

UNIVERSIDADE DO ESTADO DO AMAZONAS
CENTRO DE ESTUDOS SUPERIORES DE ITACOATIARA
CURSO DE ENGENHARIA FLORESTAL

KAREN ADEMILDES SOBRAL MOREIRA

MECANISMOS HIDRÁULICOS DE TOLERÂNCIA À SECA DE *Bertholletia excelsa*
Bonpl.

ITACOATIARA - AM
2021

KAREN ADEMILDES SOBRAL MOREIRA

MECANISMOS HIDRÁULICOS DE TOLERÂNCIA À SECA DE *Bertholletia excelsa*
Bonpl.

Monografia apresentada ao Curso de Engenharia Florestal do Centro de Estudos de Itacoatiara da Universidade do Estado do Amazonas, como requisito parcial para obtenção do título de Engenheira Florestal.
Orientador (a): Prof. Dr. Victor Alexandre Hardt Ferreira dos Santos.
Coorientadora: Dra. Maquelle Neves Garcia

ITACOATIARA - AM

2021

KAREN ADEMILDES SOBRAL MOREIRA

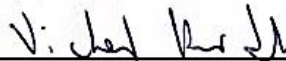
**MECANISMO HIDRÁULICO DE TOLERÂNCIA À SECA DE *Bertholletia Excelsa*
Bonpl.**

Monografia apresentada ao curso de Engenharia Florestal, da Universidade do Estado do Amazonas, como requisito obrigatório para a obtenção do título de bacharela em Engenharia Florestal.

Itacoatiara-AM, 22 de dezembro de 2021.

Nota: 9.6

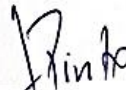
BANCA EXAMINADORA



Dr. Victor Alexandre Hardt Ferreira dos Santos
Universidade do Estado do Amazonas – UEA
(Orientador)



Me. Israel Ferreira de Paula
Universidade do Estado do Amazonas – UEA
Membro



Dr. Luís Antônio de Araújo Pinto
Universidade do Estado do Amazonas – UEA
Membro

Primeiramente aos meus pais, Lucilene da Fonseca Sobral e José Luiz de Souza Moreira, por todo esforço empregado na minha formação, e aos meus queridos irmãos Kaio Sobral, Kelton Sobral e Kennedy Leonardo que sempre me ajudaram em torno desses anos, a minha filha Kimberlly Luana Sobral Moreira Neves Gentil que foi o principal motivo da minha formação. Essa conquista é para vocês e por vocês!

AGRADECIMENTOS

Agradeço a Deus pelo dom da vida e por ter me dado forças para chegar até aqui, e a Nossa Senhora de Aparecida pela proteção, colo e consolo nas horas de desespero.

À minha família, principalmente meus pais José Luiz de Souza Moreira e Lucilene da Fonseca Sobral por todo amor, dedicação e incentivo, eu amo vocês! Aos meus irmãos Kaio Sobral, Kelton Sobral e Kennedy Leonardo pelos apoios, incentivos, companheirismos e até pelas raivas que me faziam passar, eu amo vocês! À minha princesinha Kimberlly Luana, meu porto seguro, meu amor incondicional, que foi minha inspiração, meu principal motivo para ter chegado até aqui, obrigada por me ensinar a lutar pelo melhor, eu te amo muito filha, você é minha vida! Aos meus pequenos amores Heitor, Kauã, Kamille, Kemille e Maria Clara, por simplesmente existirem e tornarem nossas vidas mais divertidas, titia ama vocês! Ao meu companheiro Pedro Fabrício por ter me ajudado ao longo desses anos, com apoio, companheirismo e motivação. Às minhas cunhadas Patrícia e Milena por ter cuidado da Kim sem medir esforço para que eu pudesse estudar, e aos meus sogros seu Pedro e dona Ana que sempre ficavam com a Kim para que eu pudesse ir às aulas práticas.

Ao meu orientador, Prof. Dr. Victor Hardt e a minha querida coorientadora, Prof^a Dra. Maquelle Neves Garcia, pela orientação, paciência e pelo apoio durante o desenvolvimento do trabalho, tentando, sempre que possível, me acalmar diante das dificuldades e desespero. Obrigada principalmente por acreditarem em mim!

Agradeço aos meus professores que compartilharam seus conhecimentos que foram fundamentais nessa trajetória.

À turma T12 pelas experiências trocadas ao longo desta caminhada, em especial, a Karoline Emily, Graziela Nogueira, Geovana Queiroz, Maria Iracelma, Mayara Freire, Otávio Vasconcelos e Amanda Lucena.

Ao Wilson Oliveira, motorista do Cesit - UEA, pelo apoio logístico no trabalho.

À Empresa Agropecuária Aruanã S. A. pela parceria e apoio oferecido para realização deste trabalho.

Aos professores, Marciel Ferreira (UFAM) e Tomas Domingues (USP), pela colaboração na pesquisa.

À Universidade do Estado do Amazonas pelas oportunidades concedidas.

Àqueles que contribuíram direta ou indiretamente para a minha formação.

RESUMO

A espécie *Bertholletia excelsa*, pertence à família Lecythidaceae, é uma árvore de grande porte, amplamente distribuída na Amazônia com relevância econômica e social na região. Atualmente, não se sabe quais as respostas de regulação hídrica e de tolerância da espécie a eventos de secas extremas, como por exemplo, *El Niño*. Assim, o presente estudo tem como objetivo caracterizar os mecanismos de resistência à seca de *Bertholletia excelsa*. O estudo foi realizado na fazenda Aruanã, no município de Itacoatiara (AM), onde foram estudadas nove árvores com folhas de diferentes idades (jovens, maduras e velhas). Para caracterização da resistência à seca dos ramos foram realizadas curvas de vulnerabilidade à cavitação e estimados os pontos de 12%, 50% e 88% de perda de condutividade hidráulica (P12, P50 e P88, respectivamente). Também foi estudado a tolerância à seca das folhas, através das curvas pressão-volume e estimados o potencial osmótico no máximo turgor (P_o); potencial hídrico no ponto de perda de turgescência (PPT); módulo de elasticidade (E) e conteúdo relativo saturado de água (CRSA). As respostas de regulação hídrica da espécie refletem em um sistema hidráulico dos ramos com resistência intermediária ao embolismo quando comparado com outras espécies na Amazônia (média de P50 = -2,58 MPa). No entanto, isso foi associado com a perda na capacidade de regulação hídrica das folhas à medida que se tornam mais velhas, refletindo na redução da margem de segurança hidráulica (HSM) no período de baixa precipitação -- HSM = 0,46 MPa; onde, HSM é a diferença entre o P50 e o potencial hídrico mínimo medido em campo. O processo de troca de folha da espécie, pode atuar coordenado com a fisiologia e regulação hídrica. As folhas jovens recém lançadas e maduras ajustam seu potencial hídrico através de ajustes estruturais para manutenção do conteúdo de água. Enquanto a queda de folhas velhas atua como uma forma de reduzir a perda de água por transpiração na estação seca, resultando em um mecanismo complementar que ajuda a planta a sobreviver durante o período de seca sazonal. Isso é corroborado nos resultados onde foi mostrado que conforme as folhas envelhecem, essas, reduzem a capacidade de controle do estado de hidratação, confirmado também pelo potencial hídrico medido em campo e pelo conteúdo de água nas folhas maduras-velhas. Em conclusão, a espécie *Bertholletia excelsa* é adaptada a secas sazonais. No entanto, com aumento da frequência e intensidade das secas a espécie pode

enfrentar problemas para adaptar as respostas coordenadas entre folha, xilema e fenologia, afetando o crescimento da espécie, produção de frutos e podendo levar a mortalidade por falha hidráulica em condições de secas prolongadas. Além disso, esses efeitos acumulados, podem diminuir as áreas adequadas onde a espécie pode ocorrer na Amazônia, diminuindo a ocorrência natural e o potencial para plantios ao longo na Amazônia.

Palavras-chave: Amazônia. Estresse Hídrico. Mortalidade de Árvores. Cavitação. Murcha.

ABSTRACT

Bertholletia excelsa is a large tree species widely distributed in the Amazon with social and economic importance. The tree species water regulation and tolerance responses to extreme drought events, such as *El Niño*, are currently missing. There is no information on the impacts of severe droughts on the physiology of this species. Thus, the present study aims to identify the drought resistance mechanisms of *Bertholletia excelsa*. Thus, the present study aims to investigate the drought resistance mechanisms of *Bertholletia excelsa*. The study was performed at Aruanã farm (Itacoatiara-AM), considering nine trees with leaves of different ages (young, mature, and old). We build embolism vulnerability curves to estimate the points of 12%, 50%, and 88% of loss of hydraulic conductivity (P12, P50, and P88, respectively). Leaf drought tolerance was also studied through pressure-volume curves and estimated water potential at maximum turgor (P_0), water potential at the turgor loss point (PPT), modulus of elasticity (E) and saturated water content (CRSA). The water regulation responses of *Bertholletia excelsa* represent hydraulic systems with intermediate resistance to embolism (average P50 = -2.58 MPa). However, this was associated with the loss in the water regulation capacity of the leaves as they are aging, reflecting a reduction in the hydraulic safety margin (HSM) in the dry season - HSM = 0.46 MPa; HSM is the difference between the P50 and the minimum water potential measured in the field. The leaf phenology is coordinated with the water regulation physiology. The young and mature leaves adjust their water potential through structural adjustments to maintain their water content. At the same time, old leaf shedding acts to reduce water loss through transpiration during the dry season, resulting in a complementary mechanism that likely helps the plant survive during the seasonal dry period. Because old leaves develop limited control of water status, as confirmed by field-measured water potential and water content in mature-old leaves. In conclusion, *Bertholletia excelsa* species seems to be adapted to seasonal droughts. However, with increasing frequency and intensity of droughts, the species may face problems adapting the coordinated responses between leaf, xylem, and phenology, affecting the species growth, fruit production and leading to mortality from hydraulic failure under prolonged drought conditions. Furthermore, these accumulated effects can reduce the suitable areas where the species can occur in the Amazon, affecting the natural occurrence

and potential plantations throughout the Amazon.

Keywords: Amazon. Water Stress. Tree mortality. Hydraulic failure. Cavitation. Turgor loss.

Sumário

1. INTRODUÇÃO	12
1.1. OBJETIVOS	14
1.1.1. Objetivo geral.....	14
1.1.2. Objetivos específicos	14
2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	15
2.1. <i>Bertholletia excelsa</i> Bonpl.....	15
2.2. Secas na Amazônia	17
2.3. Relações hídricas nas plantas	18
3. METODOLOGIA.....	21
3.1. Localização e caracterização da área de estudo.....	21
3.2. Desenho experimental.....	21
3.3. Curvas pressão-volume das folhas.....	22
3.4. Curvas de vulnerabilidade à cavitação	24
3.5. Margem de segurança hidráulica.....	25
3.6. Análise de dados	26
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	27
4.1. Parâmetros de tolerância ao déficit hídrico das folhas de <i>B. excelsa</i>	27
4.1.1. Potencial hídrico no ponto de perda de turgescência.....	27
4.1.2. Potencial osmótico no máximo turgor	28
4.1.3. Módulo de elasticidade.....	30
4.1.4. Conteúdo relativo saturado de água	31
4.2. Relações entre as características foliares de resistência à seca	32
4.3. Resistência ao embolismo nos ramos de <i>Bertholletia excelsa</i>	36
4.4. Interações entre folha e tronco refletindo nos mecanismos de tolerância à seca da espécie.....	37
5. CONCLUSÕES	40
6. REFERÊNCIAS.....	41
7. ANEXOS	47

1. INTRODUÇÃO

A Amazônia é conhecida por seu clima equatorial úmido, que, entre outros fatores, favoreceu o desenvolvimento de uma infinidade de espécies vegetais; contudo, devido aos efeitos das mudanças climáticas como, por exemplo, eventos de *El Niño*, a região tem sofrido alterações nos padrões de chuvas e aumento de temperatura, refletindo em secas extremas na região (SOARES; MARENGO, 2013). Apesar do milenar histórico de ocorrência de secas na Amazônia, essas anomalias climáticas estão cada vez mais severas e recorrentes, superando os recordes históricos, e por conseguinte ocasionando alterações nos ecossistemas locais e nas espécies que são ocorrentes na região (SOARES; MARENGO, 2013), como por exemplo, aumentando a mortalidade de árvores (MCDOWELL *et al.*, 2018). Além disso, há estudos que indicam o desmatamento e as queimadas como fatores que colaboram para o agravamento das secas, podendo, entre outros efeitos, causar a “savanização” da Amazônia (BORMA; NOBRE, 2013).

A *Bertholletia excelsa*, ocorre em abundância no norte do Brasil, Venezuela, Colômbia, Peru, Bolívia, Suriname, Guiana Francesa e Guiana (LORENZI, 2002). A espécie é conhecida e importante na região por sua castanha ou amêndoa que é comestível, o que a torna muito cobiçada, pode ser também, utilizada para outras múltiplas finalidades (ZUIDEMA, 2003). Por exemplo, o ouriço dos frutos pode ser usado como combustível ou na produção de objetos artesanais, as sementes podem ser aproveitadas para o consumo *in natura* ou para extração do óleo e “leite” (culinária e cosméticos), e o resíduo gera ainda farelo ou torta que é usada como ração (LOCATELLI *et al.*, 2005), a madeira vinda do reflorestamento pode ser usada tanto na construção civil como naval (SALOMÃO, 2014). Dessa forma, é evidente os diversos usos dos produtos dessa espécie.

