



INSTITUTO FEDERAL DE EDUCAÇÃO, CIÊNCIA E  
TECNOLOGIA GOIANO – IF GOIANO - CÂMPUS RIO VERDE  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE E  
CONSERVAÇÃO

Rodovia Sul Goiana, km 01, Zona Rural – Rio Verde - GO  
CEP: 75.901-970. Fones: (64) 3620-5641. Fax: (64) 3620-5640

SABRINA EMANUELLA DA SILVA ALMEIDA

RESISTÊNCIA DO XILEMA À SECA OU RETARDO DA DESSECAÇÃO:  
DETERMINANTES DA MORTALIDADE VEGETAL ASSOCIADA AO  
EMBOLISMO EM ESPÉCIES REPRESENTATIVAS DA AMAZÔNIA

RIO VERDE-GO

MAIO/2021

SABRINA EMANUELLA DA SILVA ALMEIDA

RESISTÊNCIA DO XILEMA À SECA OU RETARDO DA DESSECAÇÃO:  
DETERMINANTES DA MORTALIDADE VEGETAL ASSOCIADA AO  
EMBOLISMO EM ESPÉCIES REPRESENTATIVAS DA AMAZÔNIA

Autora: Sabrina Emanuella da S. Almeida  
Orientadora: Dra. Fernanda S Farnese  
Coorientador: Dr. Paulo E. Menezes Silva  
Coorientador: Dr. Sebastião Carvalho V.Filho

Dissertação apresentada, como parte das exigências para obtenção do título de MESTRE EM BIODIVERSIDADE E CONSERVAÇÃO, no Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Conservação do Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia Goiano – Campus Rio Verde

RIO VERDE-GO

MAIO/2021

Sistema desenvolvido pelo ICMC/USP  
Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)  
**Sistema Integrado de Bibliotecas - Instituto Federal Goiano**

ASA118 Almeida , Sabrina Emanuella da Silva Almeida  
r Resistência do xilema à seca ou retardo da  
dessecação: Determinantes da mortalidade vegetal  
associada ao embolismo em espécies representativas  
da Amazônia / Sabrina Emanuella da Silva Almeida  
Almeida ; orientadora Fernanda dos Santos Farnese;  
co-orientador Paulo Eduardo Menezes Silva. -- Rio  
Verde, 2021.  
45 p.

Dissertação (Mestrado em Mestrado em  
Biodiversidade e Conservação) -- Instituto Federal  
Goiano, Campus Rio Verde, 2021.

1. Transpiração residual . 2. Acúmulo de água . 3.  
Cavitação . 4. Funcionamento estomático . 5. Anatomia  
. I. Farnese, Fernanda dos Santos , orient. II.  
~~Silva, Paulo Eduardo Menezes , co-orient. III. Título.~~

**TERMO DE CIÊNCIA E DE AUTORIZAÇÃO PARA DISPONIBILIZAR PRODUÇÕES TÉCNICO-CIENTÍFICAS NO REPOSITÓRIO INSTITUCIONAL DO IF GOIANO**

Com base no disposto na Lei Federal nº 9.610/98, AUTORIZO o Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia Goiano, a disponibilizar gratuitamente o documento no Repositório Institucional do IF Goiano (RIIF Goiano), sem ressarcimento de direitos autorais, conforme permissão assinada abaixo, em formato digital para fins de leitura, download e impressão, a título de divulgação da produção técnico-científica no IF Goiano.

**Identificação da Produção Técnico-Científica**

- |  |   |
|--|---|
| <input type="checkbox"/> Tese  | <input type="checkbox"/> Artigo Científico              |
| <input checked="" type="checkbox"/> Dissertação                      | <input type="checkbox"/> Capítulo de Livro              |
| <input type="checkbox"/> Monografia – Especialização                 | <input type="checkbox"/> Livro                          |
| <input type="checkbox"/> TCC - Graduação                             | <input type="checkbox"/> Trabalho Apresentado em Evento |
| <input type="checkbox"/> Produto Técnico e Educacional - Tipo: _____ |   |

Nome Completo do Autor:

Matrícula:

Título do Trabalho:

