alguns estudos associam a densidade de estômatos com a capacidade de uma planta para regular a transpiração e, consequentemente, a condutância estomática (GINDEL, 1996; KRÖBER; BRUELHEIDE, 2014). Mas não foi encontrado nenhuma relação direta das características morfoanatômicas foliares com parâmetros hídricos nem diferença entre os grupos (Tabela 4). Esses resultados podem estar relacionados a adaptação das folhas ao ambiente do dossel florestal. Alguns autores sugerem que características anatômicas associadas com assimilação de carbono (como por exemplo espessura do mesofilo e densidade de estômatos) estão sob controle genético/adaptação, e que os traços ecofisiológicos relacionados com o uso da água tem características plásticas/aclimatação (PREMOLI; BREWER, 2007; PREMOLI; MATHIASEN, 2011).

**Aclimatações fisiológicas das árvores são convergentes entre os grupos**

O comportamento de $P_{max}$ (8,05 ± 3,2 µmol.m$^{-2}$.s$^{-1}$), $g_s$ (125,96 ± 62,3 mmol.m-$^{2}$.s-$^{1}$) e E (2,54 ± 1,07 mmol.m-$^{2}$.s-$^{1}$) encontram-se dentro da faixa previamente observada em florestas tropicais, como por exemplo na Guiana Francesa (BONAL et al., 2000), na Amazônia central (CARSWELL et al., 2000) e no sudeste da Amazônia (MIRANDA et al., 2005). Estudos realizados na Amazônia brasileira reportam que a disponibilidade hídrica não reduz a fotossíntese em nível foliar, em condições de seca sazonal (DOMINGUES et al., 2005; DOMINGUES et al., 2013; ROWLAND et al., 2015) mesmo com a pronunciada redução da disponibilidade de água no solo no final do período de baixa precipitação, aproximadamente 40% (BRUNO et al., 2006). Adicionalmente, estudo analisando dados de torre de fluxos, observando os valores obtidos sobre a produtividade primária bruta (PPB) na Amazônia central há evidências que a PPB apresenta níveis crescentes em período de seca sazonal comum (RESTREPO-COUPE et al., 2013). A explicação para isso é que a redução das chuvas proporciona uma diminuição na cobertura de nuvens, aumentando a radiação fotossinteticamente ativa que chega no dossel da floresta (GRAHAM et al., 2003), isso associado com pico de máxima fotossíntese de folhas lançadas no início da estação seca

[cerca de ~10-30 dias após o lançamento (SOBRADO, 1994)], resultaria em níveis ascendentes PPB. Nesse trabalho, os resultados apontam para redução das taxas fotossintéticas em nível de folha, confirmando nossa terceira hipótese, que previa a redução da fotossíntese no período seco, e isso vai ao encontro de outros trabalhos realizados na Amazônia (BONAL et al., 2000; MIRANDA et al., 2005; STAHL et al., 2013). Em adicional, analisamos separadamente as espécies que possuem picos de lançamentos foliar, pois acreditamos que são importantes na variação sazonal do LAI, e isso tem sido considerado em modelos de sazonalidade de produtividade primária bruta (DOUGHTY; GOULDEN, 2008; RESTREPO-COUPE et al., 2013). Nossos resultados apontam que os dois grupos parecem sofrer adaptações que convergem em mesma magnitude na redução das trocas gasosas (Tabela 5; Figura 9). No entanto, a seca incomum pode ser o fator preponderante nas reduções da fotossíntese. Em ano de seca comum, no sítio de estudo, no período seco a umidade do solo reduz aproximadamente 12% na camada de 30 cm (CUARTAS et al., 2012) em ano de *El Niño* a redução nessa mesma camada foi de aproximadamente 24% (Figura 1c). As reduções na fotossíntese possuem forte relação com as reduções em condutância estomática (Figura 11a) (FLEXAS; MEDRANO, 2002; MIRANDA et al., 2005; STAHL et al., 2013). A manutenção do EIUA e EUA constantes ao longo dos períodos sazonais de precipitação evidenciam que a condutância e transpiração influenciam as alterações em fotossíntese na mesma intensidade na estação seca e chuvosa, o que está de acordo com pesquisas realizadas na Amazônia ocidental (DOMINGUES et al., 2013). Para reforçar essa afirmação foram testados os *slopes* da relação de $P_{max}$ com gs e E nos diferentes períodos sazonais de precipitação, não houve diferença significativa ($P_{max}$ com gs P: 0,94 P: 0,10 P: 0,11 $P_{max}$ com E P: 0,87 P: 0,41 P: 0,499).

Notadamente, as diferenças entre as espécies nas alterações em gs em resposta as alterações na conservação de água pode assumir diversas formas (1) [isohídrica] redução de $\Psi_{min}$ mínimo ainda permitindo gs; (2) [isohídrica] redução da mudança em gs com o aumento de $\Psi_{min}$ (3) ou ainda a redução em gs e redução de $\Psi_{min}$ (4) [anisohídrica] aumento da mudança gs e redução de $\Psi_{min}$ (KLEIN, 2014). As espécies podem assumir mais de um desse comportamentos ao longo do tempo (Figura 17). Apesar de pouco claro, parece existir um padrão para espécies com *flush* com tendência ao comportamento (2), o que pode ser indicativo de espécies conservadoras de água (isohídrica). Por outro lado, as espécies do grupo sem *flush* podem assumir todos os quatro casos citados acima, não apresentando padrão sazonal claro nas reduções de gs e $\Psi_{min}$, embora a tendência geral é manutenção de

$\Psi_{min}$ constante na estação seca (Figura 7) o que aponta para espécies isohídrica conforme verificado por Fisher et al. (2006).