A maior parte da água usada pela planta é perdida por transpiração. A transpiração é a difusão da água do mesófilo foliar para a atmosfera, e acontece através dos estômatos, são células especializadas que, quando túrgidas, estabelecem poros na epiderme (RAVEN; EVERT; EICHHORN, 2007). Nos poros estomáticos também acontece a difusão do CO₂ para o interior do mesófilo, assim ocorre a entrada de CO₂ e a saída de água (HOLBROOK, 2013). Se caso a transpiração for excessiva pode comprometer o desenvolvimento da planta, retardando seu crescimento e levando a morte por desidratação (RAVEN; EVERT; EICHHORN, 2007). A tensão

gerada pela transpiração provoca a descontinuidade do transporte de seiva no xilema, processo conhecido por cavitação, que foi iniciado pelo embolismo - formação de bolhas de ar nos vasos condutores. Essa falha no sistema hidráulico dificulta ou até impede o fluxo de seiva, mas, a cavitação pode ser eliminada por pressão radicular ou pela redução da tensão no xilema através do controle estomático (HOLBROOK, 2013). O desenvolvimento das espécies pode ser comprometido por qualquer fator que perturba o funcionamento normal da planta, e uma seca pode ser um estresse ambiental que produz déficit hídrico suficiente para perturbar processos fisiológicos internos da planta (MUNNS; TESTER, 2008). Secas severas provocam déficits hídricos e podem levar ao aumento da cavitação em níveis muito elevados, inibição da fotossíntese, redução do crescimento e, em último caso, a morte da planta.

As plantas, especialmente, as árvores, que são de grandes dimensões e precisam transportar água por longas distâncias desde as raízes até as folhas, desenvolveram, ao longo da história evolutiva, uma variedade de mecanismos para conservar água e lidar com a estação seca. Alguns mecanismos podem atrasar ou impedir o impacto negativo do estresse ambiental em uma árvore, por exemplo, a queda de folhas para reduzir a transpiração, o desenvolvimento de sistema radicular profundo para garantir melhor absorção de água e suprir altas taxas de transpiração (POOT; VENEKLAAS, 2013). Além disso, a tolerância ao déficit hídrico pode envolver regulações fisiológicas hídricas e hidráulicas nas folhas e nos ramos, como por exemplo, um baixo potencial osmótico que é importante para auxiliar na manutenção da turgescência celular e regulação no fechamento estomático (BRODRIBB; HOLBROOK, 2003). Além disso, espécies que possuem baixos potenciais hídricos no ponto de perda de turgescência associado com o potencial osmótico possuem maior faixa de potencial hídrico em que as células podem funcionar porque estão túrgidas, permitindo a manutenção da condutância estomática e potencial ganho de carbono. Por outro lado, uma parede celular inelástica (alto módulo de elasticidade) 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 (LENZ; WRIGHT; WESTOBY, 2006). Adicionalmente, desenvolver um sistema hidráulico mais resistente, pode prevenir altas taxas de embolismo em potenciais hídricos mais hidratados, permitindo que a planta opere com uma margem de segurança hidráulica mais segura durante período de secas sazonais e extremas (GARCIA *et al.*, 2021). Contudo, esses mecanismos podem não estar evoluídos o suficiente para

acompanhar o avanço das mudanças climáticas e das secas, que estão cada vez mais frequentes e severas, especialmente na Amazônia.

Ainda não se sabe quais mecanismos de regulação hídrica as árvores da espécie *Bertholletia excelsa* podem representar durante as secas sazonais, considerando que essa espécie é uma das maiores preciosidades cultural, social, econômica e ecológica da Amazônia, faz-se necessário saber se seu futuro estará assegurado pela resistência aos eventos de seca vindouros. Para tanto, neste trabalho foi analisado, em diferentes abordagens (folhas e ramos), os mecanismos hidráulicos de tolerância à seca de *Bertholletia excelsa*.

1.1. OBJETIVOS

1.1.1. Objetivo geral

Caracterizar mecanismos associados à tolerância à seca da espécie *Bertholletia excelsa*.

1.1.2. Objetivos específicos

- a) Determinar os indicadores de resistência ao déficit hídrico nas folhas, com diferentes idades, da espécie;
- b) Estimar os pontos de relevância fisiológica da curva de resistência ao embolismo dos ramos de *Bertholletia excelsa*;
- c) Avaliar a margem de segurança do sistema hidráulico do ramo da espécie.

2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1. *Bertholletia excelsa* Bonpl.

A Castanheira-da-Amazonia (*Bertholletia excelsa*), pertence à família Lecythidaceae, é uma árvore de grande porte, muito abundante no norte do Brasil e na Bolívia. As sinonímias botânicas da espécie são *Bertholletia nobilis* Miers e *Bertholletia excelsa* Silva Manso, e de acordo com Lorenzi (2002), os nomes comuns mais empregados são castanha-do-pará, castanha, castanheira, castanheira-verdadeira, amendoeira-da-américa, castanha-mansa, castanheira-rosa, castanheira-do-maranhão, noz-do-brasil. Em outros países, também é chamada de noix du-brésil na França, brazil-nuts ou pará-nuts na Inglaterra, noce-de-brasil na Itália, paranuss na Alemanha, almendro na Colômbia, iubia e juvia na Venezuela, e brasilnoot no Suriname (ÁVILA, 2006).

De acordo com Lorenzi (2002), a *B. excelsa* ocorre em toda a região amazônica, incluindo os estados de Rondônia, Acre, Amazonas, Pará, Maranhão, Amapá, Roraima, Mato Grosso e o norte de Goiás e é encontrada em vários países como Venezuela, Colômbia, Peru, Bolívia, Suriname, Guiana Francesa e Guiana. De forma geral, a espécie é encontrada em áreas de floresta de terra firme, com temperatura média anual variando entre 24°C e 27°C, umidade relativa do ar superior a 80% e precipitação entre 1.400 mm e 2.800 mm anuais (FIGUEIREDO; CARVALHO, 2002; LORENZI, 2002; ÁVILA 2006).

Segundo Souza et. al (2008), por se tratar de uma espécie heliófila, as castanheiras exigem muita luz para viver, atingem porte alto, com altura entre 30 m e 50 m, chegando até a 60 m, com copas de 20 m a 40 m de diâmetro e tronco retilíneo de 100 cm a 180 cm de diâmetro. É caducifolia total durante os meses de baixo índice pluviométrico (FIGUEIREDO; CARVALHO, 2002; LORENZI, 2002; ÁVILA 2006).

Quanto à morfologia, as folhas da espécie são simples, glabras, com lâminas foliares oblongas medindo de 17 cm a 36 cm de comprimento e 6 cm a 15 cm de largura; suas flores possuem seis pétalas branco-amareladas, tubulosas, com aroma agradável, grandes, zigomorfas e dispostas em panículas terminais eretas; seu fruto é uma cápsula lenhosa (pixídio), rija e esférica, popularmente conhecida como ouriço, pesando entre 500 g e 1.500 g e medindo até 12 cm (MORITZ, 1984). Ainda sobre os frutos, contém até 25 sementes, também conhecido como nozes, levam 14 meses

para ficarem maduros, sendo possível encontrar frutos em diferentes estágios e na mesma planta (MAUÉS; OLIVEIRA, 1999). A floração é de setembro a janeiro e sua frutificação é de dezembro a maio, sendo os principais polinizadores são abelhas médias e grandes, sobretudo, as espécies: *Xylocopa frontalis*, *Xylocopa aurulenta* e *Epicharis rústica* (MULLER *et al.*, 1980). De acordo com Lorenzi (2002), a madeira de *Bertholletia excelsa* é moderadamente pesada, com densidade de 0,75 g cm⁻³, macia ao corte, com cerne de coloração castanho-rosa, textura média, superfície sem brilho e lisa ao tato e de boa resistência ao ataque de organismos xilófagos.

A castanheira é de grande importância econômica e social na Região Amazônica devido à comercialização e produção de frutos chamados ouriços, cujas sementes têm alto valor nutritivo e podem ser consumidas “*in natura*” ou misturadas com outros alimentos e também tem valor pelo seu consumo doméstico por serem uma das principais fontes de renda, especialmente durante o período chuvoso do ano, a castanha-do-brasil é o produto florestal não madeireiro mais importante em termos econômicos, ao lado da seringueira, a castanheira foi um dos principais motores da economia extrativista da Amazônia durante o período colonial e pós-colonial (MELO, 2000). A produção da castanha é obtida quase exclusivamente de atividade extrativa florestal, sendo as plantações pouco significativas em termos quantitativos (ZUIDEMA, 2003).

A castanheira apresenta ainda outras aplicações como o uso de ouriços como combustível ou na confecção de objetos; do resíduo da extração do óleo obtém-se torta, ou farelo, usados em farinhas ou rações; "leite" de castanha, que é de grande valor na culinária regional (LOCATELLI *et al.*, 2005). O fruto da castanheira é utilizado também no artesanato, para a fabricação de brinquedos e utensílios domésticos, na fabricação de carvão e na medicina popular (SOUZA *et al.*, 2008). O óleo extraído das sementes é semelhante ao azeite de oliva, sendo, portanto, muito saudável (SOUZA *et al.*, 2008). Por ser rico em selênio, evita a formação de radicais livres e é indicado para tratamento de doenças do fígado, anemias, hepatite e desnutrição. Ele é também utilizado na fabricação de diferentes tipos de cosméticos, como cremes hidratantes, xampus e sabonetes (SOUZA *et al.*, 2008).

Devido aos ataques de fungos tóxicos no método de coleta de sementes, acabam acarretando muitos problemas na comercialização devido a semente ser recolhida do chão, extraída dos ouriços e beneficiada artesanalmente, o que causa elevadas perdas na exportação. (SOUZA *et al.*, 2008). Os principais consumidores de

castanha-do-brasil estão nos Estados Unidos e na Europa (principalmente Reino Unido, Alemanha e Itália) (LOCATELLI *et al.*, 2005).

2.2. Secas na Amazônia

A região amazônica é reconhecida por possuir um clima equatorial úmido, contudo, alguns estudos indicam a uma possível alteração do clima futuro na região, com tendência a um aumento da temperatura que pode alcançar 6 a 8 °C (SOARES; MARENGO, 2013). Esse aquecimento favorece a ocorrência de fenômenos climáticos e meteorológicos extremos, como as secas e inundações (RUIVO; RAMOS; VELHO, 2011).

Para Val (2013), “na Amazônia pode-se dizer que a vida, em todas as suas dimensões, depende dos pulsos de cheia e vazante, e esses parecem ser sensíveis às mudanças ambientais originadas em outros cantos do planeta”. De acordo com Rebelo (2013), em determinados anos a Amazônia apresentou significativa redução no valor pluviométrico da estação chuvosa, fato que ocasionou as secas regionais que ocorreram em 1906, 1912, 1916, 1926, 1936, 1958, 1963, 1997, 1998, 2005 e 2010, e que pode estar relacionado com a ocorrência dos fenômenos *El Niño*, *La Niña*, Oscilação Decadal do Pacífico – ODP e Oscilação Multidecadal do Atlântico – OMA.

Para Fearnside (2006), o fenômeno climático *EL Niño* é o principal culpado das secas na Amazônia, devido ao aquecimento da água superficial no oceano pacífico, que altera o clima da região tropical, e acaba refletindo em todo o mundo. Segundo Debortoli (2014), o *EL Niño* influencia a redução das chuvas na Amazônia, mas estudos indicam que essas secas não estão diretamente relacionadas à ocorrência de *El Niño* na fase positiva, mas que elas também ocorrem em anos de *El Niño* na fase negativa. Análises em anéis de troncos de árvores na Floresta Amazônica peruana evidenciaram que as árvores registraram nove eventos de seca que ocorreram no século XX (DEBORTOLI, 2014).

Recentemente, duas grandes secas atingiram a Amazônia, que foram as de 2005 e 2010, consideradas as secas do século, causadas por oscilações naturais de fenômenos climáticos; contudo, estudos têm apontado que esses fenômenos extremos podem sofrer influência humana, devido aos desmatamentos regionais e as queimadas, que causam a extensão da estação seca e o atraso da estação chuvosa (MARENGO, 2013). Mas, é importante lembrar que as secas têm padrões diferentes

de distribuição geográfica de redução de chuvas, e de suas causas físicas, sendo importante a correta atribuição da influência humana nas regiões atingidas (MARENGO, 2013).

Debortoli (2014) afirma que a ocorrência de precipitação na região amazônica foi desfavorecida pelo fenômeno *El Niño* combinado com o aumento da Temperatura da Superfície do Mar – TSM no Atlântico Tropical Norte – ATN. Em decorrência dessas secas, diferentes elementos do ecossistema são afetados, sejam em escala local ou regional, afetando o estado das florestas. As secas são caracterizadas por um período de insuficiente disponibilidade de água para as plantas, o que afeta a vegetação, isso ocorre devido as elevadas taxas de evapotranspiração e a redução de água no solo pela baixa quantidades de chuvas (ANDERSON *et al.*, 2013), e estudos indicam que as árvores que sobrevivem as secas as registram como decréscimo no crescimento (JENKINS; NEGRÓN-JUÁREZ, 2013).

Estudiosos dos fenômenos de seca na Amazônia indicam que a ocorrência de mudanças climáticas, desmatamentos e queimadas, aumentam a probabilidade de secas na Amazônia nos próximos 100 anos (ANDERSON *et al.*, 2013; SOARES; MARENGO, 2013). De acordo com Hutyra *et al.* (2005), eventos climáticos extremos como secas induzidas tanto pela variabilidade climática natural, podem fragmentar a Floresta Amazônica e transformar grandes áreas em savana.

2.3. Relações hídricas nas plantas

A água é uma substância essencial a existência da vida na terra, que provavelmente surgiu nos oceanos e depois migrou para os continentes, portanto, é um elemento básico da origem da vida na terra (PIMENTEL, 2004).

A água é uma molécula polar que forma pontes de hidrogênio devido a sua polaridade e forma tetraédrica, essas pontes são responsáveis por muitas das propriedades físicas incomuns da água, como, por exemplo, ela é um excelente solvente, tem um alto calor específico que é muito importante para as plantas, porque ajuda a estabilizar as flutuações de temperatura; além disso, tem alto calor latente que é a energia necessária para separar as moléculas da fase líquida para fase gasosa, que é um processo que ocorre durante a transpiração (HOLBROOK, 2013). Esses processos, no final, auxiliam na moderação da temperatura das folhas, que aumentaria até níveis estressantes devido à alta energia radiante proveniente do sol

(LAMBERS; OLIVEIRA, 2019).