**Restrições de Acesso ao Documento**

Documento confidencial:  Não  Sim, justifique: \_\_\_\_\_

Informe a data que poderá ser disponibilizado no RIIF Goiano: 02/09/2021

O documento está sujeito a registro de patente?  Sim  Não

O documento pode vir a ser publicado como livro?  Sim  Não

**DECLARAÇÃO DE DISTRIBUIÇÃO NÃO-EXCLUSIVA**

O/A referido/a autor/a declara que:

- o documento é seu trabalho original, detém os direitos autorais da produção técnico-científica e não infringe os direitos de qualquer outra pessoa ou entidade;
- obteve autorização de quaisquer materiais inclusos no documento do qual não detém os direitos de autor/a, para conceder ao Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia Goiano os direitos requeridos e que este material cujos direitos autorais são de terceiros, estão claramente identificados e reconhecidos no texto ou conteúdo do documento entregue;
- cumpriu quaisquer obrigações exigidas por contrato ou acordo, caso o documento entregue seja baseado em trabalho financiado ou apoiado por outra instituição que não o Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia Goiano.

IF GOIANO - CAMPUS RIO VERDE, 11/09/2021.

Local

Data

*Sabrina Emomuello da S. Almeida*

Assinatura do Autor e/ou Detentor dos Direitos Autorais

*Jeremanda S. Evenerse*

Ciente e de acordo:

Assinatura do(a) orientador(a)



SERVIÇO PÚBLICO FEDERAL  
MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO  
SECRETARIA DE EDUCAÇÃO PROFISSIONAL E TECNOLÓGICA  
INSTITUTO FEDERAL DE EDUCAÇÃO, CIÊNCIA E TECNOLOGIA GOIANO

Documentos 67/2021 - NREPG-RV/CPG-RV/DPGPI-RV/CMPRV/IFGOIANO

RESISTÊNCIA DO XILEMA À SECA OU RETARDO DA DESSECAÇÃO: DETERMINANTES DA MORTALIDADE VEGETAL ASSOCIADA AO EMBOLISMO EM ESPÉCIES REPRESENTATIVAS DA AMAZÔNIA

Autora: Sabrina Emanuella da Silva Almeida  
Orientadora: Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Fernanda dos Santos Farnese

TITULAÇÃO: Mestre em Biodiversidade e Conservação - Área de Concentração Conservação dos Recursos Naturais

APROVADO em 26 de maio de 2021.

Prof. Dr. Fabiano Guimarães  
Silva  
Avaliador externo - IF Goiano /  
Rio Verde

Dr<sup>a</sup>. Priscila Ferreira Batista  
Avaliadora externa - IF Goiano /  
Rio Verde

Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Fernanda dos Santos Farnese  
Presidente da Banca - IF Goiano / Rio Verde

Documento assinado eletronicamente por:

- Priscila Ferreira Batista, 2021102310840182 - Discente, em 10/06/2021 09:46:05.
- Fabiano Guimaraes Silva, DIRETOR GERAL - CD2 - CMPRV, em 07/06/2021 07:34:07.
- Fernanda dos Santos Farnese, PROFESSOR ENS BASICO TECN TECNOLOGICO, em 04/06/2021 20:10:38.

Este documento foi emitido pelo SUAP em 24/05/2021. Para comprovar sua autenticidade, faça a leitura do QRCode ao lado ou acesse <https://suap.ifgoiano.edu.br/autenticar-documento/> e forneça os dados abaixo:

Código Verificador: 271715  
Código de Autenticação: 3dc017f2aa



INSTITUTO FEDERAL GOIANO  
Campus Rio Verde  
Rodovia Sul Goiana, Km 01, Zona Rural, None, RIO VERDE / GO, CEP 75901-970  
(64) 3620-5600

## AGRADECIMENTOS

Em primeiro lugar agradeço a Deus por ter me proporcionado força e saúde para conduzir todo o trabalho.

Agradeço a minha Mãe Francisca Maria, meu pai Manoel Miguel, minha irmã Samara Simênia e meu esposo Enoque Reis, por sempre me incentivaram nos momentos mais difíceis, são vocês a base do meu desejo de vencer.