A condutância estomática depende de processos fotoquímicos que é uma função da quantidade e qualidade de energia que chega às folhas, da concentração de $CO_2$, do déficit de pressão de vapor no ar (DPV), da temperatura da folha , do estado de hidratação e do metabolismo celular (HETHERINGTON; WOODWARD, 2003). Visto que esses fatores agem de forma simultânea, em condição de campo, as associações com gs normalmente não mostram relações lineares clara com qualquer uma das variáveis isoladamente (JARVIS, 1976). Em particular, avaliando o estado de hidratação, $\Psi_{min}$ das folhas estão associados com as variações ambientais do DPV, por outro lado, o $\Psi_{6:00}$ está relacionado com a recuperação de água a partir do solo (MILLER et al., 2010; OSUNA et al., 2015). Por exemplo Reich e Hinckley, (1989) encontraram relação de $\Psi_{6:00}$ com gs somente quando consideraram variação ao longo dos períodos sazonais de precipitação e diferentes espécies. Nessa pesquisa, a relação com gs só foi significativa quando foi considerado o $\Delta\Psi_{min\text{-}6:00}$ ao longo do ano (Figura 11b), e isso parece ser consistente pois é levado em consideração a capacidade da planta em recuperar água do solo em conjunto com os ajustes sazonais em resposta ao déficit de pressão de vapor na atmosfera. Dessa forma, essa relação pode ser uma evidência concisa que a limitação estomática foi uma resposta ao estado de hidratação das folhas.

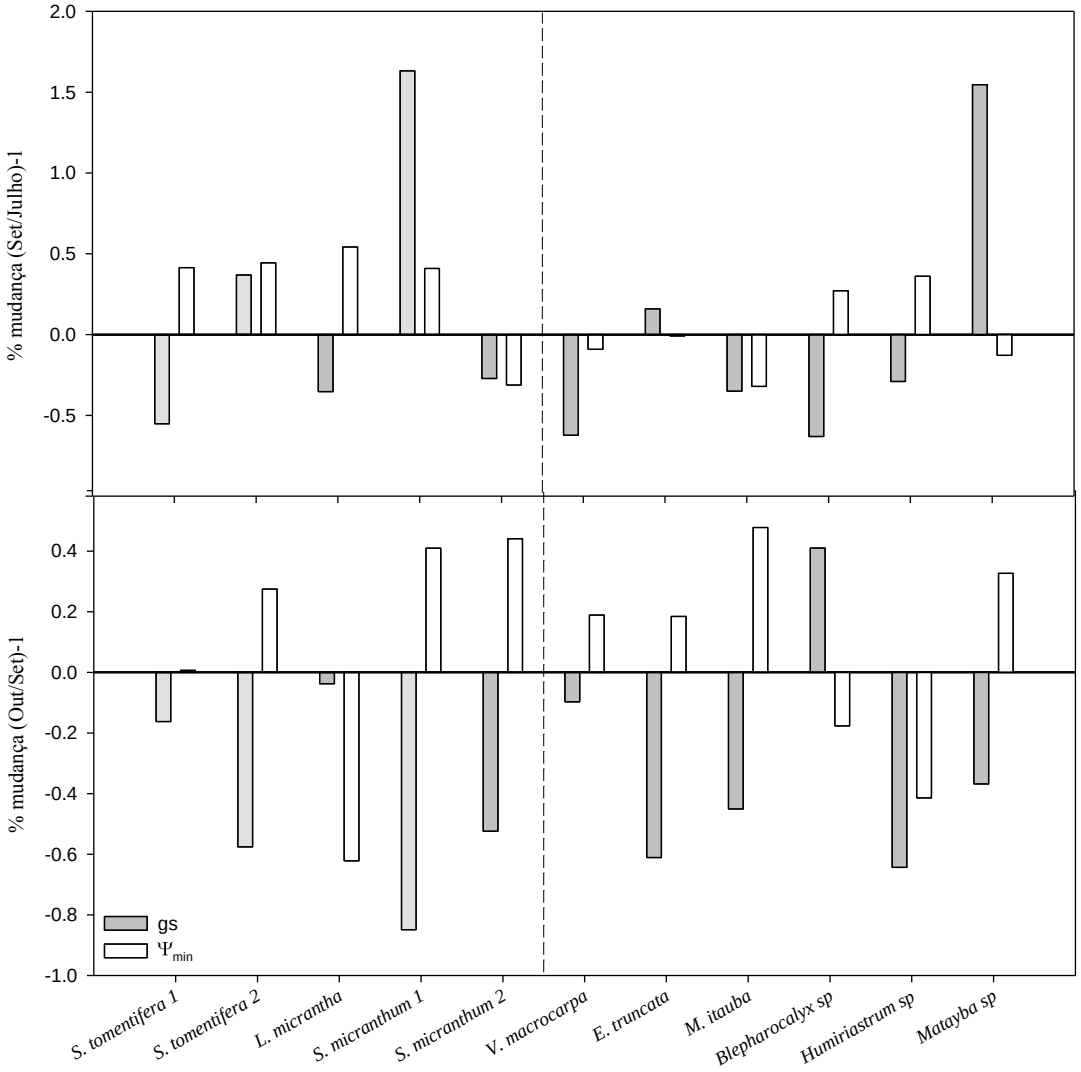


Figura 17. Mudança relativa de condutância (gs) em setembro [(gs setembro/ gs julho)-1] e outubro [(gs outubro/ gs setembro)-1]e potencial hídrico mínimo ($\Psi_{min}$) em setembro [($\Psi_{min}$ setembro/ $\Psi_{min}$ julho)-1] e outubro [(($\Psi_{min}$ outubro/ $\Psi_{min}$ setembro)-1)*(-1)) "o sinal foi invertido para melhor interpretação"] para as diferentes espécies. A esquerda da linha tracejada encontra-se as espécies com *flush*, a direita espécies sem *flush*.

**Consumo de reserva e acúmulo de osmorreguladores**

Com a limitação da fotossíntese devido ao estresse hídrico, o conteúdo CNE pode ser consumido para a manutenção e sobrevivência celular, incluindo metabolismo respiratório e ajuste osmótico (CHAVES, 1991; PINHEIRO; CHAVES, 2011; MCDOWELL, 2011). A alta sensibilidade de degradação de amido em condição de estresse (KEMPA et al., 2008) pode explicar a redução desse carboidrato de reserva nos dois grupos durante o período seco (Tabela 7; Figura 14). As principais hipóteses de mecanismos