Todos os seres vivos, incluindo as plantas, precisam de energia livre para realizarem seus trabalhos; e na definição do potencial hídrico, essa energia é representada pelo potencial químico (energia livre) da água (JONES, 2014). As células vegetais geralmente têm potenciais hídricos negativos, pois, indica que a energia livre da água dentro da célula é menor do que aquela da água em temperatura ambiente e pressão atmosférica; portanto, a água entra na célula e sai dela de acordo com a gradiente do potencial hídrico, ou também pode sair pelo processo de osmose (HOLBROOK, 2013). À medida que a água entra na célula, a parede celular é distendida pelo conteúdo do protoplasto, que está se expandindo e promove pressão de turgor que mantém as células túrgidas (LAMBERS; OLIVEIRA, 2019). Os principais fatores que influenciam o potencial hídrico são a concentração de solutos, pressão e gravidade (HOLBROOK, 2013).

A capacidade que a planta apresenta de realizar o transporte da água, juntamente com os nutrientes orgânicos e inorgânicos, é de suma importância na determinação da estrutura final, da função dos diferentes órgãos vegetais e, conseqüentemente, do desenvolvimento ((RAVEN; EVERT; EICHHORN, 2007). A água sobe pelas raízes, esse caminho percorrido depende do grau de diferenciação dos vários tecidos que a compõem que podem ser: o apoplasto, que é pela via das paredes celulares; o simplasto, que representa a via plasmodesmo; e transcelular, que é a via de célula para célula. A absorção ocorre diretamente nos pelos radiculares e vai até as folhas pelos elementos condutores do xilema (elementos de vaso). Aproximadamente, 99% de água absorvida pelas raízes é liberada para o ar como vapor d'água no processo de transpiração ou em forma de gutação (RAVEN, 2007; LAMBERS; OLIVEIRA, 2019).

A maior parte de água transpirada por uma planta ocorre através dos estômatos, células especializadas, que permitem a abertura e fechamento dos poros estomáticos e controlam as trocas gasosas (vapor d'água e CO₂) na superfície da folha (RAVEN; EVERT; EICHHORN, 2007). A transpiração pode ocorrer de forma excessiva, e pode retardar o crescimento e levar à morte de muitas plantas por desidratação (SEVANTO *et al.*, 2014). A temperatura e a umidade são os fatores que mais afetam a transpiração, pois a taxa de água transpirada duplica a cada aumento de 10°C de temperatura; e a água é perdida muito mais devagar numa atmosfera já carregada de vapor d'água (ar úmido) do que em uma atmosfera com alta demanda

evaporativa (ar seco) (RAVEN; EVERT; EICHHORN, 2007).

No transporte da água e dos sais minerais que ocorre pelo xilema, a seiva é transportada no estado líquido, contudo, devido a mudança de temperatura, durante essa condução pode haver tensões provocadas pela transpiração, que provocam quebras na coluna de água, provocando a ocorrência de bolhas de vapor d'água, ou seja, a cavitação, que desencadeia o embolismo, o preenchimento dos traqueídeos ou vasos com o ar, ou com bolhas de vapor muito grandes (HOLBROOK, 2013). A ocorrência desses fenômenos pode dificultar ou até mesmo impedir o fluxo de seiva no vaso em que houver a interrupção da coluna de água. Mas, é possível eliminar a cavitação através da pressão radicular, que vai empurrar a seiva até a eliminação das bolhas, ou desfazendo as bolhas com a redução na temperatura e na tensão do xilema (COCCHARD; DELZON, 2013).

Os processos fisiológicos são afetados pelo status hídrico das plantas, por exemplo, durante secas, elas sofrem déficits hídricos que levam a inibição do crescimento e da fotossíntese, sendo que o processo mais afetado é o da expansão celular (SEVANTO *et al.*, 2014). Durante a seca, as plantas devem utilizar energia para acúmulo de solutos, para manter a pressão de turgor, investir no crescimento de órgãos não fotossintéticos para aumentar a capacidade de absorção de água, ou formar vasos capazes de suportar altas pressões negativas (LAMBERS; OLIVEIRA, 2019).

As relações hídricas de populações de espécies arbóreas que coabitam um ecossistema podem ser diferentes de acordo com a fenologia (GARCIA, 2016). Além disso, estudos mostram que a densidade da madeira pode exercer um papel importante nas relações hídricas das árvores (BAROTTO *et al.*, 2018). Portanto, dentro de uma floresta existem diferentes mecanismos de uso e conservação de água (GARCIA *et al.*, 2021). Em um estudo realizado em floresta ombrófila densa na Amazônia Central, a maior conservação de água nas folhas limitou a difusão de CO₂ (fechamento dos estômatos); e causou redução da fotossíntese e consumo das reservas de amido nas folhas de árvores em um ano de *El Niño* (GARCIA *et al.*, 2021). Além disso, os autores evidenciaram uma maior magnitude dos efeitos da seca nas árvores de grande porte.

3. METODOLOGIA

3.1. Localização e caracterização da área de estudo

O estudo foi realizado em um reflorestamento homogêneo da espécie *B. excelsa*, localizado na Fazenda Aruanã, município de Itacoatiara (03°00'29" S e 58°49'53" O), no quilômetro 213 da rodovia Manaus-Itacoatiara (AM-010). A fazenda tem 1,3 milhão de *B. excelsa* plantadas. O primeiro plantio de *B. excelsa* na Fazenda Aruanã foi em 1981 e, atualmente, a área plantada compreende 14.310,34 hectares, com 1.257.000 castanheiras plantadas sendo 318.000 árvores enxertadas destinadas a produção de frutos e 939.000 para produção de madeira em plantios adensados (PASSOS, 2014).

No sítio de estudo, a vegetação é típica de floresta tropical úmida de terra firme, o clima é do tipo Am, com a média de precipitação anual de 2.200 mm, a umidade relativa do ar varia entre 75% a 90%, e apresenta uma estação seca de curta duração nos meses de agosto e setembro (50 mm/mês) (FERREIRA, 2013). A área está inserida na microrregião médio Amazonas, com solos de baixa fertilidade natural, alta toxidez de alumínio e de textura muito argilosa, principalmente, da classe Latossolo Amarelo Distrófico, embora também exista plantios em solos arenosos (DE SOUZA *et al.*, 2008; KATO, 1995). O relevo apresenta suaves ondulações, com altitudes variando entre 120 m, e 170 m (KATO, 1995; LUZ; ALMEIDA; NETTO, 1978).

3.2. Desenho experimental

Para o cumprimento dos objetivos propostos, foram estudadas nove árvores de *B. excelsa*. As árvores selecionadas são parte de um plantio estabelecido em 1999. O plantio foi estabelecido sem condicionamento químico e adubação do solo, o espaçamento original 2 x 2 m, porém, desbastado em 30% em 2020.

Durante o período da coleta, outubro de 2021, estação de baixa precipitação, o povoamento apresentava árvores com folhas *jovens* (< 15 dias de idade); árvores com folhas lançadas na estação do ano, porém *maduras* (> 30 dias de idade); e árvores com folhas *velhas* da estação anterior (> 12 meses de idade) (Figura 1). Para garantir a representação hídrica nos vários estágios de desenvolvimento das folhas da espécie durante o período seco, dentre as nove árvores amostradas, foram consideradas três

indivíduos com folhas *jovens*, três com folhas *maduras* e três com folhas *velhas* (detalhes na Tabela anexo 1).

Para o estudo das variáveis fisiológicas, galhos de cada árvore foram coletados, durante a madrugada (04:00 - 05:00 a.m.). Ramos situados no terço médio das copas das árvores foram amostrados com auxílio de um podão, imediatamente armazenados em sacos plásticos pretos umedecidos e com a base do ramo protegida com papel toalha molhado para minimizar a perda de água por transpiração. As amostras foram levadas para o laboratório de Química do Centro de Estudos Superiores de Itacoatiara (CESIT-UEA) em um tempo máximo de uma hora após a coleta dos ramos. Foram usadas as nove árvores para as curvas pressão-volume das folhas, enquanto que para as curvas de vulnerabilidade à cavitação dos ramos, que demandam mais de três dias de processamento em laboratório com medidas intensivas e equipamentos específicos, foram selecionadas cinco árvores (detalhes da coleta na Tabela anexo 1). Das cinco plantas coletadas, duas apresentaram problemas durante as medidas e precisaram ser descartadas em função de vazamentos e erros na gravação automática dos dados. Portanto, para as curvas de vulnerabilidade foram usados dados de três árvores, apesar dos problemas com as duas plantas, a representatividade da espécie ainda ficou assegurada, pois, dos ramos analisados cada um coincide com uma categoria de idade foliar (jovem, madura e velha).

3.3. Curvas pressão-volume das folhas

Para construção das curvas de pressão-volume de duas a quatro folhas foram medidas para cada árvore. As folhas foram deixadas por 12 horas com os pecíolos imersos em água destilada, em ambiente escuro e isolado em caixa térmica, para garantir a completa hidratação foliar. Após esse período, as folhas tiveram a massa mensurada em balança analítica e em sequência foi medido o potencial hídrico usando bomba de pressão (PMS, Pressure Chamber Instrument, Oregon, USA). O processo de mensuração do potencial hídrico consistiu em aplicar pressão com gás nitrogênio até ocorrer exsudação de seiva bruta nos vasos do xilema através do corte feito no pecíolo da folha, sendo neste momento registrada a leitura da pressão aplicada pela bomba (TURNER, 1981). A observação da exsudação foi observada usando uma lupa com 10x de aumento. Após a primeira medida, as folhas foram

deixadas para desidratar na bancada por 5 minutos para que uma nova leitura de potencial hídrico e mensuração da massa foliar fossem realizados. Em média, foram realizadas, dez leituras de pressão e volume conforme as folhas foram secando. Os tempos de desidratação, entre cada medida, foram crescentes (05; 05; 10; 10; 15; 15; 25; 40 minutos; 06; 12 horas para garantir a completa desidratação).

Os valores de pressão e volume registrados durante a desidratação foram usados para ajustar a curva pressão volume e estimar os valores de: Potencial osmótico no máximo turgor (P_o); potencial hídrico no ponto de perda de turgescência, ou murcha (PPT), Módulo de elasticidade médio da folha (E) e o conteúdo relativo saturado de água (CRSA). Para os ajustes das curvas foi utilizado o protocolo publicado por (SACK; PASQUET-KOK, 2011).

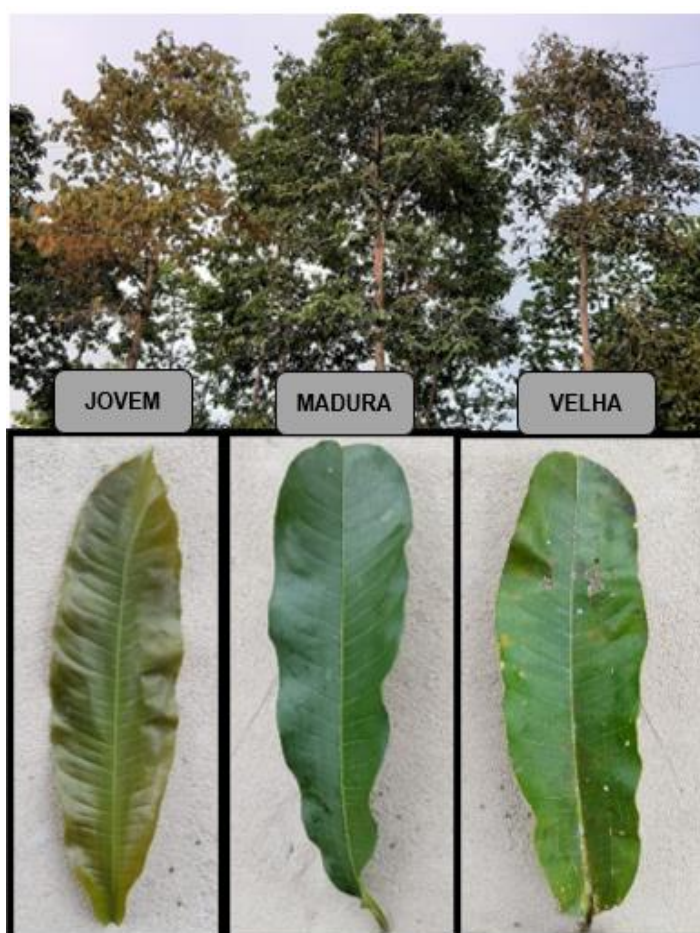


Figura 1 - Imagens ilustrativas das árvores e das folhas representando cada categoria foliar utilizada na caracterização da resistência à seca de *Bertholletia excelsa*.

Fonte: A autora (2021)

3.4. Curvas de vulnerabilidade à cavitação

No laboratório, foi usado um aparato pneumático para a construção das curvas de vulnerabilidade. O método se resume em medir a descarga de ar dos vasos do xilema que são induzidos à cavitação durante a desidratação dos ramos. Para induzir a desidratação foi usado o método de desidratação de bancada, secando os galhos para diminuir os valores de potencial hídrico dos ramos (SPERRY; SALIENDRA, 1994). À medida que o ramo foi secando, as medições de potencial hídrico do xilema foram feitas nas folhas e obtido os valores de descarga de ar correspondentes, até a desidratação completa do ramo (PEREIRA *et al.*, 2016). Antes de cada medição, os ramos foram ensacados por 40 min para equilibrar o potencial de água do xilema com a folha. Em plena hidratação, foi realizada a primeira medição do potencial hídrico do ramo usando uma câmara de pressão (PMS, Pressure Chamber Instrument, Oregon, EUA), seguida das respectivas medidas de descargas de ar. As medidas de descarga de ar foram padronizadas para cada ramo considerando os valores mínimo e máximo. Para calcular 12%, 50% e 88% de perda de condutividade (ou seja, valores P12, P50 e P88 respectivamente), foi ajustado uma equação não linear de dois parâmetros de Weibull (Eq. 1).

$$PLC = 1 - e^{-(\Psi_x/b)^K} \quad (1)$$

onde, Ψ_x é o potencial hídrico do xilema, b é o parâmetro de escala, e K o parâmetro de forma, que foram estimados pela equação.