Agradeço a minha orientadora Fernanda dos Santos Farnese pela paciência, gentileza, confiança em me orientar e pelo o profissionalismo durante todo o trabalho.

Aos coorientadores, Paulo Eduardo de Menezes Silva e Sebastião Carvalho Vasconcelos Filho pelas valiosas sugestões e contribuição durante o desenvolvimento o projeto.

Agradeço aos Laboratório de Fisiologia do Estresse Vegetal, Ecofisiologia e Produtividade Vegetal e Cultura de tecidos pelos materiais e equipamentos disponibilizados.

Agradeço a todos do laboratório do Laboratório de Fisiologia do Estresse Vegetal que contribuíram de forma direta ou indiretamente para a realização desse trabalho, agradeço a Leticia, Kamila, Eloísa, Lucas, Rauander e Ana Cláudia pela grande ajuda durante todo o trabalho.

A professora Gisele Menino e minha amiga Patricia Oliveira por me incentivarem na trajetória acadêmica.

À toda equipe de Diretoria e Pós-graduação do Instituto Federal Goiano – Campus Rio Verde bem como ao programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Conservação pela oportunidade profissional e a CAPES pela bolsa de mestrado.

Enfim, agradeço a todos aqueles que, direta ou indiretamente, contribuíram para o desenvolvimento da minha dissertação.

## **BIOGRAFIA DO AUTOR**

Sabrina Emanuella da Silva Almeida, nasceu em 16 de janeiro de 1993, natural de Currais novos - Rio Grande do Norte, filha de Francisca Maria da Silva e Manoel Miguel de Almeida.

No primeiro semestre de 2014, iniciou os estudos no curso de Licenciatura em Ciências biológicas pelo o Instituto Federal Goiano - Campus Rio Verde, com a obtenção de diploma dia 03 de setembro de 2018.

No primeiro semestre de 2019, iniciou seu *Stricto sensu* – Mestrado em Biodiversidade e Conservação, com defesa da dissertação para maio de 2021.

## ÍNDICE

|   |     |
|---|-----|
| ÍNDICE DE FIGURAS E TABELAS .....   | v   |
| LISTA DE SÍMBOLOS, SIGLAS E ABREVIATURAS.....   | vii |
| RESUMO GERAL .....  | 9   |
| GENERAL ABSTRACT.....   | 10  |
| 1. INTRODUÇÃO.....  | 14  |
| 2. OBJETIVOS.....   | 14  |
| 2.1. Gerais .....   | 14  |
| 2.2. Específicos.....   | 14  |
| 3. MATERIAL E MÉTODOS.....  | 14  |
| 3.1. Trocas Gasosas .....   | 17  |
| 3.2. Condutividade hidráulica da planta ( $K_{plant}$ ).....  | 17  |
| 3.3. Determinação da tolerância à cavitação, avaliação da dinâmica de fechamento estomático e da perda de água associada ao processo..... | 17  |
| 3.4. Determinação dos vazamentos de água após o fechamento estomático e dos caracteres anatômicos associados ao processo.....             | 18  |
| 3.4.1. Transpiração residual da folha ( $g_{leaf-res}$ ).....   | 18  |
| 3.4.2. Transpiração residual do caule ( $g_{bark}$ ).....   | 18  |
| 3.4.3. Determinação da espessura da cutícula.....   | 19  |
| 3.4.4. Caracterização estomática.....   | 19  |
| 3.5. Acúmulo de água pelas plantas e avaliação de caracteres funcionais da madeira e das folhas.....                                      | 19  |
| 3.5.1 Conteúdo de água na copa, na raiz e no caule.....   | 19  |
| 3.5.2 Densidade da madeira.....   | 19  |
| 3.5.3 Densidade, perímetro e tamanho dos vasos do xilema.....   | 20  |
| 3.5.4 Determinação da suculência da folha.....  | 20  |
| 3.5.5 Análise Estatística.....  | 21  |
| 4. RESULTADOS .....   | 21  |
| 4.1. Trocas gasosas .....   | 21  |
| 4.2. Vulnerabilidade do xilema, conservação de água e a mortalidade vegetal .....   | 22  |
| 4.3. Caracterização cuticular e estomática.....   | 25  |
| 4.4. Acúmulo de água pelas plantas.....   | 26  |

|      |   |    |
|------|---|----|
| 4.5. | Determinantes do acúmulo de água nas folhas e no caule..... | 28 |
| 5.   | DISCUSSÃO.....  | 31 |
| 6.   | CONCLUSÃO.....  | 36 |
| 7.   | REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....                            | 37 |