associados a mortalidade das árvores, atualmente, são fundamentadas nas relações hídricas envolvendo a falha hidráulica e o consumo de carboidratos de reserva (MCDOWELL, 2011; SALA et al., 2012; MCDOWELL et al., 2013). Além disso, a mortalidade pode acontecer pela associação da falha hidráulica e depleções de carbono (SEVANTO et al., 2014). A falha hidráulica está prevista para ocorrer quando a perda de água por transpiração é maior que a absorção pelas raízes criando altas tensões de água no xilema, resultando em cavitação progressiva e perda de condutividade do xilema (SPERRY et al., 1988; MCDOWELL et al., 2008). Por outro lado, depleções de carbono envolve o fechamento estomático para evitar a falha hidráulica e resultando em balanço negativo de carbono. Há relatos que em condição de seca, espécies com diferentes capacidades de regulação hídrica possuem diferentes comportamento no consumo de reservas, espécies que reduzem o potencial hídrico (anisohídrica) mantem os teores dos CNE constantes e morrem mais rápido, enquanto espécies que consomem os carboidratos de reserva passam por pequenas mudanças de potencial hídrico foliar (isohídrica), demostrando maior tolerância ao déficit hídrico e demorando mais tempo para morrerem (MITCHELL et al., 2013; SEVANTO et al., 2014). O comportamento geral das espécies foram isohídricas, muito provavelmente, em função disso os teores de amido reduziram na seca. No entanto, não foi encontrado alterações nos teores dos AST, isso vai ao encontro com trabalhos realizados na Amazônia ocidental em condição de seca induzida (ROWLAND et al., 2015b). Os carboidratos não estruturais (CNE) também desempenham papel importante na manutenção da integridade do sistema vascular, incluindo recarga do xilema removendo embolias dos vasos (SALA; PIPER; HOCH, 2010; NARDINI; LO GULLO; SALLEO, 2011). Além disso, o acúmulo/manutenção de açúcares solúveis a partir da degradação do amido (por exemplo rafinose e sorbitol) atuam como osmorreguladores e podem proteger o aparato fotossintético do acúmulo de espécies reativas de oxigênio causado pelo estresse hídrico (KRASENSKY; JONAK, 2012; JIMÉNEZ et al., 2013).

A presença de $K^+$ está relacionado com a abertura estomática e, consequentemente, a redução da resistência da condutância estomática, e ainda é associado com aumento de atividades de enzimas envolvidas na desintoxicação de espécies reativas de oxigênio (por exemplo ascorbato peroxidase e guaiacol peroxidase) (CAKMAK, 2005). Assim a redução de $K^+$ nas folhas pode afetar as plantas diminuindo a quantidade de $CO_2$ interno, em resposta ao funcionamento estomático, e ainda agir em associação com enzimas que atuam contra o acúmulo de espécies reativas de oxigênio (ROS). Como a fotossíntese foi limitada pelo efeito do fechamento dos estômatos em resposta ao déficit hídrico, e árvores de dossel vivem em

condição de alta exposição a luz (Figura 3), é provável que houve intensificação na formação de espécies reativas de oxigênio na estação seca. No presente estudo não foi encontrado diferenças nas concentrações de $K^+$ (Tabela 7), embora algumas plantas revelaram tendência de acumular $K^+$ na estação seca (setembro e outubro) (Figura 18). Adicionalmente, algumas plantas em campo chegaram $\Psi_{min}$ próximo ao $\Psi_{PPT}$ e isso pode levar a limitação na atividade de enzimas associadas às membranas. A síntese de compostos, como por exemplo, a prolina são importantes para manutenção da turgescência celular e estabilização de proteínas, com finalidade de reestabelecer o equilíbrio das células (MAHAJAN; TUTEJA, 2005; GARCÍA et al., 2007; KRASENSKY; JONAK, 2012; JIMÉNEZ et al., 2013). As concentrações de prolina foram baixas para ser, osmoticamente, eficaz mas nesse caso, pode funcionar como cofator e impedir a desnaturação de proteínas (HOEKSTRA et al., 2001). Além disso, o acúmulo foi significativo somente entre a interação dos grupos (tabela 7), isso porque houve inversão no período seco, espécies com *flush* tendem a acumular prolina na seca, enquanto que na estação chuvosa as espécies sem *flush* possuem maiores valores, isso balanceou as médias, impossibilitando encontrar diferença significativa entre os grupos (Figura 14).

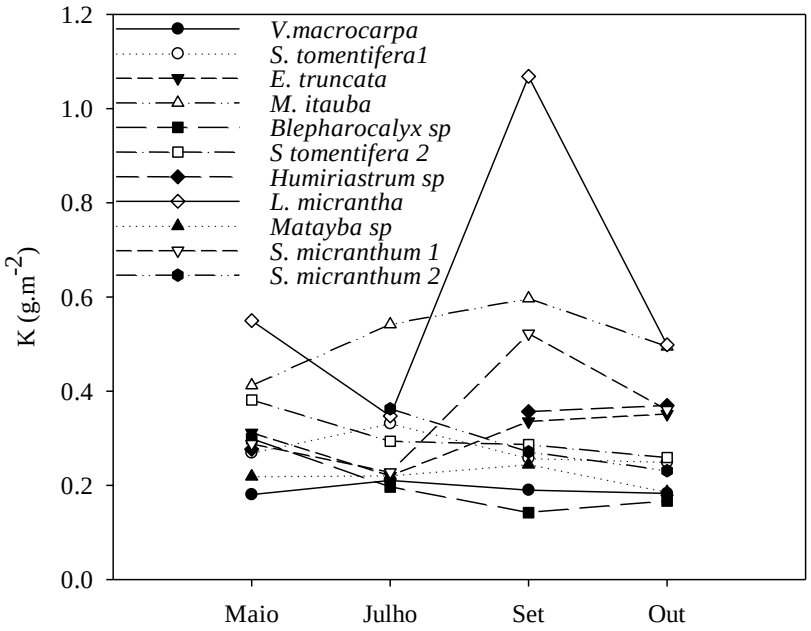


Figura 18: Teores de potássio ($K^+$) foliar para as diferentes espécies em floresta de terra firme na Amazônia central em períodos sazonais de precipitação.