Os coeficientes foram estimados usando o ajuste de mínimos quadrados não lineares na função *optimx* do pacote *optimx* no R (R CORE TEAM, 2020).

Para evitar artefatos de vasos abertos na medida, foram coletados ramos com comprimento médio de 130 cm. Dessa forma, foi garantido ramos maiores que o tamanho máximo do comprimento dos vasos (onde a média do comprimento máximo de vaso é de 41,92 cm, Figura 2). Para determinar o comprimento máximo de vasos, foi usado o método de injeção de ar descrito por (GREENIDGE, 1952). O método consiste no seccionamento em seções de aproximadamente 2 cm dos ramos submerso em água, no sentido ponta-base, enquanto é aplicado pressão na base do ramo com uma bomba de pressão. O comprimento máximo dos vasos é o comprimento residual do ramo no momento em que tem a abertura dos vasos

formando bolhas de ar no ponto de corte. Os ramos utilizados para as medidas do comprimento máximo dos vasos foram ramos coletados à parte das amostras.

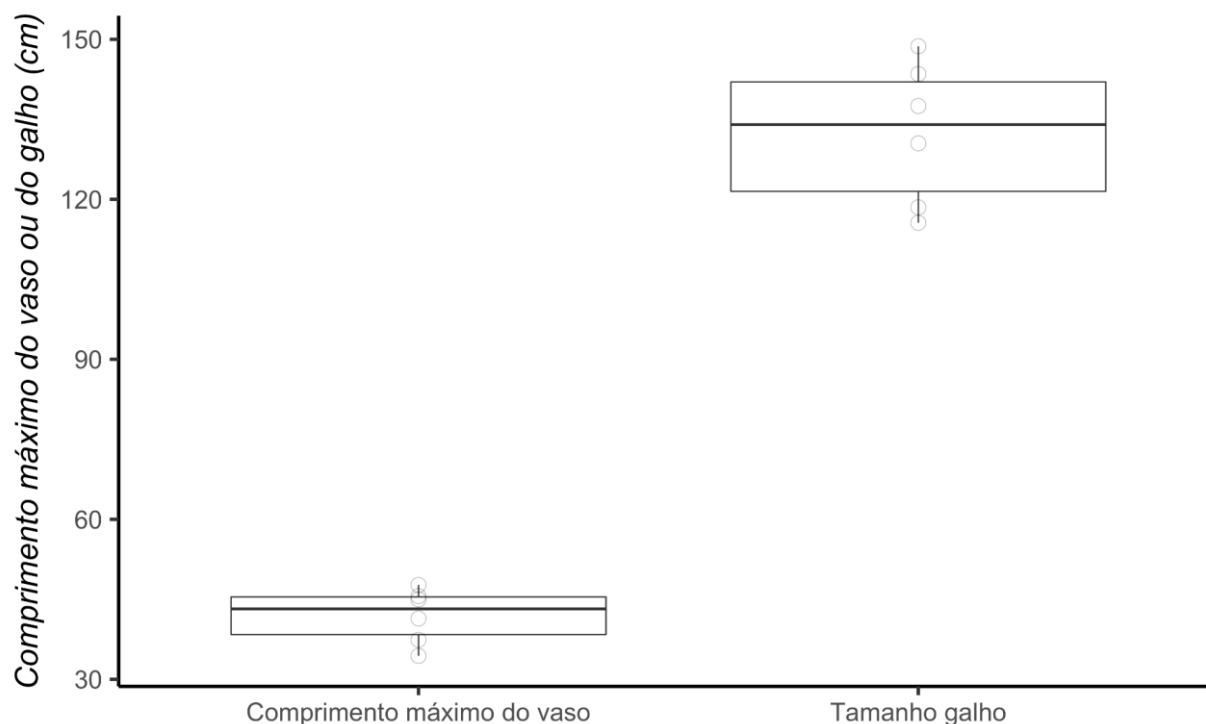


Figura 2 - Box-plot com distribuição dos valores de comprimento dos ramos amostrados e comprimento máximo dos vasos. No box-plot o traço horizontal inferior delimita o primeiro quartil, o central a mediana, e o superior o terceiro quartil. As barras de erro superiores e inferiores representam os máximos e mínimos valores, respetivamente.

3.5. Margem de segurança hidráulica

A margem de segurança hidráulica ($HSM = P50 - Pmin$) foi calculada a partir da diferença entre o P50 e o valor de potencial hídrico mensurado ao meio-dia em campo durante um período com maior déficit hídrico (considerado o potencial hídrico mínimo, $Pmin$). Para obtenção do potencial hídrico mínimo foram utilizadas medidas de árvores adultas com folhas maduras realizadas por Ferreira (2013), em 2012, no mesmo sítio deste estudo. Para o cálculo da margem de segurança foram usados os valores médios e individuais de cada ramo.

3.6. Análise de dados

Para o cumprimento do primeiro objetivo específico, e determinação dos parâmetros de resistência à seca da espécie, os valores médios de potencial osmótico no máximo turgor (P_o), potencial hídrico no ponto de perda de turgescência (PPT), módulo de elasticidade (E) e conteúdo relativo saturado de água (CRSA) foram comparados entre as folhas de diferentes idades (jovem vs madura; jovem vs velha e madura vs velha) com um teste - t pareado bicaudal. Foram consideradas significativas comparações que resultaram em um valor p menor que 0,05/3 (correção de Bonferroni). Ademais, para testar a influência do P_o e E vs PPT foram realizadas análises de regressão. O efeito da relação entre a perda de turgor e a concentração de solutos (PPT vs P_o) e do módulo de elasticidade no conteúdo saturado de água (E vs CRSA) foram estabelecidos com relações lineares; e entre a perda de turgor e o módulo de módulo de elasticidade (PPT vs E) foi testado com uma análise não linear.

Para atingir o segundo objetivo é determinar os pontos de tolerância à seca do ramo, os valores de P12, P50 e P88 foram estimados a partir de um ajuste não linear, descrito na equação 1. Com a intenção de entender a posição no espectro de segurança hidráulica que a espécie estudada se encontra, os valores médios de P50 e P88 foram comparados em uma distribuição com outras 36 espécies que ocorrem naturalmente em floresta tropical úmida e estão disponíveis na literatura (BRUM *et al.*, 2019; CHOAT *et al.*, 2012; GARCIA *et al.*, 2021) (detalhes descritos na Tabela anexo 2).

Para atingir o terceiro objetivo é avaliar a margem de segurança do sistema hidráulico do ramo, também foi comparado a distribuição da margem de segurança hidráulica de *Bertholletia excelsa* considerando o P50 e P88 com as 36 espécies disponíveis na literatura. As comparações foram feitas apenas com o P50 e P88 porque os valores de P12 são dados menos comuns de serem encontrados na literatura.

O segundo e terceiro objetivo foram reportados com a intenção de caracterizar e descrever a tolerância ao embolismo da espécie e, portanto, não foi feita nenhuma análise estatística.

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1. Parâmetros de tolerância ao déficit hídrico das folhas de *B. excelsa*

4.1.1. Potencial hídrico no ponto de perda de turgescência

Os resultados para potencial hídrico no ponto de perda de turgescência (PPT) estão resumidos na Figura 3. O potencial hídrico no ponto de perda de turgor da folha foi influenciado pela categoria de idade da folha avaliada. Na comparação entre essas categorias foi observada um menor valor médio para as folhas velhas (-1,87 MPa) quando comparadas com as folhas maduras (-1,87 MPa vs -1,59 MPa; p-valor do teste $t = 0,0056$) e jovens (-1,87 MPa vs -0,95 MPa; p-valor do teste $t < 0,00014$). Além disso, foi observado menor valor médio para as folhas maduras quando comparadas com as folhas jovens (-1,59 MPa vs -0,95 MPa; p-valor do teste $t < 0,0023$).

O turgor celular é um indicador clássico de estresse hídrico em plantas, tendo impactos na integridade estrutural celular, metabolismo e desempenho de planta inteira. Conseqüentemente, o ponto de perda de turgor tem sido usado para avaliar a tolerância fisiológica à seca por décadas. Um PPT mais negativo estende a faixa de potencial hídrico em que a folha permanece túrgida e mantém a função metabólica. A perda de turgor reflete no murchamento das folhas causando grandes impactos nas plantas, interrompendo seu crescimento, interferindo na integridade da estrutura celular, no metabolismo e, conseqüentemente, no desempenho em geral (KRAMER; BOYER, 1995; MCDOWELL *et al.*, 2011). A absorção da água pelas raízes fica mais difícil à medida que a disponibilidade hídrica no solo reduz e atinge potenciais mais negativos. A planta irá absorver a água do solo até um ponto onde o potencial hídrico foliar sustente a tensão de água ao longo dos vasos condutores, mas, além desse ponto, irá murchar e perder a capacidade de reidratação. Folhas com valores de potencial hídrico no ponto de perda de turgor próximo de zero irão murchar logo no início de uma condição de redução na disponibilidade de água no solo. A manutenção do turgor é importante, pois permite a manutenção da condutância estomática, condutância hidráulica, taxa fotossintética e crescimento mesmo em condição de baixa disponibilidade de água no solo, que é especialmente importante quando ocorrem secas durante a estação de crescimento (ABRAMS; KUBISKE, 1990). No caso da *B. excelsa*, as folhas conseguem atingir um ponto de perda de turgescência em potenciais hídricos menores (mais negativo e distante do zero), à medida que

envelhecem. Portanto, folhas maduras e velhas poderão auxiliar a planta na absorção de água do solo em condições de baixa precipitação, quando a umidade do solo diminuir e o potencial de água no solo também se tornar mais negativo.

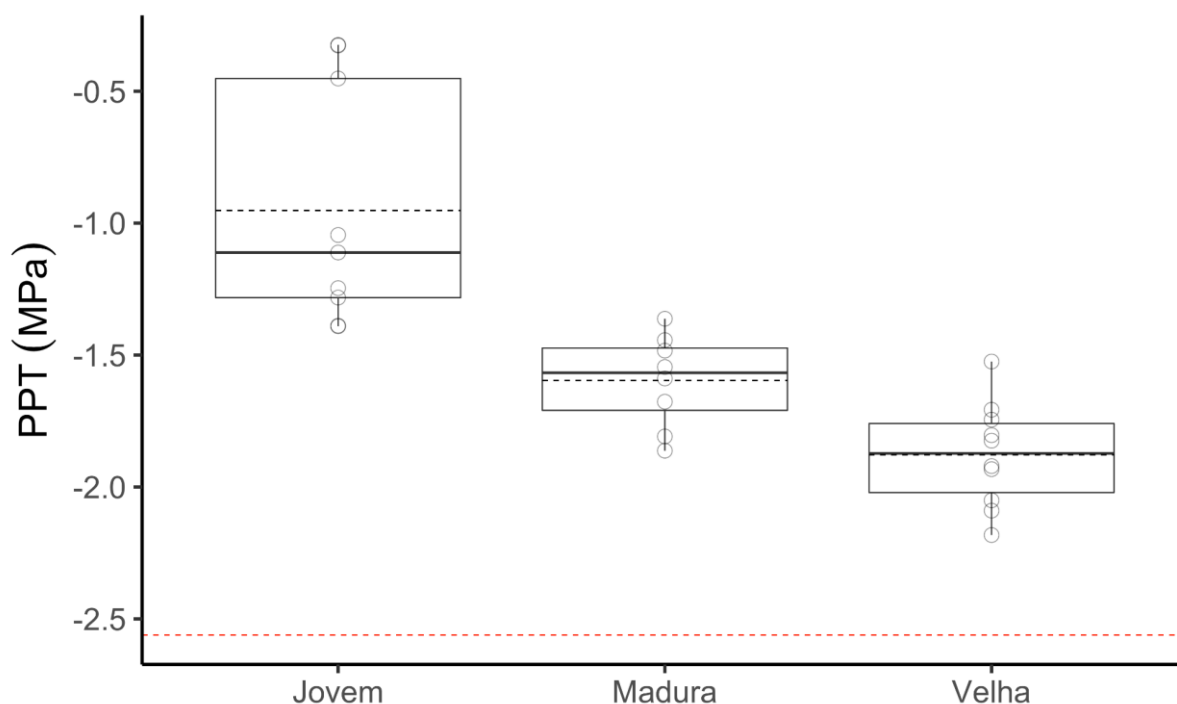


Figura 3 - Box-plot dos valores de potencial hídrico no ponto de perda de turgor (PPT) em relação às categorias de idade das folhas (jovem, madura, velha) da espécie *Bertholletia excelsa*. A média está representada pela linha tracejada e cada observação por um círculo vazio. No box-plot o traço horizontal inferior delimita o primeiro quartil, o central a mediana, e o superior o terceiro quartil. As barras de erro superiores e inferiores representam os máximos e mínimos valores, respectivamente. A linha tracejada vermelha na horizontal representa a média de P50 para a espécie.

4.1.2. Potencial osmótico no máximo turgor

Os resultados para potencial osmótico no máximo turgor (P_o) estão resumidos na Figura 4. O potencial osmótico no ponto de máximo turgor da folha também foi influenciado pela categoria de idade avaliada. Na comparação entre as categorias, foi observada um menor valor médio para as folhas velhas (-1,56 MPa) quando comparadas com as folhas maduras (-1,32 MPa vs -1,56 MPa; p-valor do teste t = 0,0096) e jovens (-1,56 MPa vs -0,74 MPa; p-valor do teste t < 0,0001). Além disso, foi observado menor valor médio para as folhas maduras quando comparadas com as

folhas jovens (-1,32 MPa vs -0,74 MPa; p-valor do teste t < 0,0009).

O potencial osmótico no máximo turgor representa a quantidade de solutos na célula vegetal e tem sido relacionado com o potencial osmótico no ponto de perda de turgor (BARTLETT; SCOFFONI; SACK, 2012). Baixos valores de P_o , potenciais mais negativos, portanto, indicam uma maior concentração de solutos, aumentando o potencial osmótico celular. Um potencial osmótico no máximo turgor mais negativo permite que a folha atinja baixos valores de potencial hídrico no ponto de perda de turgor, auxiliando durante um período de seca. No entanto, a concentração de solutos representa um custo ao metabolismo da planta e um risco à integridade celular, tendo em vista que a célula atingirá menores valores de conteúdo relativo de água no ponto de perda de turgor (LAMBERS; OLIVEIRA, 2019). Existem evidências, por exemplo, indicando que valores do conteúdo relativo de água abaixo de 75% inibe a produção de ATP, Ribulose-1,5-bifosfato e algumas proteínas (LAWLOR; CORNIC, 2002).