## ÍNDICE DE FIGURAS E TABELAS

|  |    |
|--|----|
| <b>Tabela 1</b> – Lista de espécies da utilizadas no estudo .....  | 18 |
| <b>Figura 1</b> – Espécies nativas do domínio Amazônica sob condições irrigadas. <i>Carapa guianensis</i> (A); <i>Theobroma cacao</i> (B); <i>Theobroma grandiflorum</i> (C); <i>Mezilaurus itauba</i> (D); <i>Hevea Brasiliensis</i> (E); Mudanças no saquinho casa de vegetação (F); Preparação do solo (G); Espécies na casa de vegetação com sombrite de 50% de incidência solar (H) .....   | 19 |
| <b>Figura 2</b> -Taxa de assimilação de carbono ( $A$ ) (A), Condutância estomática ( $g_s$ ) (B), Taxa transpiratória ( $E$ ) (C) e Condutividade hidráulica da planta ( $K_{plant}$ ) nas espécies <i>Carapa guianensis</i> (barra verde), <i>Theobroma grandiflorum</i> (barra marrom), <i>Theobroma cacao</i> (barra amarela), <i>Hevea brasiliensis</i> (barra azul) e <i>Mezilaurus itauba</i> (barra laranja). Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo o SNK ( $P \leq 0,05$ ) .....   | 25 |
| <b>Figura 3</b> - Potencial hídrico (-MPa) no qual ocorreu o fechamento estomático ( $\Psi_{wgs0}$ ) (A), Tempo para atingir o fechamento estomático ( $TP_{gs0}$ ) (B), Área foliar total (AFT) (C) e Transpiração total até o fechamento estomático ( $E_{gs100-gs0}$ ) (D) nas espécies <i>Carapa guianensis</i> (barra verde), <i>Theobroma grandiflorum</i> (barra marrom), <i>Theobroma cacao</i> (barra amarela), <i>Hevea brasiliensis</i> (barra azul) e <i>Mezilaurus itauba</i> (barra laranja). Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo o SNK ( $P \leq 0,05$ ) .....   | 26 |
| <b>Figura 4</b> - Potencial hídrico (-MPa) no qual as plantas perderam 50% da sua condutividade hidráulica ( $P_{50}$ ) (A), Potencial hídrico (-MPa) no qual as plantas perderam 88% da sua condutividade hidráulica ( $P_{88}$ ) (B), Margem de segurança hidráulica até atingir o $P_{50}$ ( $MSH_{50}$ ) (C), Margem de segurança hidráulica para mortalidade ( $MSH_{88}$ ) (D), e Tempo para atingir a falha hidráulica letal ( $TP_{88}$ ) (E) nas espécies <i>Carapa guianensis</i> (barra verde), <i>Theobroma grandiflorum</i> (barra marrom), <i>Theobroma cacao</i> (barra amarela), <i>Hevea brasiliensis</i> (barra azul) e <i>Mezilaurus itauba</i> (barra laranja). Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo o SNK ( $P \leq 0,05$ ) ..... | 27 |
| <b>Figura 5</b> - Transpiração residual da folha da folha ( $g_{leaf-res}$ ) (A), Transpiração residual do caule ( $g_{bark}$ ) (B) e vazamento total (Vaz. total) (C) nas espécies <i>Carapa guianensis</i> (barra verde), <i>Theobroma grandiflorum</i> (barra marrom), <i>Theobroma cacao</i> (barra amarela), <i>Hevea brasiliensis</i> (barra azul) e <i>Mezilaurus itauba</i> (barra laranja). Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo o SNK ( $P \leq 0,05$ ) .....  | 28 |