**Sensibilidade das espécies aponta para o porte das árvores**

Não foi possível detectar diferença significativa entre os parâmetros SWC, $RWC_{TLP}$, $\Psi\pi$, $\Psi_{TLP}$, $\varepsilon$, CFT entre os grupos (Tabela 6), divergindo da quarta hipótese, pois era esperado que os grupos fossem diferentes nos parâmetros hídricos dos tecidos foliares. Acredita-se que não foram encontradas diferenças em função do ambiente similar que as espécies cohabitavam, na maioria das vezes a diferença entre os ambientes são determinantes para estabelecimento dessas características conforme discutido por alguns estudos (BARTLETT; SCOFFONI; SACK, 2012 MARÉCHAUX et al., 2015). Quando foi considerado todas as espécies houve relação positiva de $\Psi_{PPT}$ com $\Psi_{min,}$ (Figura 12) um maior $\Psi_{PPT}$ reduz a faixa de potencial hídrico em que a folha permanece turgida afetando negativamente a condição hídrica, condutância estomática e a fotossíntese das plantas, por isso é muito usado como parâmetro indicador de resistência ao estresse hídrico em espécies arbóreas (ABRAMS; KUBISKE, 1990 SACK et al., 2003 LENZ; WRIGHT; WESTOBY, 2006 MITCHELL et al., 2008 BLACKMAN; BRODRIBB; JORDAN, 2010). No presente estudo, mesmo com as reduções em trocas gasosas para todas as espécies, indivíduos que possuem menores (mais negativos) $\Psi_{PPT}$ possuem seu estado hídrico mais afetado (Figura12). Estudo realizado na Austrália considerando ambientes com solos profundos e rasos, mostram que espécies que vivem em sítios com solos rasos possuem menores valores de $\Psi_{PPT}$ com acentuado decréscimo de $\Psi_{folha}$ (MITCHELL et al., 2008).

Dentro do grupo com *flush* existem dois gêneros, (*Swartiza* e *Licania*) classificados como tolerante a seca e no grupo sem *flush* um gênero (*Eschweilera*) classificado como vulnerável baseado na mortalidade em parcelas de exclusão de chuva (COSTA et al., 2010; ROWLAND et al., 2015a). Não existe um padrão muito claro de distribuição de $\Psi\pi$, $\Psi_{TLP}$, $\varepsilon$, sendo que as duas espécies de *Swartiza* possuem valores próximos a média de todas as espécies, assim como existe pequena variação entre os dois indivíduos (Figura 19). A *Eschweilera* estudada nessa pesquisa possui menores $\Psi_{TLP}$ mesmo que outros estudos indiquem que espécies desse mesmo gênero exibem alto valores de $\Psi_{TLP}$ e apontem sensibilidade a mortalidade para esse espécies desse gênero (COSTA et al., 2010; ROWLAND et al., 2015a; MARÉCHAUX et al., 2015). Por outro lado, quando deixado de considerar as espécies e considerado o diâmetro dos indivíduos, existe uma relação positiva do DAP com $\Psi_{TLP}$ (Figura 20), indicando que o sinal de vulnerabilidade pode estar associado as árvores de grande porte. Essa evidência vai ao encontro de trabalho realizado em condição de seca induzida na Amazônia ocidental, avaliando outro parâmetro de vulnerabilidade de árvore (o potencial hídrico no ponto que a árvore perde 50% da condutividade hidráulica,

$PLC_{50\%}$), indicando que as árvores de grande porte são suscetíveis a maior risco de falha hidráulica (ROWLAND et al., 2015b).

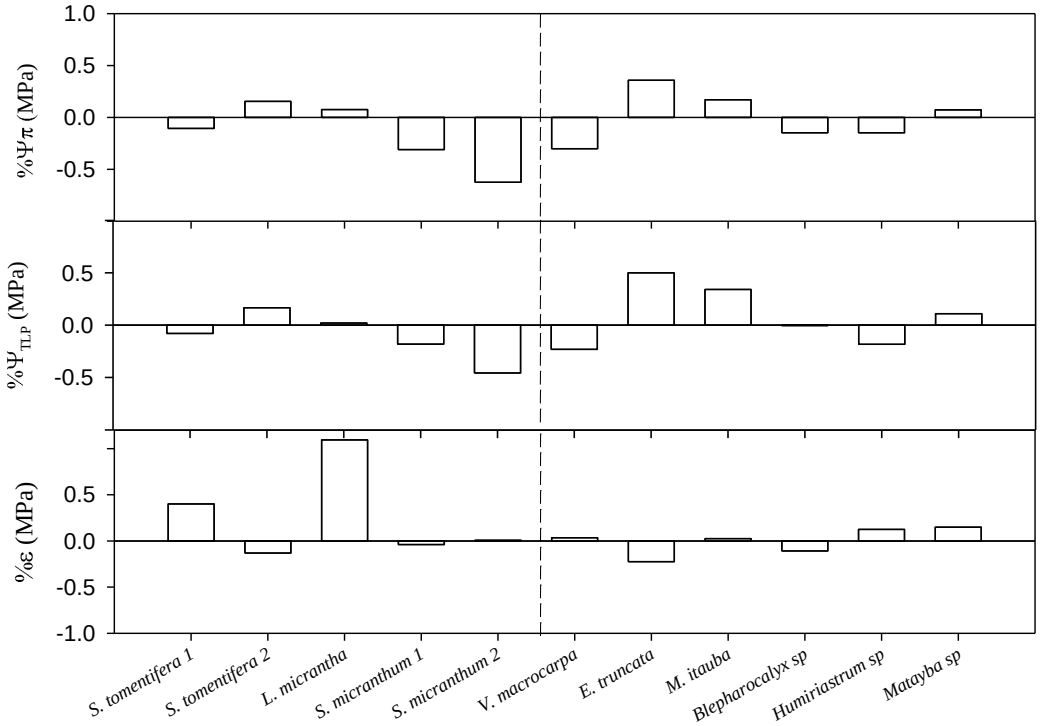


Figura 19: Diferença relativa a média de potencial osmótico ($\Psi\pi$), potencial hídrico no ponto de perda de turgescência ($\Psi_{TLP}$) e módulo de elasticidade ($\varepsilon$). [Diferença relativa das médias das espécies [n=3] pela média geral de $\Psi\pi$ (-1,95 MPa), $\Psi_{TLP}$ (-2,19 MPa), $\varepsilon$ (13,68MPa).