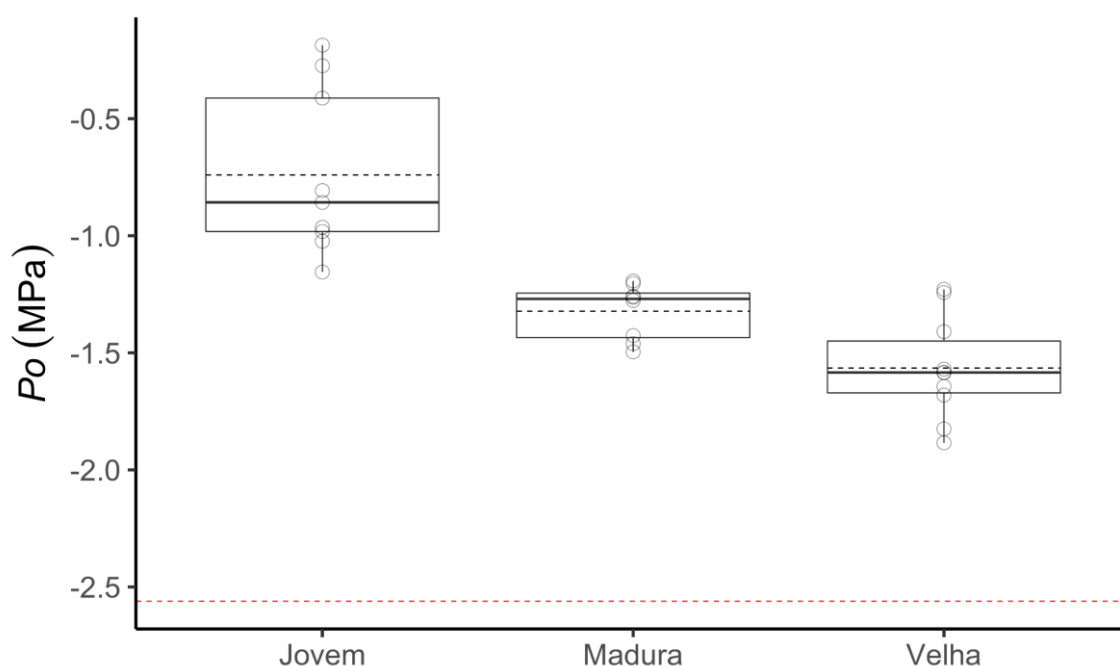


Figura 4 - Box-plot dos valores de potencial osmótico no máximo turgor (P_o) em relação às categorias de idade das folhas (jovem, madura, velha) da espécie *Bertholletia excelsa*. A média está representada pela linha tracejada e cada observação por um círculo vazio. No box-plot o traço horizontal inferior delimita o primeiro quartil, o central a mediana, e o superior o terceiro quartil. As barras de erro superiores e inferiores representam os máximos e mínimos valores, respetivamente. A linha tracejada vermelha na horizontal representa a média de P50 para a espécie.

4.1.3. Módulo de elasticidade

Os resultados para o módulo de elasticidade (E) estão resumidos na Figura 5. O módulo de elasticidade da folha também foi diferente entre as categorias de idade foliar. Foi observado um maior valor médio para as folhas velhas quando comparadas com as folhas na categoria jovens (9,93 MPa vs 4,093 MPa; p-valor do teste $t < 0,0001$). Além disso, foi observado menor valor médio para as folhas jovens quando comparadas com as folhas maduras (4,093 MPa vs 8,231 MPa; p-valor do teste $t < 0,0001$). Por fim, o valor do módulo de elasticidade não diferiu entre as folhas das categorias velha e madura (9,93 MPa vs 8,32 MPa; p-valor do teste $t = 0,1304$).

O módulo de elasticidade de uma folha representa a rigidez das paredes celulares e, portanto, pode auxiliar na resistência à desidratação. Embora seja contraintuitivo, **uma maior elasticidade** da parede celular é expressa por **um menor valor de módulo de elasticidade**. Por exemplo, conforme a folha desidrata o potencial hídrico se torna mais negativo e esse processo acontece de forma mais acentuada em folhas com maior módulo de elasticidade, e portanto, menor elasticidade da parede celular – maior redução de potencial hídrico por unidade de água transpirada (KOIDE *et al.*, 1989; TYREE; HAMMEL, 1972).

Do início do processo de formação de uma folha até o momento em que se torna completamente expandida e madura, ocorrem diversas modificações fisiológicas e estruturais em seus tecidos, entre elas, a formação da parede celular. O módulo de elasticidade das folhas da *B. excelsa* foi maior em folhas velhas e maduras quando comparadas com as folhas jovens (Figura 5). Nesse sentido, o espessamento e, conseqüentemente, aumento da rigidez das paredes das células durante a maturação das folhas foi uma característica marcante para *B. excelsa*. Portanto, a partir da maturidade, as folhas irão reduzir em maior proporção o potencial hídrico à medida que desidratam se comparadas a folhas jovens que têm paredes mais elásticas.

A variação do módulo de elasticidade não foi observada em folhas maduras (completamente expandidas com idade < 1 ano) e velhas (idade > 1 ano) de mudas de *Arbutus unedo*, uma espécie arbórea frutífera do mediterrâneo (NADAL *et al.*, 2020). No entanto, os autores demonstraram que há uma variação na capacidade de ajuste do módulo de elasticidade conforme a idade foliar em resposta ao déficit hídrico. Nesse caso, folhas maduras, porém do ano corrente, aumentaram o módulo de elasticidade quando em condições de estresse hídrico, enquanto, folhas velhas reduziram os valores de E. Os ajustes no E foram determinantes para que as folhas

do ano corrente, das mudas de *Arbutus unedo*, mantivessem a condutância estomática e a fotossíntese durante o estresse hídrico imposto. No estudo de Nadal *et al.*, (2020), as folhas com idade superior a um ano são comparáveis à categoria de folhas velhas do presente estudo, enquanto as folhas do ano corrente são análogas às folhas maduras de *B. excelsa*. Diante dessas evidências pode-se pressupor que a troca de folhas de *B. excelsa* é crucial para uma renovação na capacidade de ajuste da elasticidade em condições de estresse hídrico; porém, novos estudos devem avaliar se essa hipótese é verdadeira considerando mais repetições dentro de cada classe de idade.

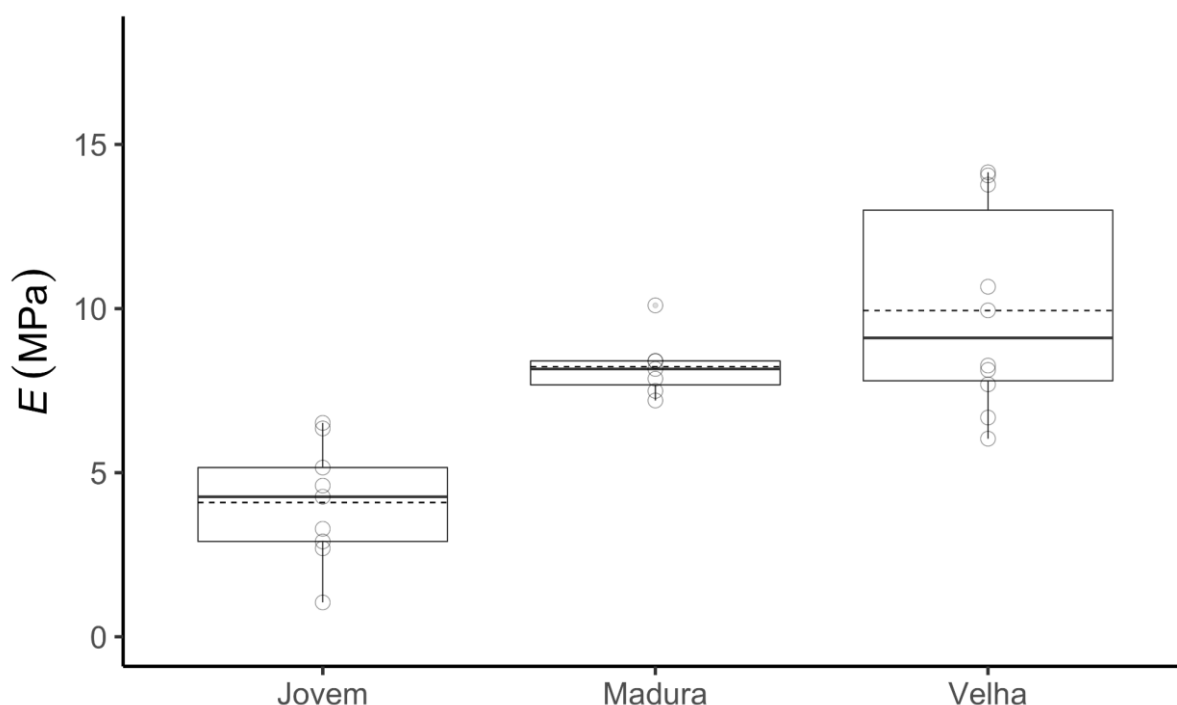


Figura 5 - Box-plot dos valores de módulo de elasticidade (E) em relação às categorias de idade das folhas (jovem, madura, velha) da espécie *Bertholletia excelsa*. A média está representada pela linha tracejada e cada observação por um círculo vazio. No box-plot o traço horizontal inferior delimita o primeiro quartil, o central a mediana, e o superior o terceiro quartil. As barras de erro superiores e inferiores representam os máximos e mínimos valores, respetivamente.

4.1.4. Conteúdo relativo saturado de água

Os resultados para o conteúdo relativo saturado de água (CRSA) estão resumidos na Figura 6. O CRSA da folha foi outra característica influenciada pela

categoria de idade foliar. Foi observado um menor valor médio para as folhas velhas quando comparadas com as folhas na categoria jovens (1,04 vs 2,49; p-valor do teste $t < 0,0001$). Além disso, foi observado menor valor médio para as folhas maduras quando comparadas com as folhas jovens (1,36 vs 2,49; p-valor do teste $t < 0,0001$). O CRSA também diferiu, embora em menor magnitude, entre as folhas das categorias velha e madura (1,04 vs 1,36; p-valor do teste $t = 0,039$).

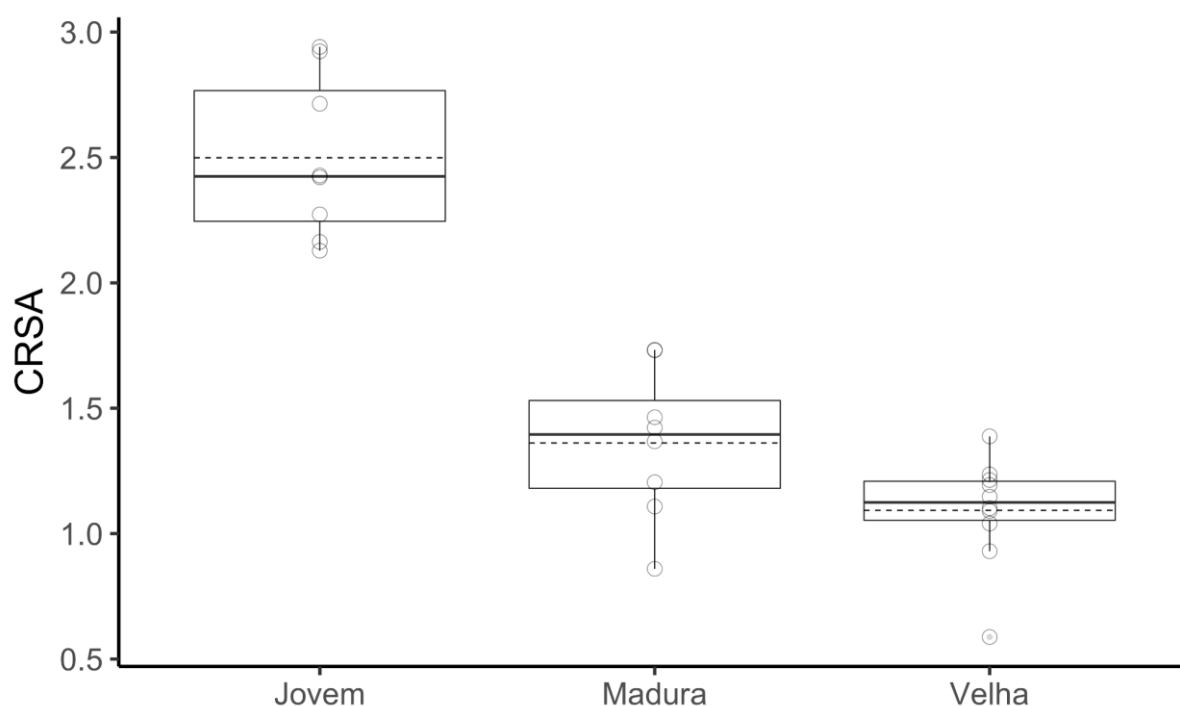


Figura 6 - Box-plot do conteúdo relativo saturado de água (CRSA), adimensional, em relação às categorias de idade das folhas (jovem, madura, velha) da espécie *Bertholletia excelsa*. A média está representada pela linha tracejada e cada observação por um círculo vazio. No box-plot o traço horizontal inferior delimita o primeiro quartil, o central a mediana, e o superior o terceiro quartil. As barras de erro superiores e inferiores representam os máximos e mínimos valores, respetivamente.

4.2. Relações entre as características foliares de resistência à seca

Os efeitos do módulo de elasticidade (E) e potencial osmótico no máximo turgor (P_o) sobre o ponto de perda de turgor (PPT) estão representados na Figura 7. Além

disso, como forma de explicar os mecanismos de regulação hídrica a relação entre o conteúdo relativo saturado de água (CRSA) vs módulo de elasticidade (E) também foram reportados na Figura 7.