|   |    |
|---|----|
| <b>Figura 6</b> – Densidade estomática (A), Tamanho dos estômatos (B), Espessura da cutícula abaxial (C), Espessura da cutícula adaxial (D) e Espessura da cutícula Total (E), nas espécies <i>Carapa guianensis</i> (barra verde), <i>Theobroma grandiflorum</i> (barra marrom), <i>Theobroma cacao</i> (barra amarela), <i>Hevea brasiliensis</i> (barra azul) e <i>Mezilaurus itauba</i> (barra laranja). Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo o SNK ( $P \leq 0,05$ ) ..... | 29 |
| <b>Figura 7</b> - Conteúdo de água na copa (CACO) (A), na raiz (CAR) (B), no caule (CAC) (C), Conteúdo de água total (CAT) (D), Saldo de água total (SAT) (E) e Saldo de água caule (SAT) (F) nas espécies <i>Carapa guianensis</i> , <i>Theobroma grandiflorum</i> , <i>Theobroma cacao</i> , <i>Hevea brasiliensis</i> e <i>Mezilaurus itauba</i> . Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo o SNK ( $P \leq 0,05$ ) .....  | 30 |
| <b>Figura 8</b> - Densidade da madeira (A), Densidade do xilema (B), tamanho dos vasos do xilema (C), e Perímetro dos vasos do xilema (D), Suculência foliar (E) nas espécies <i>Carapa guianensis</i> (barra verde), <i>Theobroma grandiflorum</i> (barra marrom), <i>Theobroma cacao</i> (barra amarela), <i>Hevea brasiliensis</i> (barra azul) e <i>Mezilaurus itauba</i> (barra laranja). Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo o SNK ( $P \leq 0,05$ ) .....               | 31 |
| <b>Figura 9</b> – Macerado de material caulinar apresentando fibras e vasos das espécies <i>Carapa guianensis</i> (A), <i>Theobroma grandiflorum</i> (B), <i>Theobroma cacao</i> (C), <i>Mezilaurus itauba</i> (D), <i>Hevea Brasiliensis</i> (E), Barra de escala: 200 $\mu\text{m}$ e 100 $\mu\text{m}$ .....   | 32 |
| <b>Figura 10</b> - Anatomia da madeira em seção transversal de espécies do domínio Amazônia. <i>Carapa guianensis</i> (A-B), <i>Theobroma grandiflorum</i> (C-D), <i>Theobroma cacao</i> (E-F), <i>Mezilaurus itauba</i> (G-H), <i>Hevea Brasiliensis</i> (I-J), Barra de escala: 200 $\mu\text{m}$ e 100 $\mu\text{m}$ .....   | 33 |

## LISTA DE SIMBOLOS, SIGLAS E ABREVIATURAS

*A* – Taxa de assimilação de carbono  
*AFT* – Área foliar total  
*ANOVA* – Análise de Variância  
*CACO* – Conteúdo de água na copa  
*CAR* – Conteúdo de água na raiz  
*CAC* – Conteúdo de água no caule  
*CAT* – Conteúdo de água total  
*CF* - Capacitância foliar  
*Cm* – Centímetros  
*CO<sub>2</sub>* – Dióxido de Carbono  
*D<sub>madeira</sub>* - Densidade da madeira  
*E* – Taxa transpiratória foliar  
*Ed* – Transpiração diária  
*E<sub>gs100-gs0</sub>* – Transpiração até que *g<sub>s0</sub>* fosse atingida  
*EC<sub>adaxial</sub>* - Espessura da cutícula adaxial  
*EC<sub>abaxial</sub>* - Espessura da cutícula abaxial  
*EC<sub>total</sub>* - Espessura da cutícula total  
*g* – Grama  
*g<sub>bark</sub>* - Condutância da casca ao vapor d'água  
*g<sub>leaf-res</sub>* - Transpiração residual  
*G m<sup>2</sup>* – gramas por metro quadrado  
*g<sub>min</sub>* - Condutância foliar mínima  
*g<sub>s</sub>* – Condutância estomática  
*g<sub>s0</sub>* – Condutância estomática zero  
*h* – Altura  
*IPCC* – Painel Intergovernamental sobre Mudanças Climáticas  
*J* - Taxa transpiratória  
*K<sub>L</sub>* - Condutividade hidráulica aparente do solo-folha  
*K<sub>plant</sub>* - Transpiração e condutividade hidráulica do solo até as folhas  
*m<sup>2</sup>* – Metro quadrado  
*MFT* - Massa foliar túrgida  
*MPa* – Mega Pascal  
*MSH* - Margem de segurança hidráulica  
*MSH50* - Margem de segurança hidráulica  
*MSH88* - Margem de segurança hidráulica para mortalidade  
*Pg* - Petagrama  
*pH* – Potencial hidrogeniônico  
*PM* - Peso molecular da água  
*PV* - Peso dos vasos  
*P<sub>12</sub>* – Ponto inicial de entrada de ar nos vasos do xilema  
*P<sub>50</sub>* - Potencial hídrico no qual as plantas perderam 50% da sua condutividade hidráulica  
*P<sub>88</sub>* - Potencial hídrico no qual as plantas perderam 88% da sua condutividade hidráulica  
*r* – Raio  
*RO* – Rolim de Moura  
*SAT* - Saldo de água total  
*SAC* - Saldo de água no caule