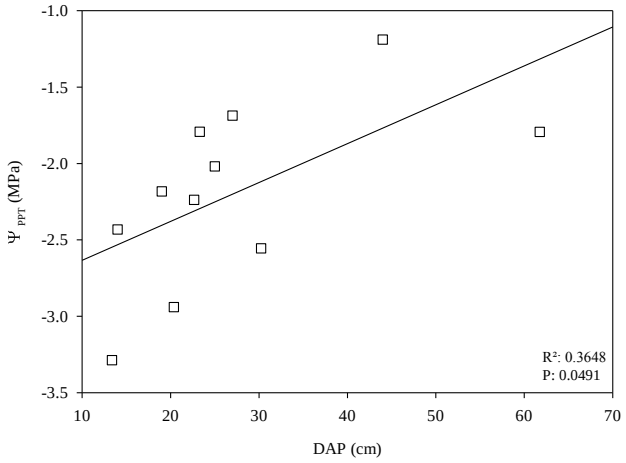


Figura 20: Relação entre potencial hídrico no ponto de perda de turgescência ($\Psi_{TLP}$) versus diâmetro na altura do peito (DAP).

## CONCLUSÕES

Espécies arbóreas coabitando floresta ombrófila densa de terra firme na Amazônia central exibiram diferentes relações hídricas foliares, relacionadas a fenologia das folhas. Para manutenção do $\Psi_{min}$ acima de limiares críticos um grupo de planta (com *flush*), assumiu alta taxa de troca de folhas em período que antecede a seca, indicando adaptação da copa com lançamento de folhas novas, com diferente sensibilidade estomática a perda de água. Além disso, o comportamento do grupo com *flush* aponta para maior capacidade de recuperação de água a partir do solo. Por outro lado, o grupo de planta sem *flush* possui maiores alterações do estado de hidratação na seca e isso esteve associado a menores valores de $\Psi_{6:00}$. Adicionalmente, os resultados relacionados a densidade da madeira sugerem que este componente do caule exerce papel importante nas relações hídrica das árvores.

Os dois grupos apresentam mecanismos diferentes de uso e conservação de água que convergem em mesma magnitude em aclimatações fisiológicas de redução da fotossíntese na estação seca, isso porque as espécies estudadas possuem características estomáticas com comportamento isohídrico.

Portanto, em virtude da conservação de água nas folhas houve a limitação do consumo de $CO_2$ e redução da fotossíntese em ano de *El Niño*, em contrapartida houve reduções nos teores de amido. Embora exista necessidade de confirmações, os resultados dessa pesquisa, aponta que a sensibilidade das árvores de dossel ao evento de seca extrema, pode afetar em maior magnitude as árvores de grande porte.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS


ABRAMS, M. D.; KUBISKE, M. E. Photosynthesis and Water Relations during Drought in Acer rubrum L. Genotypes from Contrasting sites in Central Pennsylvania. **Functional Ecology**, v. 4, n. 6, p. 727–733, 1990.

AGUIAR, T. V. et al. ANATI QUANTI: software de análises quantitativas para estudos em anatomia vegetal. **Planta Daninha**, v. 25, n. 4, p. 649–659, 2007.

ALLEN, C. D. et al. 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, 2010.

ARAÚJO, A. C. Comparative measurements of carbon dioxide fluxes from two nearby towers in a central Amazonian rainforest: The Manaus LBA site. **Journal of Geophysical Research**, v. 107, n. D20, p. 8090, 2002.

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.

BATES, L. S.; WALDREN, R. P.; TEARE, I. D. Rapid determination of free proline for water-stress studies. **Plant and Soil**, v. 39, n. 1, p. 205–207, 1973.

BLACKMAN, C. J.; BRODRIBB, T. J.; JORDAN, G. J. Leaf hydraulic vulnerability is related to conduit dimensions and drought resistance across a diverse range of woody angiosperms. **The New phytologist**, v. 188, n. 4, p. 1113–23, 2010.

BONAL, D. et al. Late-stage canopy tree species with extremely low delta 13C and high stomatal sensitivity to seasonal soil drought in the tropical rainforest of French Guiana. **Plant, Cell & Environment**, v. 23, n. 5, p. 445–459, 2000.

BONAL, D. et al. The response of tropical rainforests to drought—lessons from recent research and future prospects. **Annals of Forest Science**, v. 73, n. 1, 2016.

BRANDO, P. M. et al. Drought effects on litterfall, wood production and belowground carbon cycling in an Amazon forest: results of a throughfall reduction experiment. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 363, n. 1498, p. 1839–1848, 2008.

BRIENEN, R. J. W. et al. Long-term decline of the Amazon carbon sink. **Nature**, v. 519, n. 7543, p. 344–348, 2015.

BRODRIBB, T. J.; HOLBROOK, N. M. Changes in leaf hydraulic conductance during leaf shedding in seasonally dry tropical forest. **New Phytologist**, v. 158, n. 2, p. 295–303, 2003.

BRODRIBB, T. J.; HOLBROOK, N. M. Diurnal depression of leaf hydraulic conductance in a tropical tree species. **Plant, Cell and Environment**, v. 27, n. 7, p. 820–827, 2004.

BRUNO, R. D. et al. Soil moisture dynamics in an eastern Amazonian tropical forest. **Hydrological Processes**, v. 20, n. 12, p. 2477–2489, 15 ago. 2006.

BUCCI, S. J. et al. Hydraulic differences along the water transport system of South American Nothofagus species: do leaves protect the stem functionality? **Tree physiology**, v. 32, p. 880–893, 2012.

CAKMAK, I. The role of potassium in alleviating detrimental effects of abiotic stresses in plants. **Journal of Plant Nutrition and Soil Science**, v. 168, n. 4, p. 521–530, 2005.

CANADELL, J. et al. Maximum rooting depth of vegetation types at the global scale. **Oecologia**, v. 108, p. 583–595, 1996.