A relação entre PPT vs P_o foi positiva e linear, ou seja, menores valores do potencial osmótico no máximo turgor estiveram associados com menores valores do potencial osmótico no ponto de perda de turgor (Figura 7a). Essa relação é bem conhecida e reportada na literatura (BARTLETT; SCOFFONI; SACK, 2012). O PPT define um limiar de capacidade da planta em que não consegue captar água suficiente do solo para se recuperar do murchamento, no mesmo sentido, plantas podem acumular solutos (diminuindo o P_o , valores mais negativos) para melhorar sua resistência à seca. Os menores valores do potencial osmótico no máximo turgor estiveram associados com menores valores do potencial hídrico no ponto de murcha mesmo após o amadurecimento das folhas, indicando que o aumento na concentração de solutos pode atuar como ajuste osmótico foliar com o amadurecimento da estrutura da folha ajudando nas regulações de potencial hídrico no ponto de murcha em folhas maduras e velhas.

Foi observada uma relação curvilínea negativa entre o ponto de murcha e o módulo de elasticidade (Figura 7b). Maiores valores do módulo de elasticidade foram associados com valores de ponto de murcha mais negativos, distantes de zero. Ao modelar um grande banco de dados de curvas pressão-volume, de uma variedade de espécies vegetais, Bartlett *et al.* (2012) demonstraram que o potencial osmótico no ponto de perda de turgor é influenciado pelo potencial osmótico no máximo turgor, porém com pouco efeito direto do módulo de elasticidade. Para a espécie *B. excelsa* ficou evidenciado o forte efeito das duas variáveis P_o e E sobre PPT (Figura 7). Diferente do P_o , as influências do módulo de elasticidade na tolerância à seca de espécies não são óbvias e existem muitas controvérsias na literatura. Quando as células perdem água, elas diminuem de volume até que o turgor seja completamente perdido. A extensão em que as células podem diminuir de volume e, portanto, a extensão em que seu potencial hídrico pode diminuir até que o ponto de perda de turgor seja alcançado, depende da elasticidade de suas paredes celulares. Células com paredes altamente elásticas (menor módulo de elasticidade) contêm mais água em turgor total; portanto, seu volume pode diminuir mais antes que o ponto de perda de turgor seja alcançado. Essa relação é significativa para *B. excelsa* e está demonstrada na Figura 7c. Dessa forma, as células com paredes elásticas podem,

portanto, armazenar água que se acumulam durante a noite e perdem gradualmente ao longo do dia devido à transpiração da folha. Assim, eles podem perder mais água temporariamente sem precisar absorver mais do ambiente da raiz, auxiliando na tolerância à seca das espécies. Essa explicação está de acordo com a hipótese de conservação de água celular - "cell water conservation hypothesis" (JONES; CORLETT, 1992).

É possível observar as tendências que refletem em adaptações fisiológicas ao longo do amadurecimento das folhas, o que claramente indicam mecanismos de adaptações à seca dessa espécie. Folhas velhas parecem estar aumentando a tolerância à seca ambiental através do aumento da concentração de solutos, por outro lado folhas jovens até maduras, estão ajustando através da elasticidade das paredes celulares, indicando conservação de água para ajustes no potencial hídrico. No entanto, a discussão desse estudo em relação a idade das folhas é limitada. Todas as relações encontradas estão considerando o contínuo de idade das folhas, estudos futuros com maior número de repetições de folhas dentro de cada categoria de idade foliar precisam ser desenvolvidos para testar se essas relações se mantêm. Ainda assim, os resultados obtidos para *B. excelsa* no presente estudo avançam o entendimento nas regulações hídricas das folhas da espécie, pois introduz a ideia que dependendo do estágio de desenvolvimento da folha, tanto a concentração de solutos quanto a elasticidade da folha podem atuar na determinação do potencial hídrico em que acontecerá a perda do turgor, e como isso pode favorecer a espécie durante secas. Partindo dessa evidência, obtida com folhas de *B. excelsa* de diferentes idades, pode se supor que a não observação do efeito da elasticidade nos resultados de Bartlett *et al.* (2012) ocorreram pelo uso de folhas maduras, completamente expandidas, da maioria das espécies avaliadas, sem considerar variações intraespecíficas.

Adicionalmente, um mecanismo paralelo poderia estar relacionado com o adiantamento do ponto de murcha em folhas jovens, com menores valores de módulo elasticidade (Figura 5), pois, essa característica tem sido associada a uma estratégia de redução de exposição das folhas aos elevados valores de irradiância durante o período de troca das folhas – período de culminação solar (equinócio) e reduzida nebulosidade. Folhas jovens, não expandidas completamente, ainda não apresentam estruturação física e metabolismo preparado para altas irradiância, altas temperaturas e desidratação; portanto, a redução da exposição à irradiância, via inclinação da folha

que murchou, tem sido demonstrado como um mecanismo de atenuação do estresse abiótico (NIINEMETS, 2010).

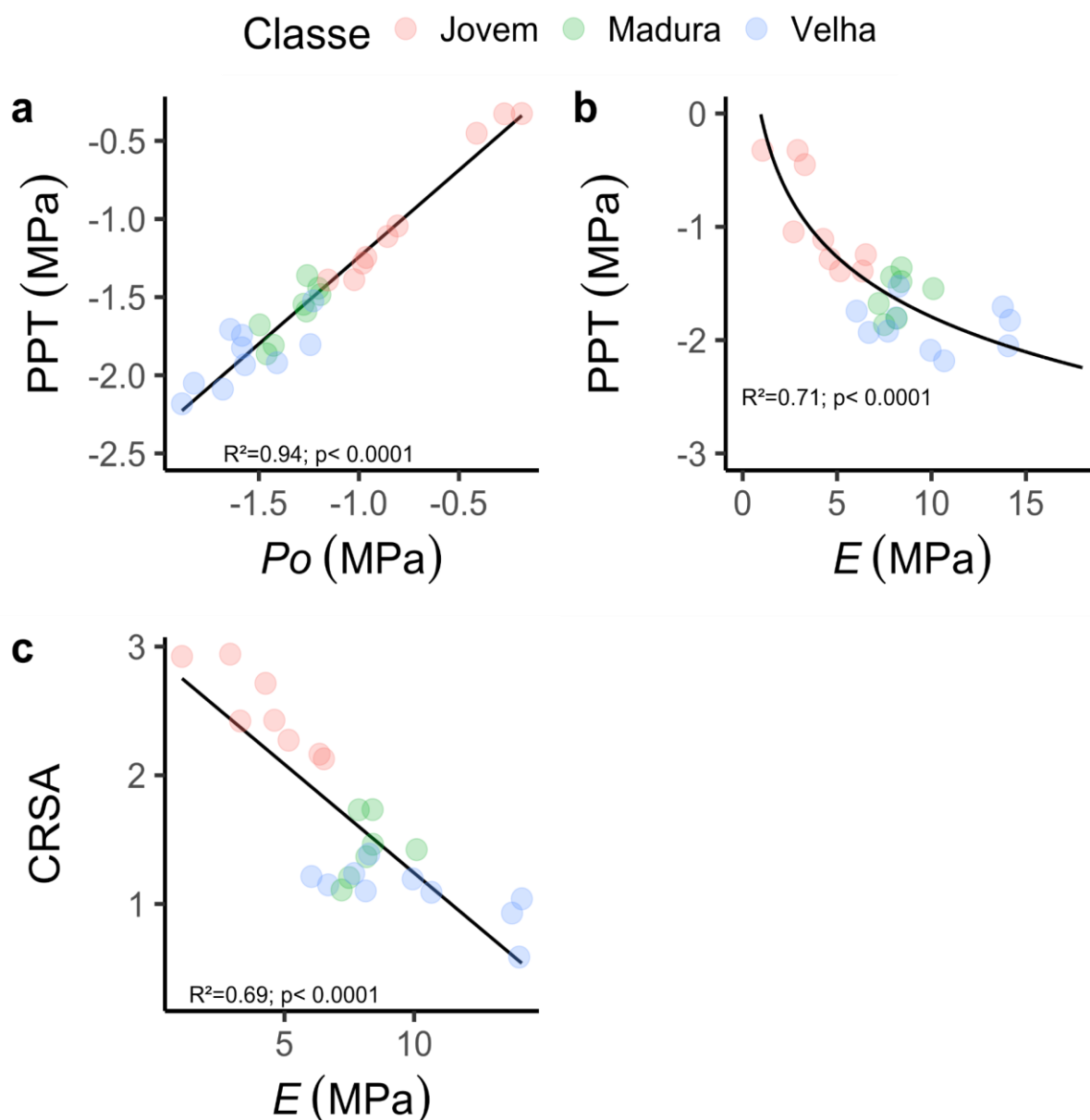


Figura 7 - Relações entre **(a)** potencial osmótico no máximo turgor (P_o) e potencial hídrico no ponto de perda de turgescência (PPT); **(b)** módulo de elasticidade (E) e potencial hídrico no ponto de perda de turgescência (PPT); **(c)** conteúdo relativo saturado de água (CRSA) e potencial hídrico no ponto de perda de turgescência (PPT) de folhas de *B. excelsa*. Folhas jovens (vermelho); Folhas Maduras (verde); Folhas Velhas (azul). O p-valor e o coeficiente de determinação que representam a relação estão inseridos na figura.

4.3. Resistência ao embolismo nos ramos de *Bertholletia excelsa*

O potencial hídrico que indica o início da cavitação (P12) em *B. excelsa* foi, em média, -1,79 MPa, com uma variação de 3 vezes entre as categorias de idade foliar (-0,86 MPa em ramos com folhas jovens; -1,8 MPa folhas velhas e -2,77 MPa folhas maduras). O valor de potencial hídrico no qual ocorre 50% de redução da condutividade hidráulica dos vasos do xilema (P50) de *Bertholletia excelsa* foi em média -2,58 MPa, com os valores de -2,04 MPa para ramos com folhas jovens, -3,31 MPa com folhas maduras e -2,39 MPa com folhas velhas. O potencial hídrico que representa o ponto em que ocorre a disfuncionalidade do xilema e morte da planta (P88) foi de -3,63 MPa para ramos com folhas jovens, -3,78 MPa para ramos com folha maduras e -2,88 MPa para ramos com folhas velhas. Em média, o valor de P88 para a espécie foi de -3,43 MPa. A margem de segurança hidráulica (HSM; considerando o P50) variou de -0,08 MPa até 1,18 MPa (Figura 8; Tabela 1).

Tabela 1 - Descrição dos valores encontrados por indivíduos para os pontos de 12%, 50% e 88% de perda de condutividade hidráulica (P12, P50 e P88), para o potencial hídrico mínimo (Pmin) e para a margem de segurança hidráulica (HSM).

Planta	Classe	P12 (MPa)	P50 (MPa)	P88 (MPa)	Pmin (MPa)	HSM (MPa)
A	Velha	-1,8	-2,4	-2,9	-2,12	0,27
M	Madura	-2,7	-3,3	-3,8	-2,12	1,18
N	Jovem	-0,9	-2,0	-3,6	-2,12	-0,08

A baixa representatividade amostral, um ramo por categoria, restringe as inferências acerca do efeito da idade das folhas presentes nos ramos sobre a resistência hidráulica dos vasos do xilema. No entanto, a variação observada sugere que novos estudos investiguem melhor os efeitos da renovação foliar sobre a anatomia do xilema nos ramos ou dos artefatos de medida que folhas de diferentes idades podem proporcionar aos métodos de construção de curvas de cavitação em plantas.

Para caracterização da espécie em um espectro de segurança hidráulica do

xilema, foi usado o valor médio das três árvores analisadas neste estudo (Figura 8a) em comparação com outras espécies que ocorrem em florestas tropicais úmidas (Figura 8b-c). Considerando o ponto de perda de 88% de condutividade hidráulica P88, a margem de segurança hidráulica (distância de cada ponto até a linha pontilhada 1:1) foi 1,33 MPa, mas esses são valores que as plantas dificilmente apresentam em campo, tendo pouca aplicabilidade para o funcionamento ecofisiológico em condições de secas normais, sendo mais usado para condições de secas extremas. Por outro lado, a espécie *B. excelsa* apresentou um valor intermediário de P50 (Tabela 1), e uma margem de segurança média baixa 0,46 MPa, pois, valores abaixo de 1 MPa é considerado um valor estreito de margem de segurança (CHOAT *et al.*, 2012). O que pode indicar que os principais mecanismos de regulação hídrica estão associados à regulação hídrica nas folhas como acúmulo de osmorreguladores, regulação estomática, ou ainda aumento de profundidade de raiz que permite acesso a água em camadas mais profundas do solo (FAN *et al.*, 2017). As comparações não foram feitas com o P12 porque esses dados não são facilmente encontrados na literatura.

4.4. Interações entre folha e tronco refletindo nos mecanismos de tolerância à seca da espécie

A espécie possui um sistema hidráulico com tolerância ao embolismo intermediário, considerando o P50. Contudo, quando combinado com o potencial hídrico mínimo, o resultado é uma margem de segurança estreita (<1 MPa). Um mecanismo alternativo e complementar ao funcionamento hídrico é a deciduidade da espécie. Plantas breve decíduas, como é o caso da *Bertholletia excelsa*, podem perder todas as folhas para evitar a transpiração e prevenir grandes danos hidráulicos durante o período de seca (WOLFE; SPERRY; KURSAR, 2016). No entanto, durante esse período essas plantas não realizam a fotossíntese e cessam completamente seu ganho de carbono (MCDOWELL *et al.*, 2008). Assim, a perda de folhas pode ser considerada uma estratégia temporal para sobrevivência a períodos desfavoráveis ao crescimento.