SF - Suculência foliar  
SISVAR - Sistema de Análises Estatísticas e Planejamento de Experimentos  
SNK – Student Newman Keuls  
TPgs0 – Tempo para atingir a condutância estomática zero  
V – Volume  
 $\mu\text{m}$  – Micrômetro  
 $\Psi_{\text{am}}$  – Potencial Hídrico antemanhã  
 $\Psi_{\text{md}}$  – Potencial Hídrico meio-dia  
 $\Psi_w$  – Potencial hídrico  
 $\Delta\text{MF}$  - Mudança de massa  
 $\Psi_{\text{solo}}$  – Potencial hídrico do solo  
 $\Psi$  folha – Potencial hídrico da folha

## RESUMO GERAL

ALMEIDA, SABRINA EMANUELLA DA SILVA. Instituto Federal Goiano – Campus Rio Verde – GO, maio de 2021. **Resistência do xilema à seca ou retardo da dessecação: determinantes da mortalidade vegetal associada ao embolismo em espécies representativas da Amazônia.** Orientadora: Dra. Fernanda dos Santos Farnese. Coorientadores: Dr. Paulo E. Menezes Silva e Dr. Sebastião Carvalho V. Filho

A Amazônia é a maior floresta tropical do mundo, com ampla diversidade de espécies endêmicas e abriga cerca de 7.000 espécies de árvores. No entanto, esse domínio brasileiro tem sofrido uma série de pressões ambientais que coloca em risco toda a sua biodiversidade, como desmatamento, incêndios e alterações climáticas. Com efeito, aumento na mortalidade de árvores tem sido observado na Amazônia nos últimos anos devido à ocorrência de secadas e, considerando que as espécies desse domínio evoluíram em um ambiente com ampla disponibilidade hídrica ao longo de todo o ano, é possível que elas apresentem alta sensibilidade a esses estresse, principalmente como consequência da ocorrência de embolismo. O presente estudo visou avaliar os principais determinantes da mortalidade vegetal em espécies representativas da Amazônia, avaliando como o balanço entre a tolerância do xilema ao embolismo, a conservação e o acúmulo de água influenciam no tempo para a mortalidade associada à falha hidráulica. Para isso, espécies do domínio Amazônia foram obtidas em viveiro e cultivadas em casa de vegetação durante 4 meses, sendo então utilizadas para determinação das trocas gasosas, vulnerabilidade do xilema ao embolismo, parâmetros de conservação de água (potencial hídrico de fechamento estomático, transpiração até o fechamento estomático, transpiração residual nas folhas e na casca, caracterização cuticular e estomática) e parâmetros de armazenamento de água (conteúdo de água no caule, na raiz e na folha, conteúdo de água total, saldo hídrico, características da madeira e suculência foliar). Observou-se que as plantas analisadas apresentam baixa tolerância do xilema ao embolismo e que o balanço entre tolerância do xilema, acúmulo de água e conservação de água foi essencial para retardar a falha hidráulica catastrófica associada à mortalidade. A importância relativa de cada fator, no entanto, variou de acordo com a espécie, sendo que o cacau, a planta que demorou mais tempo para morrer, se distinguiu das demais por acumular mais água e apresentar maior margem de segurança hidráulica. A dependência do acúmulo de água para retardar a mortalidade, em detrimento da tolerância do xilema, pode refletir o ambiente onde essas espécies evoluíram. No entanto, convém ressaltar que a água acumulada consegue retardar a mortalidade apenas por um curto período de tempo, de forma que os dados sugerem o risco de aumento na mortalidade dessas espécies caso os eventos de seca se tornem mais constantes na região Amazônica. Esses resultados tem grandes implicações para programas de reflorestamento com plantas jovens e também para compreender a dinâmica de regeneração natural das florestas.