CARSWELL, F. E. et al. Photosynthetic capacity in a central Amazonian rain forest. **Tree**

**Physiology**, v. 20, n. 3, p. 179–186, 2000.
CHAMBERS, J. Q. et al. Respiration a tropical forest ecosystem: partitioning of sources and low carbon use efficiency. **Ecological Applications**, v. 14, n. 4, p. 72–88, 2004.
CHAVES, M. M. Effects of Water Deficits on Carbon Assimilation. **Journal of Experimental Botany**, v. 42, n. 1, p. 1–16, 1991.
CHEN, J. W. et al. Gas exchange and hydraulics in seedlings of Hevea brasiliensis during water stress and recovery. **Tree Physiology**, v. 30, n. 7, p. 876–885, 2010.
CHOAT, B. et al. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. **Nature**, v. 491, n. 2, p. 4–8, 2012.
COSTA, A. C. L. et al. Effect of seven years of experimental drought on the aboveground biomass storage of an eastern Amazonian rainforest. v. 12, p. 14461, 2010.
CROWTHER, T. W. et al. Mapping tree density at a global scale. **Nature**, v. 525, n. 7568, p. 201–5, 2015.
CUARTAS, L. A. et al. Distributed hydrological modeling of a micro-scale rainforest watershed in Amazonia: Model evaluation and advances in calibration using the new HAND terrain model. **Journal of Hydrology**, v. 462-463, p. 15–27, 2012.
DE ALVARENGA, C. B. et al. 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.
DOMINGUES, T. F. et al. Parameterization of canopy structure and leaf-level gas exchange for an Eastern Amazonian tropical rain forest (Tapajós national forest, Pará, Brazil). **Earth Interactions**, v. 9, n. 17, 2005.
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, 3 abr. 2013.
DOUGHTY, C. E.; GOULDEN, M. L. Seasonal patterns of tropical forest leaf area index and CO 2 exchange. **Journal of Geophysical Research**, v. 113, n. October, p. 1–12, 2008.
DUBOIS, M. et al. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. **Analytical Chemistry**, v. 28, n. 3, p. 350–356, 1956.
ESCUDERO, A.; MEDIAVILLA, S. Decline in photosynthetic nitrogen use efficiency with leaf age and nitrogen resorption as determinants of leaf life span. **Journal of Ecology**, v. 91, n. 5, p. 880–889, 2003.
FAUSET, S. et al. Hyperdominance in Amazonian forest carbon cycling. **Nature Communications**, v. 6, p. 6857, 2015.
FEARNSIDE, P. M. Climate Change as a Threat to Brazil ' s Amazon Forest. **International Journal of Social Ecology and Sustainable Development**, v. 4, n. 3, p. 1–12, 2013.
FELDPAUSCH, T. R. et al. Tree height integrated into pantropical forest biomass estimates. **Biogeosciences**, v. 9, n. 8, p. 3381–3403, 2012.
FISHER, R. A. et al. Evidence from Amazonian forests is consistent with a model of isohydric control of leaf water potential. **Plant, Cell and Environment**, v. 29, n. 2, p. 151–165, 2006.
FLEXAS, J.; MEDRANO, H. Drought-inhibition of photosynthesis in C3 plants: Stomatal and non-stomatal limitations revisited. **Annals of Botany**, v. 89, n. 2, p. 183–189, 2002.
FORD, C.; HUBBARD, R.; VOSE, J. Quantifying structural and physiological controls on variation in anopy transpiration among planted pine and hardwood species in the southern Appalachins. **Ecohydrology**, v. 130, n. February, p. 126–130, 2011.
GARCÍA, A. L. et al. Moderate water stress affects tomato leaf water relations in

dependence on the nitrogen supply. **Biologia Plantarum**, v. 51, n. 4, p. 707–712, 2007.

GINDEL, I. STOMATAL NUMBER AND SIZE AS RELATED TO SOIL MOISTURE IN TREE XEROPHYTES IN ISRAEL'. **Ecology**, v. 50, n. 2, p. 263–267, 1996.

GRAHAM, E. A et al. Cloud cover limits net CO2 uptake and growth of a rainforest tree during tropical rainy seasons. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 100, n. 2, p. 572–6, 2003.

HARTMANN, H. et al. Research frontiers in drought- induced tree mortality: crossing scales and disciplines. **New Phytologist**, v. 205, p. 965–969, 2015.

HARTMANN, H.; ZIEGLER, W.; TRUMBORE, S. Lethal drought leads to reduction in nonstructural carbohydrates in Norway spruce tree roots but not in the canopy. **Functional Ecology**, v. 27, n. 2, p. 413–427, 26 abr. 2013.

HETHERINGTON, A. M.; WOODWARD, F. I. The role of stomata in sensing and driving environmental change. **Nature**, v. 424, n. 6951, p. 901–908, 2003.

HOEKSTRA, F. A; GOLOVINA, E. A; BUITINK, J. Mechanisms of plant desiccation tolerance. **Trends in plant science**, v. 6, n. 9, p. 431–438, 2001.

JARVIS, P. G. The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. **Philosophical Transactions of the Royal Society**, v. 273, p. 593–610, 1976.

JIMÉNEZ, S. et al. Physiological, biochemical and molecular responses in four Prunus rootstocks submitted to drought stress. **Tree Physiology**, v. 33, n. 10, p. 1061–1075, 2013.

KEMPA, S. et al. A Central Role of Abscisic Acid in Stress-Regulated Carbohydrate Metabolism. **PLoS ONE**, v. 3, n. 12, p. e3935, 2008.

KENZO, T. et al. Interspecific variation of photosynthesis and leaf characteristics in canopy trees of five species of Dipterocarpaceae in a tropical rain forest. **Tree physiology**, v. 24, n. 10, p. 1187–1192, 2004.

KENZO, T. et al. Height-related changes in leaf photosynthetic traits in diverse Bornean tropical rain forest trees. **Oecologia**, v. 177, p. 191–202, 2015.

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, 2014.

KRASENSKY, J.; JONAK, C. Drought, salt, and temperature stress-induced metabolic rearrangements and regulatory networks. **Journal of Experimental Botany**, v. 63, n. 4, p. 1593–1608, 2012.

KRAUS, J. E.; ARDUIN, M. **Manual básico de métodos em morfologia vegetal**. Rio de Janeiro: Edur, 1997.

KRÖBER, W.; BRUELHEIDE, H. Transpiration and stomatal control: A cross-species study of leaf traits in 39 evergreen and deciduous broadleaved subtropical tree species. **Trees - Structure and Function**, v. 28, n. 3, p. 901–914, 2014.

KRÖBER, W.; HEKLAU, H.; BRUELHEIDE, H. Leaf morphology of 40 evergreen and deciduous broadleaved subtropical tree species and relationships to functional ecophysiological traits. **Plant Biology**, v. 17, n. 2, p. 373–383, 2014.

LENZ, T. I.; WRIGHT, I. J.; WESTOBY, M. Interrelations among pressure-volume curve traits across species and water availability gradients. **Physiologia Plantarum**, v. 127, p. 423–433, 2006.