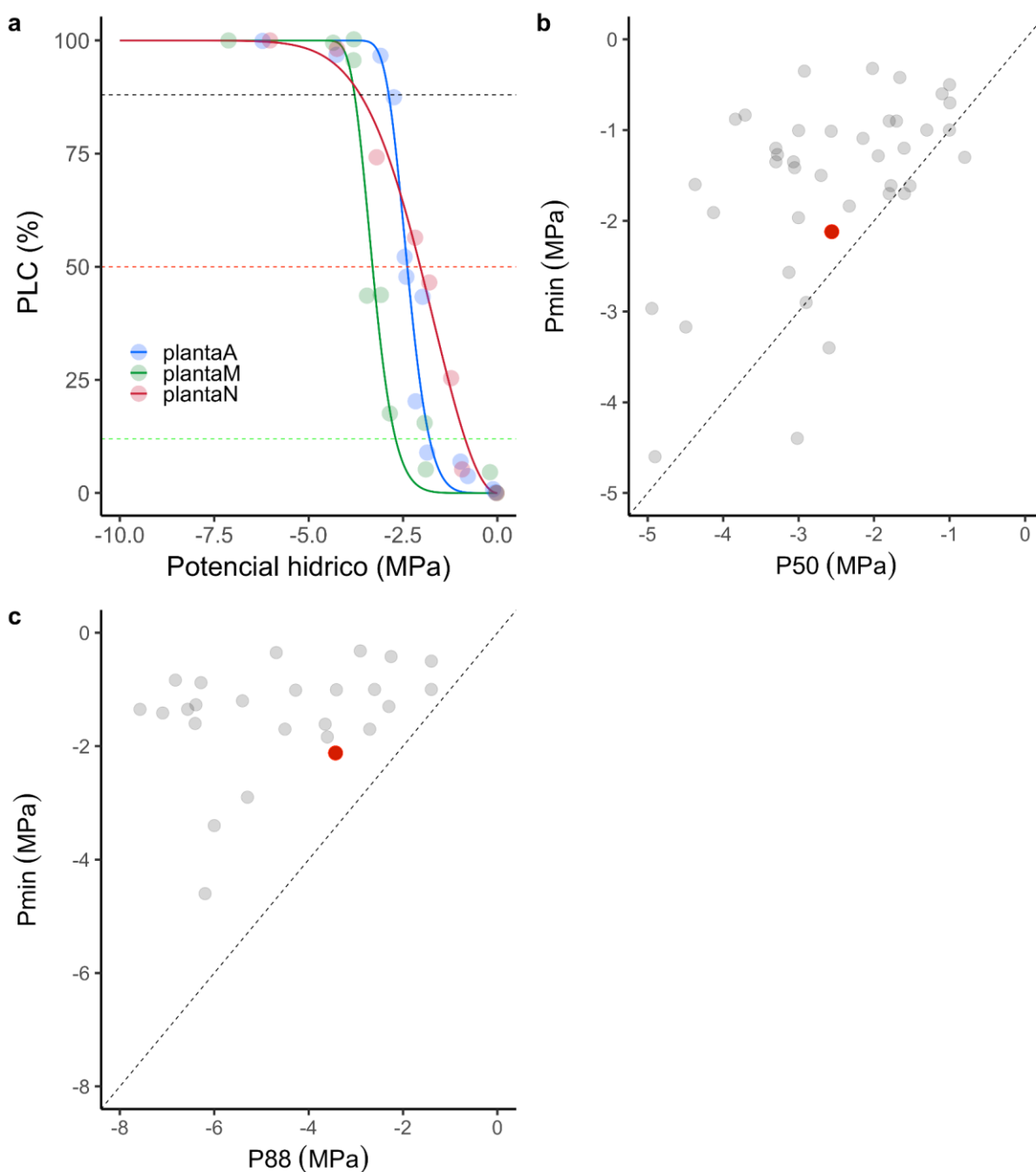


Figura 8. **(a)** Distribuição das curvas de vulnerabilidade à cavitação de *Bertholletia excelsa*, a linha horizontal tracejada verde é o ponto de perda de 12% de condutividade hidráulica (P12), a linha horizontal tracejada vermelha é o potencial hídrico referente ao ponto de perda de 50% de condutividade hidráulica (P50), e a linha horizontal tracejada preta é o ponto de perda de 88% da condutividade hidráulica (P88). **(b)** Relação entre o potencial hídrico mínimo medido em campo (Pmin) e P50. **(c)** Relação entre o Pmin e o P88. A margem de segurança hidráulica de *Bertholletia excelsa* é a distância entre os pontos vermelhos e a linha traceja 1:1.

Folhas velhas possuem o potencial hídrico no ponto de perda de turgescência mais próximo do ponto de perda de 50% da condutividade hidráulica (Figura 3), o que pode ser um gatilho para a queda de folhas velhas. Durante uma situação de estresse hídrico, quando a embolia já começou no tronco, as folhas não são incapazes de controlar o potencial hídrico, podendo levar ao aumento progressivo da cavitação. Atingir pontos muito altos de embolismo aumenta a perda de condutividade hidráulica e pode significar a morte e perda de galhos ou pode deixar a planta debilitada, suscetível ao ataque de patógenos e herbívoros ou a queda por ventos fortes e eventualmente levar a planta à morte. A perda das folhas que não conseguem mais fazer ajustes hídricos, e posterior lançamento de folhas jovens com melhor capacidade de ajuste no módulo de elasticidade, e melhor controle no conteúdo de água em pleno turgor, reflete no controle do potencial hídrico, reduzindo o estresse hídrico da planta durante o período seco. Esses resultados corroboram o que propõe a hipótese da segmentação hidráulica, que diz que a condutância em órgãos dispensáveis, como folhas, e em órgãos mais caros, como caules, estão conectados. Dessa forma, as folhas atuam como “fusíveis hidráulicos” ou como uma “válvula de segurança” ao cair, diminuindo a perda de água, estabilizando o potencial hídrico da planta e protegendo o xilema contra danos severos (PIVOVAROFF; SACK; SANTIAGO, 2014; WOLFE; SPERRY; KURSAR, 2016). Por exemplo, outros estudos encontraram diferença entre a vulnerabilidade ao embolismo e margem de segurança hidráulica em plantas que são decíduas quando comparadas com plantas sempre verdes (BRODRIBB; HOLBROOK, 2003; CHOAT *et al.*, 2005).

5. CONCLUSÕES

Esse estudo mostra pela primeira vez e discute em detalhes mecanismos que contribuem para o entendimento ecofisiológico de regulação hídrica de árvores da espécie *Bertholletia excelsa*, com implicações para a produção, conservação e ecologia da espécie. As respostas fisiológicas refletem em um sistema hidráulico com resistência intermediária ao embolismo, associado com a perda da capacidade de regulação hídrica das folhas velhas, ocasionando a redução da margem de segurança hidráulica no período de baixa precipitação. A perda de folha da espécie pode atuar como uma forma de reduzir a perda de água por transpiração, resultando em um mecanismo que ajuda a planta a sobreviver durante o período seco sazonal. Com o aumento da frequência e intensidade das secas em resposta às mudanças climáticas, *Bertholletia excelsa* poderá enfrentar desafios para aclimatar as respostas coordenadas entre folha e xilema reduzindo o crescimento e produção de frutos, bem como, reduzindo a ocorrência natural ao longo da Amazônia.

6. REFERÊNCIAS

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.

ANDERSON, L. O. et al. **Impactos de secas nas florestas amazônicas**. In: BORMA, Laura de Simone; NOBRE, Carlos. Secas na Amazônia: causas e consequências. São Paulo: Oficina de Textos, 2013.

ÁVILA, F. **Árvores da Amazonia**. São Paulo: Empresa das Ates, 2006. 245 p.

BAROTTO, A. J.; MONTEOLIVA, S.; GYENGE, J.; MARTÍNEZ-MEIER, A.; FERNANDEZ, M. E. Functional relationships between wood structure and vulnerability to xylem cavitation in races of *Eucalyptus globulus* differing in wood density. **Tree Physiology**, v. 38, n. 2, p. 243-251.

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, maio 2012.

BORMA, L. S.; NOBRE, C. Secas na Amazônia: causas e consequências. São Paulo: Oficinas de textos, 2013.

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

BRUM, M.; VADEBONCOEUR, M. A.; IVANOV, V.; ASBJORNSEN, H.; SALESKA, S.; ALVES, L. F.; PENHA, D.; DIAS, J. D.; ARAGÃO, L. E. O. C.; BARROS, F.; BITTENCOURT, P.; PEREIRA, L.; OLIVEIRA, R. S. Hydrological niche segregation defines forest structure and drought tolerance strategies in a seasonal Amazon forest. **The Journal of ecology**, v. 107, n. 1, p. 318–333, 16 jan. 2019.

CHOAT, B.; BALL, M. C.; LULY, J. G.; HOLTUM, J. A. M. Hydraulic architecture of deciduous and evergreen dry rainforest tree species from north-eastern Australia. **Trees**, v. 19, n. 3, p. 305–311, 1 maio 2005.

CHOAT, B.; JANSEN, S.; BRODRIBB, T. J.; COCHARD, H.; DELZON, S.; BHASKAR, R.; BUCCI, S. J.; FEILD, T. S.; GLEASON, S. M.; HACKE, U. G.; JACOBSEN, A. L.; LENS, F.; MAHERALI, H.; MARTÍNEZ-VILALTA, J.; MAYR, S.; MENCUCCINI, M.; MITCHELL, P. J.; NARDINI, A.; PITTERMANN, J.; ... ZANNE, A. E. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. **Nature**, v. 491, n. 7426, p. 752–755, 29 nov. 2012.

COCHARD, H.; DELZON, S. Hydraulic failure and repair are not routine in trees. **Annals of Forest Science**, v. 70, n. 7, p. 659-661, 2013.

DEBORTOLI, Nathan. A Amazônia sujeita a secas: Dry Amazônia. **Sustentabilidade em Debate**, Brasília, v. 5, n. 1, p. 174-8, jan./abr. 2014.

DE SOUZA, C. R.; DE AZEVEDO, C. P.; ROSSI, L. M. B.; DE LIMA, R. M. B. Castanha-do-Brasil (*Bertholletia excelsa* Humn. & Bonpl.). **Embrapa Amazônia Ocidental-Documentos (INFOTECA-E)**, 2008. Disponível em: <https://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/bitstream/doc/684044/1/CastanhadoBrasilBertholletiaexcelsaHumb.eBonpl..pdf>.

FAN, Y.; MIGUEZ-MACHO, G.; JOBBÁGY, E. G.; JACKSON, R. B.; OTERO-CASAL, C. Hydrologic regulation of plant rooting depth. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 114, n. 40, p. 10572–10577, 3 out. 2017.

FEARNSIDE, Philip Martin. A vazante na Amazônia e o aquecimento global. **Ciência hoje**. v. 39, n. 231, p. 76-8, out. 2006.

FERREIRA, M. J. **CARACTERÍSTICAS ECOFISIOLÓGICAS DE CLONES DE *Bertholletia excelsa* H. & B. EM PLANTIOS DE PRODUÇÃO NA AMAZÔNIA CENTRAL**. 2013. INPA, 2013.

FIGUEIREDO, F. J. C.; DE CARVALHO, C. J. R. Aspectos fisiológicos de sementes de castanha-do-brasil submetidas a condições de estresse: emergência e respiração. **Embrapa Amazônia Oriental-Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento (INFOTECA-E)**, 2002. Disponível em: <https://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/bitstream/doc/403620/1/BoletimPD05AMAZONRIENTAL.pdf>.

GARCIA, M. N. **Mecanismos de regulação hídrica associados à redução na fotossíntese em árvores de dossel na Amazônia Central**. 2016. 56 f. Dissertação (Mestrado em Ciências de Florestas Tropicais (CFT)), Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, 2016.

GARCIA, M. N.; FERREIRA, M. J.; IVANOV, V.; DOS SANTOS, V. A. H. F.; CERON, J. V.; GUEDES, A. V.; SALESKA, S. R.; OLIVEIRA, R. S. Importance of hydraulic strategy trade-offs in structuring response of canopy trees to extreme drought in central Amazon. **Oecologia**, 5 maio 2021. DOI 10.1007/s00442-021-04924-9. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.1007/s00442-021-04924-9>.

GREENIDGE, K. N. H. An Approach to the Study of Vessel Length in Hardwood Species. **American journal of botany**, v. 39, n. 8, p. 570–574, 1952.

HOLBROOK, N. M. Águas e células vegetais. In: TAIZ, L; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 5 ed. Porto Alegre: Artmed, 2013. p. 83-96.

JENKINS, H. S; Baker, P. A; NEGRÓN-JUÁREZ, R. I. **Eventos extremos de seca na Amazônia revelados pelos registros de anéis de árvores**. In: BORMA, Laura de Simone; NOBRE, Carlos. Secas na Amazônia: causas e consequências. São Paulo: Oficina de Textos, 2013.

JONES, H. G.; CORLETT, J. E. Current topics in drought physiology. **The Journal of agricultural science**, v. 119, n. 3, p. 291–296, dez. 1992. Acesso em: 7 dez. 2021.

JONES, H. G. **Plants and microclimate: a quantitative approach to environmental**

plant physiology, UK. – Third edition, Cambridge University Press. 2014.

KATO, A. K. **Dinamica Da Entrada de Nutrientes Via Liteira Em Plantios de Castanheira-do-Brazil (Bertholletia Excelsa HBK) Em Ecossistemas de Pastagens Degradadas E de Floresta Primaria**. [S. l.]: INPA, 1995.

KOIDE, R. T.; ROBICHAUX, R. H.; MORSE, S. R.; SMITH, C. M. Plant water status, hydraulic resistance and capacitance. *In*: PEARCY, R. W.; EHLERINGER, J. R.; MOONEY, H. A.; RUNDEL, P. W. (orgs.). **Plant Physiological Ecology: Field methods and instrumentation**. Dordrecht: Springer Netherlands, 1989. p. 161–183.

KRAMER, P. J.; BOYER, J. S. **Water Relations of Plants and Soils**. [S. l.]: Academic Press, 1995.

LAWLOR, D. W.; CORNIC, G. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. **Plant, cell & environment**, v. 25, n. 2, p. 275–294, fev. 2002.

LAMBERS, H.; OLIVEIRA, R. S. **Plant Physiological Ecology**. Cham: Springer International Publishing, 2019. p. 1–10(1–10).