**Palavras-chave:** Transpiração residual; Acúmulo de água; Cavitação; Funcionamento estomático; Anatomia.

## GENERAL ABSTRACT

ALMEIDA, SABRINA EMANUELLA DA SILVA. Instituto Federal Goiano – Campus Rio Verde – GO, maio de 2021. **Xylem resistance to drought or delayed desiccation: determinants of plant mortality associated with embolism in representative species of Amazon Rainforest.** Orientadora: Dra. Fernanda dos Santos Farnese. Coorientadores: Dr. Paulo E. Menezes Silva e Dr. Sebastião Carvalho V. Filho

The Amazon Rainforest is the largest tropical forest in the world, with a wide diversity of endemic species and home to around 7.000 species of trees. However, this Brazilian domain has suffered several environmental pressures that put its entire biodiversity at risk, such as deforestation, fires, and climate change. Increases in tree mortality have been observed in the Amazon in recent years due to the occurrence of droughts. Considering that the species of this domain evolved in an environment with wide water availability throughout the year, it is possible that they may present high sensitivity to drought, mainly as a consequence of the occurrence of embolism. The present study aimed to evaluate the main determinants of plant mortality in representative species of the Amazon Rainforest, evaluating how the balance between xylem tolerance to embolism, and water conservation and accumulation determine the time for mortality associated with hydraulic failure. For this, species from the Amazon domain were cultivated in a greenhouse for 4 months, and then used to determine gas exchange, xylem vulnerability to embolism, water conservation traits (water potential inducing stomatal closure, transpiration until stomatal closure, residual transpiration in leaves and bark, cuticular and stomatal characterization) and water storage traits (stem, root and leaf water content, total water content, water balance, wood characteristics, and leaf succulence). It was observed that the analyzed plants have low xylem tolerance to embolism and that the balance between xylem tolerance, water accumulation, and water conservation was essential to delay the catastrophic hydraulic failure associated with drought-induced mortality. The relative importance of each factor, however, varied according to the species, with cocoa, the plant that died last, distinguished from the others by accumulating more water and presenting a greater hydraulic safety margin. This dependence on water accumulation to delay mortality, at the expense of xylem tolerance, may reflect the environment in which these species evolved. However, it should be noted that water accumulation can only delay mortality for a short period of time. In this way, the data suggest that Amazon trees species will face a risk of increased mortality if drought events become more frequent and intense. These results have major implications for reforestation programs and also for understanding the natural regeneration dynamics of forests.