LIU, C.-C. et al. Comparative ecophysiological responses to drought of two shrub and four tree species from karst habitats of southwestern China. **Trees**, v. 25, n. 3, p. 537–549, 2011.

LUIZAO, R. C. C. et al. Variation of carbon and nitrogen cycling processes along a

topographic gradient in a central Amazonian forest. **Global Change Biology**, v. 10, n. 5, p. 592–600, maio 2004.

MAHAJAN, S.; TUTEJA, N. Cold, salinity and drought stresses: an overview. **Archives of biochemistry and biophysics**, v. 444, n. 2, p. 139–58, 2005.

MALHI, Y. et al. The linkages between photosynthesis, productivity, growth and biomass in lowland Amazonian forests. **Global Change Biology**, v. 21, n. 6, p. 2283–2295, 2015.

MALHI, Y.; GRACE, J. Tropical forests and atmospheric carbon dioxide. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 15, n. 8, p. 332–337, 2000.

MARÉCHAUX, I. et al. 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.

MARENCO, R. A.; NASCIMENTO, H. C. S.; MAGALHÃES, N. S. Stomatal conductance in Amazonian tree saplings in response to variations in the physical environment. **Pho**, v. 52, n. 4, p. 493–500, 2014.

MARTINS, G. A. **Efeito Sazonal Sobre a Dinâmica Foliar E Capacidade Fotossintética De Espécies Arbóreas Na Amazônia Central Capacidade Fotossintética De Espécies Arbóreas**. [s.l: s.n.], 2015.

MCDOWELL, N. et al. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? **The New phytologist**, v. 178, n. 4, p. 719–39, jan. 2008.

MCDOWELL, N. G. Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality. **Plant physiology**, v. 155, n. 3, p. 1051–1059, 2011.

MCDOWELL, N. G. et al. Evaluating theories of drought-induced vegetation mortality using a multimodel-experiment framework. **New Phytologist**, v. 200, n. 2, p. 304–321, 2013.

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.

MEIR, P.; WOODWARD, F. I. Amazonian rain forests and drought: Response and vulnerability. **New Phytologist**, v. 187, n. 3, p. 553–557, 2010.

MENDES, K.; MARENCO, R. Leaf traits and gas exchange in saplings of native tree species in the Central Amazon. **Scientia Agricola**, v. 67, n. 6, p. 624–632, 2010.

MILLER, G. R. et al. Groundwater uptake by woody vegetation in a semiarid oak savanna. **Water Resources Research**, v. 46, n. 10, p. 1–14, 2010.

MIRANDA, E. J. et al. Seasonal variation in the leaf gas exchange of tropical forest trees in the rain forest – savanna transition of the southern Amazon Basin How to cite this article : Seasonal variation in the leaf gas exchange of tropical forest trees. **Journal of Tropical Ecology**, v. 21, n. 4, p. 451–460, 2005.

MITCHELL, P. J. et al. Leaf water relations during summer water deficit: differential responses in turgor maintenance and variation in leaf structure among different plant communities in south-western Australia. **Plant, Cell & Environment**, v. 31, n. 12, p. 1791–1802, 2008.

MITCHELL, P. J. et al. Drought response strategies define the relative contributions of hydraulic dysfunction and carbohydrate depletion during tree mortality. **New Phytologist**, v. 197, n. 3, p. 862–872, 2013.

MULKEY, S. S. et al. Contrasting leaf phenotypes control seasonal variation in water loss in a tropical forest shrub. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 89, n. 19, p. 9084–8, 1992.

MULKEY, S. S.; KITAJIMA, K.; WRIGHT, S. J. Photosynthetic capacity and leaf longevity in the canopy of a dry tropical forest. **Selbyana**, v. 16, n. 2, p. 169–173, 1995.

MUNNS, R.; TESTER, M. Mechanisms of salinity tolerance. **Annual review of plant biology**, v. 59, n. 1, p. 651–681, 2008.

NARDINI, A.; LO GULLO, M. A; SALLEO, S. Refilling embolized xylem conduits: is it a matter of phloem unloading? **Plant science : an international journal of experimental plant biology**, v. 180, n. 4, p. 604–11, abr. 2011.

NEPSTAD, D. C. et al. The role of deep roots in the hydrological and carbon cycles of Amazonian forests and pastures. **Nature**, v. 372, n. s.n., p. 666–669, 1994.

NEPSTAD, D. C. et al. Mortality of large trees and lianas following experimental Drought in an Amazon forest. **Ecological Society of America**, v. 88, n. 9, p. 2259–2269, 2007.

NIINEMETS, Ü. et al. Leaf internal diffusion conductance limits photosynthesis more strongly in older leaves of Mediterranean evergreen broad-leaved species. **Plant, Cell and Environment**, v. 28, n. 12, p. 1552–1566, 2005.

NOGUEIRA, A. et al. Photosynthesis and water use efficiency in twenty tropical tree species of differing succession status in a Brazilian reforestation. **Photosynthetica**, v. 42, n. 3, p. 351–356, 2004.

OSADA, N.; OIKAWA, S.; KITAJIMA, K. Implications of life span variation within a leaf cohort for evaluation of the optimal timing of leaf shedding. **Functional Ecology**, p. n/a–n/a, 2014.

OSUNA, J. L. et al. Seasonal trends in photosynthesis and electron transport during the Mediterranean summer drought in leaves of deciduous oaks. **Tree physiology**, v. 35, n. 5, p. 485–500, 2015.

PASSOS, L.P. 1996. **Métodos analíticos e laboratoriais em fisiologia vegetal**. Embrapa, Coronel Pacheco, MG. 223 p.

PHILLIPS, O. L. et al. Drought Sensitivity of the Amazon Rinforest. **Science**, v. 323, n. 5919, p. 1344–1347, 2009.

PHILLIPS, O. L. et al. Drought – mortality relationships for tropical forests. **New Phytologist**, v. 187, n. 3, p. 631–646, 2010.

PINHEIRO, C.; CHAVES, M. M. Photosynthesis and drought: Can we make metabolic connections from available data? **Journal of Experimental Botany**, v. 62, n. 3, p. 869–882, 2011.