LENZ, T. I.; WRIGHT, I. J.; WESTOBY, M. Interrelations among pressure-volume curve traits across species and water availability gradients. **Physiologia plantarum**, v. 127, n. 3, p. 423–433, 30 maio 2006.

LOCATELLI, M. et al. **Cultivo da castanha do Brasil em Rondônia** (Sistemas de produção, 7). 2005. Disponível em: <<http://www.cpafrro.embrapa.com.br>>. Acesso em: 14 nov. 2021.

LORENZI, H. **Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil** (368 p.). **São Paulo: Instituto Plantarum**, 2002.

LUZ, A. A.; ALMEIDA, A. L. S.; NETTO, O. B. **PROJETO RADAMBRASIL**, n. FOLHA SB.20 PURUS . [S. l.: s. n.], 1978. Disponível em: https://library.wur.nl/isric/fulltext/isricu_i00006758_001.pdf.

MARENGO, J. A. **Prefácio**. *In*: BORMA, Laura de Simone; NOBRE, Carlos. **Secas na Amazônia: causas e consequências**. São Paulo: Oficina de Textos, 2013.

MAUES, M. M.; OLIVEIRA, F. C. *In*: **SIMPÓSIO SILVICULTURA NA AMAZÔNIA ORIENTAL: contribuições do Projeto Embrapa/DFID**, 1999, Belém, PA. Resumos expandidos. Belém, PA: EMBRAPA-CPATU: DFID, 1999.

MCDOWELL, N.; ALLEN, C. D.; ANDERSON-TEIXEIRA, K.; BRANDO, P.; BRIENEN, R.; CHAMBERS, J.; CHRISTOFFERSEN, B.; DAVIES, S.; DOUGHTY, C.; DUQUE, A.; ESPIRITO-SANTO, F.; FISHER, R.; FONTES, C. G.; GALBRAITH, D.; GOODSMAN, D.; GROSSIORD, C.; HARTMANN, H.; HOLM, J.; JOHNSON, D. J.; ... XU, X. Drivers and mechanisms of tree mortality in moist tropical forests. **The New phytologist**, v. 219, n. 3, p. 851–869, ago. 2018.

MCDOWELL, N.; BEERLING, D. J.; BRESHEARS, D. D.; FISHER, R. A.; RAFFA, K. F.; STITT, M. The interdependence of mechanisms underlying climate-driven

vegetation mortality. **Trends in ecology & evolution**, v. 26, n. 10, p. 523–532, out. 2011.

MCDOWELL, N.; POCKMAN, W. T.; ALLEN, C. D.; BRESHEARS, D. D.; COBB, N.; KOLB, T.; PLAUT, J.; SPERRY, J.; WEST, A.; WILLIAMS, D. G.; YEPEZ, E. A. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? **The New phytologist**, v. 178, n. 4, p. 719–739, 14 abr. 2008.

MELO, R. **Castanha da Amazonia Estudos de produção e mercado**. Coordenação das Organizações Indígenas da Amazônia Brasileira - COIAB Centro Indígena de Produção e Cultura – CIPC, 2000. Disponível em: <<https://acervo.socioambiental.org/sites/default/files/documents/M6D00044.pdf>.> Acesso em: 29 nov. 2021.

MORITZ, A. **Estudos biológicos da floração da castanha-do-brasil** (*Bertholletia excelsa* Humb. and Bonpl.; Lecythidaceae). EMBRAPA/CPATU (Documentos 28:1-82). 1984.

MÜLLER, C. H.; RODRIGUES, I. A.; MÜLLER, A. A.; MÜLLER, N. R. M. **Castanha-do-brasil: resultados de pesquisa**. (Embrapa-CPATU. Miscelânea, 2). 25p. 1980.

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

NADAL, M.; ROIG-OLIVER, M.; BOTA, J.; FLEXAS, J. Leaf age-dependent elastic adjustment and photosynthetic performance under drought stress in *Arbutus unedo* seedlings. **Flora**, v. 271, p. 151662, 1 out. 2020.

NIINEMETS, Ü. A review of light interception in plant stands from leaf to canopy in different plant functional types and in species with varying shade tolerance. **Ecological research**, v. 25, n. 4, p. 693–714, jul. 2010.

PASSOS, R. M. de O. Características biométricas, edáficas, nutricionais e produção de frutos de castanha-da-Amazônia em plantios clonais na Amazônia Central. **Embrapa Amazônia Ocidental-Tese/dissertação (ALICE)**, 2014. Disponível em: <https://www.alice.cnptia.embrapa.br/bitstream/doc/1003404/1/DissertacaoRozaMari.pdf>.

PEREIRA, L.; BITTENCOURT, P. R. L.; OLIVEIRA, R. S.; JUNIOR, M. B. M.; BARROS, F. V.; RIBEIRO, R. V.; MAZZAFERA, P. Plant pneumatics: stem air flow is related to embolism – new perspectives on methods in plant hydraulics. **The New phytologist**, v. 211, n. 1, p. 357–370, 25 jul. 2016.

PIMENTEL, C. **A relação da planta com a água**. Seropédica/RJ: Edur, 2004, 191 p.

PIVOVAROFF, A. L.; SACK, L.; SANTIAGO, L. S. Coordination of stem and leaf hydraulic conductance in southern California shrubs: a test of the hydraulic segmentation hypothesis. **The New phytologist**, v. 203, n. 3, p. 842–850, ago. 2014.

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, mar. 2013.

RAVEN, P. H.; EVERT, R. F.; EICHHORN, S. E. *Biologia vegetal*. **Biologia vegetal**. [S. l.]: pesquisa.bvsalud.org, 2007. p. 830–830.

REBELO, E. R. **As maiores secas e cheias no Amazonas e as possíveis influências dos fenômenos El Niño, La Niña, ODP e OMA**. 2013. 57 f. Dissertação (Mestrado em Meteorologia), Centro de Tecnologia e Recursos Naturais, Universidade Federal de Campina Grande, Paraíba, 2013.

R CORE TEAM. R: A language and environment for statistical computing. 2020. **R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria**. <https://www.r-project.org/>. Disponível em: <https://www.r-project.org/>.

RUIVO, H. M.; RAMOS, F. M.; VELHO, H. F. C. **Análise das secas na Amazônia utilizando técnica de mineração de dados e visualização em p-valores**. In: Workshop de Computação Aplicada, 11, 2011, São José dos Campos. Anais. São José dos Campos: INPE, 2011. Não paginado.

SACK, L.; PASQUET-KOK, J. **Leaf pressure-volume curve parameters**. [S. l.: s. n.], 2011. Disponível em: <https://prometheuswiki.rsb.anu.edu.au/tiki-index.php?page=Related+resources>.

SALOMÃO, R. de P. **A castanheira: história natural e importância socioeconômica**, n. v. 9, n. 2, . [S. l.]: Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi. Cienc. Nat., 2014. Disponível em: <https://repositorio.museu-goeldi.br/bitstream/mgoeldi/874/1/Bol.%20M.%20Goeldi.%20Cie.%20Nat.%20v.9,%20n.%202,%202014,%20SALOM%C3%83O.pdf>.

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

SOARES, W.; MARENCO, J. A. Projeções de secas na Amazônia no futuro. In: BORMA, L. de S.; NOBRE, C. (orgs.). **Secas na Amazônia: causas e consequências**. [S. l.: s. n.], 2013. Acesso em: 8 dez. 2021.

SOUZA, C. R.; AZEVEDO, C. P.; ROSSI, L. M. B.; LIMA, R. M. B. *Taxonomia e nomenclatura. Distribuição geográfica*, Embrapa, 2008.

SPERRY, J. S.; SALIENDRA, N. Z. Intra-and inter-plant variation in xylem cavitation in *Betula occidentalis*. **Plant, cell & environment**, v. 17, n. 11, p. 1233–1241, 1994.

TURNER, N. Techniques and experimental approaches for the measurement of plant water status. [S. l.: s. n.], 1981. p. 28.

TYREE, M. T.; HAMMEL, H. T. The Measurement of the Turgor Pressure and the Water Relations of Plants by the Pressure-bomb Technique. **Journal of experimental botany**, v. 23, n. 1, p. 267–282, 1 fev. 1972. Acesso em: 7 dez. 2021.

VAL, A. L. **Apresentação**. In: BORMA, Laura de Simone; NOBRE, Carlos. *Secas na Amazônia: causas e consequências*. São Paulo: Oficina de Textos, 2013.

WOLFE, B. T.; SPERRY, J. S.; KURSAR, T. A. Does leaf shedding protect stems from cavitation during seasonal droughts? A test of the hydraulic fuse hypothesis. **The New phytologist**, v. 212, n. 4, p. 1007–1018, 4 dez. 2016.

ZUIDEMA, P.A. **Demography and management of the nut tree (*Bertholletia excelsa*)**. PROMAB (Programa Manejo de Bosques de la amazonia boliviana). Scientific Series 6, Riberalta, Bolívia, 2003.

7. ANEXOS

Tabela anexo 1. Relação do número de indivíduos, folhas e galhos coletados para realização das curvas pressão-volume (PV) e para as curvas do percentual de perda de condutividade hidráulica (PLC).

n	Planta	n. folhas PV	n. galhos PLC
1	A	4	1
2	B	3	1
3	C	3	1
4	I	2	-
5	M	3	1
6	N	3	1
7	Q	3	-
8	R	3	-
9	S	3	-

Tabela anexo 2. Relações de espécies usadas de outros estudos para comparações entre o P50 e P88.

Espécies	MSH ¹	P50	P88	Pmin	PMA ²	Referência
<i>Annona glabra</i>	2.10	-3.30	-5.40	-1.20	2600.00	Choat et al 2012
<i>Carapa guianensis</i>	-0.50	-0.80	-2.30	-1.30	2600.00	Choat et al 2012
<i>Clusia uvitana</i>	0.30	-1.30	-2.60	-1.00	2600.00	Choat et al 2012
<i>Cordia alliodora</i>	0.17	-1.78	-3.65	-1.61	4200.00	Choat et al 2012
<i>Cordia lasiocalyx</i>	1.56	-2.57	-4.27	-1.01	2600.00	Choat et al 2012
<i>Cordia panamensis</i>	0.49	-2.33	-3.61	-1.84	2600.00	Choat et al 2012
<i>Hybanthus prunifolius</i>	-0.80	-2.60	-6.00	-3.40	2600.00	Choat et al 2012
<i>Manilkara bidentata</i>	1.20	-2.70		-1.50	3100.00	Choat et al 2012
<i>Ochroma pyramidale</i>	0.00	-1.00	-1.40	-1.00	2600.00	Choat et al 2012

<i>Ouratea lucens</i>	0.10	-1.80	-4.50	-1.70	2600.00	Choat et al 2012
<i>Prioria copaifera</i>	-0.10	-1.60	-2.70	-1.70	2600.00	Choat et al 2012
<i>Protium panamense</i>	0.80	-1.70		-0.90	3100.00	Choat et al 2012
<i>Pseudobombax septenatum</i>	0.50	-1.00	-1.40	-0.50	2600.00	Choat et al 2012
<i>Psychotria horizontalis</i>	0.30	-4.90	-6.20	-4.60	2600.00	Choat et al 2012
<i>Swartzia simplex</i>	0.00	-2.90	-5.30	-2.90	2600.00	Choat et al 2012
<i>Tachigali versicolor</i>	0.40	-1.60		-1.20	3100.00	Choat et al 2012
<i>Tapirira guianensis</i>	0.90	-1.80		-0.90	3100.00	Choat et al 2012
<i>Trattinnickia aspera</i>	0.50	-1.10		-0.60	3100.00	Choat et al 2012
<i>Vochysia ferruginea</i>	0.30	-1.00		-0.70	3100.00	Choat et al 2012
<i>Eschweilera truncata</i>	1.95	-3.30	-7.57	-1.35	2600.00	Garcia et al 2021
<i>Mezilaurus itauba</i>	2.88	-3.71	-6.82	-0.84	2600.00	Garcia et al 2021
<i>Humiriastrum cuspidatum</i>	2.96	-3.84	-6.28	-0.88	2600.00	Garcia et al 2021
<i>Swartzia tomentifera</i>	1.64	-3.05	-7.10	-1.42	2600.00	Garcia et al 2021
<i>Licania micrantha</i>	1.72	-3.07	-6.57	-1.35	2600.00	Garcia et al 2021
<i>Swartzia tomentifera.2</i>	2.57	-2.92	-4.69	-0.35	2600.00	Garcia et al 2021
<i>Vantanea macrocarpa</i>	2.01	-3.28	-6.39	-1.27	2600.00	Garcia et al 2021
<i>Scleronema micranthum.2</i>	1.24	-1.66	-2.26	-0.42	2600.00	Garcia et al 2021
<i>Scleronema micranthum</i>	1.70	-2.02	-2.91	-0.32	2600.00	Garcia et al 2021
<i>Matayba spruceana</i>	2.00	-3.00	-3.41	-1.01	2600.00	Garcia et al 2021
<i>Blepharocalyx sp.</i>	2.77	-4.37	-6.41	-1.60	2600.00	Garcia et al 2021
<i>Erisma uncinatum</i>	1.05	-2.15		-1.09	2037.00	Brum et al 2019
<i>Endopleura uchi</i>	-0.09	-1.53		-1.61	2037.00	Brum et al 2019
<i>Mezilaurus itauba</i>	1.03	-3.00		-1.97	2037.00	Brum et al 2019
<i>Manilkara elata</i>	0.56	-3.13		-2.57	2037.00	Brum et al 2019
<i>Erisma uncinatum</i>	0.66	-1.95		-1.28	2037.00	Brum et al 2019

Pseudopiptadenia psilostachya	1.32	-4.49	-3.17	2037.00	Brum et al 2019
Endopleura uchi	1.98	-4.95	-2.97	2037.00	Brum et al 2019
Mezilaurus itauba	2.22	-4.13	-1.91	2037.00	Brum et al 2019
Tachigali chrysophylla	-1.38	-3.02	-4.40	2037.00	Brum et al 2019
<i>Bertholletia excelsa</i>	0.44	-2.56	-2.12	2422	Este estudo

¹MSH, Margem de Segurança hidráulica; ²PMA, Precipitação média anual