POORTER, H. et al. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA):a meta-analysis. **New Phytologist**, v. 182, p. 565–588, 2009.

POOT, P.; VENEKLAAS, E. J. Species distribution and crown decline are associated with contrasting water relations in four common sympatric eucalypt species in southwestern Australia. **Plant and Soil**, v. 364, n. 1-2, p. 409–423, 2013.

PREMOLI, A. C.; BREWER, C. A. Environmental v. genetically driven variation in ecophysiological traits of Nothofagus pumilio from contrasting elevations. **Australian Journal of Botany**, v. 55, n. 6, p. 585–591, 2007.

PREMOLI, A. C.; MATHIASEN, P. Respuestas ecofisiológicas adaptativas y plásticas en ambientes secos de montaña: Nothofagus pumilio, el árbol que acaparó los Andes australes. **Ecologia Austral**, v. 21, n. 3, p. 251–269, 2011.

REICH, P. B. et al. Leaf demography and phenology in Amazonian rain forest: A census of 40 000 leaves of 23 tree species. **Ecological Monographs**, v. 74, n. 1, p. 3–23, 2004.

REICH, P. B.; BORCHERT, R. Changes with leaf age in stomatal function and water status of several tropical tree species. **Biotropica**, v. 20, n. 1, p. 60–69, 1988.

REICH, P. B.; HINCKLEY, T. M. Influence of pre-dawn water potential and soil-to-leaf hydraulic conductance on maximum daily leaf diffusive conductance in two oak species. **Functional Ecology**, v. 3, n. 6, p. 719–726, 1989.

RESTREPO-COUPE, N. et al. 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, n. s.n, p. 128–124, 2013.

ROBERTS, J.; CABRAL, O. M. R.; AGUIAR, L. F. DE. Stomatal and Boundary-Layer Conductances in an Amazonian Terra Firme Rain Forest. **Jounal of Applied Ecology**, v. 27, n. 1, p. 336–353, 1990.

ROWLAND, L. et al. After more than a decade of soil moisture deficit, tropical rainforest trees maintain photosynthetic capacity, despite increased leaf respiration. **Global Change Biology**, p. n/a–n/a, 2015a.

ROWLAND, L. et al. Death from drought in tropical forests is triggered by hydraulics not carbon starvation. **Nature**, p. 1–13, 2015b.

SACK, L. et al. The "hydrology" of leaves: co ordination of structure and function in temperate woody species. **Plant, Cell and Environment**, v. 26, n. 8, p. 1343–1356, 2003.

SALA, A.; PIPER, F.; HOCH, G. Physiological mechanisms of drought-induced tree mortality are far from being resolved. **New Phytologist**, v. 186, p. 274–281, 2010.

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

SANTIAGO, L. S. et al. Leaf photosynthetic traits scale with hydraulic conductivity and wood density in Panamanian forest canopy trees. **Oecologia**, v. 140, n. 3, p. 543–550, 2004.

SANTOS JR., U. M.; GONÇALVES, J. F. DE C.; FELDPAUSCH, T. R. Growth, leaf nutrient concentration and photosynthetic nutrient use efficiency in tropical tree species planted in degraded areas in central Amazonia. **Forest Ecology and Management**, v. 226, n. 1-3, p. 299–309, maio 2006.

SCHOLANDER, P. F. et al. Sap Pressure in Vascular Plants Negative hydrostatic pressure can be measured in plants . **Science**, v. 148, n. 3668, p. 339–346, 1964.

SEVANTO, S. et al. How do trees die? A test of the hydraulic failure and carbon starvation hypotheses. **Plant, Cell and Environment**, v. 37, n. 1, p. 153–161, 2014.

SIMONIN, K. A. et al. Increasing leaf hydraulic conductance with transpiration rate minimizes the water potential drawdown from stem to leaf. **Journal of Experimental Botany**, v. 66, n. 5, p. 1303–1315, 2015.

SOBRADO, M. A. Leaf age effects on photosynthetic rate, transpiration rate and nitrogen content in a tropical dry forest. **Physiologia Plantarum**, v. 90, n. C, p. 210–215, 1994.

SPERRY, J. S. Hydraulic constraints on plant gas exchange. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 104, n. 1, p. 13–23, 2000.

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, jan. 1988.

STAHL, C. et al. Influence of Seasonal Variations in Soil Water Availability on Gas Exchange of Tropical Canopy Trees. **Biotropica**, v. 45, n. 2, p. 155–164, 14 mar. 2013.

SUN, X. P. et al. Responses of young " Pink lady " apple to alternate deficit irrigation following long-term drought : growth , photosynthetic capacity , water-use efficiency , and sap flow. **Photosynthetica**, v. 50, n. 4, p. 501–507, 2012.

TAKASHIMA, T.; HIKOSAKA, K.; HIROSE, T. Photosynthesis or persistence: nitrogen allocation in leaves of evergreen and deciduous Quercus species. **Plant, Cell & Environment**, v. 27, n. 8, p. 1047–1054, 2004.

TER STEEGE, H. et al. Hyperdominance in the Amazonian tree flora. **Science (New York, N.Y.)**, v. 342, n. 6156, p. 1243092, 2013.

TURNER, N. C. Techniques and experimental approaches for the measurement of plant water status. **Plan and Soil**, v. 366, n. 1-3, p. 339–366, 1981.

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

VERBRUGGEN, N.; HERMANS, C. Proline accumulation in plants: a review. **Amino acids**, v. 35, n. 4, p. 753–9, nov. 2008.

ZANNE, A.E.; LOPEZ-GONZALEZ, G.; COOMES, D.A.; ILIC, J.; JANSEN S.; LEWIS, S.L.; MILLER, R.B.; SWENSON, N.G.; WIEMANN, M.C.; CHAVE, J. 2009. **Global wood density database**. Dryad. Identifier: http://hdl.handle.net/10255/dryad.235.

ZHANG, J.-L.; CAO, K.-F. Stem hydraulics mediates leaf water status, carbon gain, nutrient use efficiencies and plant growth rates across dipterocarp species. **Functional Ecology**, v. 23, n. 4, p. 658–667, 2009.

ZHAO, M.; RUNNING, S. W. Drought-Induced Reduction in Global Terrestrial Net Primary Production from 2000 Through 2009. **Science**, v. 329, n. 5994, p. 940–943, 2010.