**Keywords:** Residual transpiration; Water accumulation; Cavitation; Stomata; Anatomy.

## 1. INTRODUÇÃO

As florestas tropicais são importantes núcleos de biodiversidade mundiais e são componentes chave do ciclo global de carbono. A Amazônia, que abriga quase 7.000 espécies de árvores, armazena cerca de 150-200 Pg de carbono e responde por aproximadamente 12% do sequestro de carbono da atmosfera, é uma das maiores e mais importantes florestas tropicais do mundo (Gomes et al., 2019; Esquivel-Muelbert et al., 2020). No entanto, apesar da sua importância para a biodiversidade e para ciclos biogeoquímicos mundiais, a Amazônia tem sofrido uma série de pressões ambientais que coloca em risco a conservação das espécies e a estrutura do ecossistema, como desmatamento, incêndios e alterações climáticas (Brando et al., 2020; Ellwanger et al., 2020; Staal et al., 2020). Este domínio vem sofrendo aumentos na mortalidade de árvores nos últimos anos, provavelmente como consequência da elevação da temperatura e da ocorrência cada vez mais frequente de secas (Hubau et al., 2020). É justamente a mortalidade, muito mais do que a produtividade, que controla a distribuição espacial das espécies, impactando fortemente o sequestro de carbono ao longo do tempo (Esquivel-Muelbert et al., 2020). O quadro de mortalidade vegetal na Amazônia tende a se agravar nos próximos anos, uma vez que os modelos recentes de previsões climáticas apontam para reduções de até 45% na precipitação desta região até o fim do século (IPCC, 2014). Isso poderá ocasionar ondas de substituição de espécies, visto que os episódios de secas têm causado perda gradual da resiliência das florestas tropicais e mortalidade generalizada de árvores ao redor do globo (Choat et al., 2018).

Os mecanismos fisiológicos subjacentes à mortalidade de árvores induzida pela seca têm sido estudados extensivamente visando reduzir a perda de biodiversidade e de serviços ecossistêmicos decorrentes dos eventos de restrição hídrica cada vez mais frequentes (Choat et al., 2018; Aleixo et al., 2019; Kono et al., 2019; Esquivel-Muelbert et al., 2020). Evidências recentes sugerem que a falha hidráulica é provavelmente o principal determinante da morte vegetal durante episódios de déficit hídrico (Choat et al., 2018; De Sousa et al., 2019; Cardoso et al., 2020). De fato, as plantas precisam continuamente absorver e transportar água através do xilema para repor a água que foi perdida através da transpiração. A redução na disponibilidade hídrica, no entanto, aumenta consideravelmente a tensão nos vasos do xilema e, quando essas tensões excedem um limiar crítico, pode ocorrer a nucleação de bolhas de ar com consequente quebra da coluna d'água (cavitação). Essas bolhas de ar se expandem rapidamente e bloqueiam o fluxo de água através do conduto (embolismo), limitando assim a capacidade de repor a água perdida pelas superfícies transpirantes (Islam et al., 2019). O embolismo gera, portanto, um quadro de extrema dessecação nos tecidos vegetais, podendo rapidamente evoluir para a morte da planta (Islam et al., 2019; Klein et al., 2019; Zhu et al., 2018).

Um dos parâmetros mais utilizados na determinação da vulnerabilidade ao embolismo é o  $P_{50}$ . O  $P_{50}$  consiste no valor de potencial hídrico no qual 50% da condutividade hidráulica é perdida (Choat et al., 2012; Trueba et al., 2017). Essa variável tem sido apontada e comumente utilizada como um dos principais

índices de mortalidade em comunidades vegetais submetidas à seca (Choat et al., 2012; Barigah et al., 2013; Cardoso et al., 2020). Outros parâmetros importantes são o  $P_{12}$  e o  $P_{88}$ , os quais representam o ponto inicial de entrada de ar nos vasos do xilema ( $P_{12}$ ) e o ponto no qual o potencial hídrico não pode mais ser recuperado em angiospermas, desencadeando a morte da planta ( $P_{88}$ ) (Choat et al., 2013; Urli et al., 2013). Em adição às propriedades hidráulicas do xilema, a margem de segurança hidráulica também é crucial para entender a vulnerabilidade de uma comunidade vegetal à restrição hídrica, já que indica o quão próximo do  $P_{50}$  diferentes órgãos de uma planta operam, sendo que, quanto mais próximo de  $P_{50}$ , mais vulnerável é o órgão vegetal. Esse tipo de informação permite a otimização de programas de manejo florestal, principalmente porque boa parte das comunidades florestais operam em uma margem estreita de segurança hidráulica, sendo extremamente vulneráveis aos extremos climáticos (Choat et al., 2012).

Além dos aspectos relacionados diretamente com a vulnerabilidade do xilema ao embolismo, traços funcionais envolvidos na conservação de água, por meio de reduções na transpiração ou incrementos no armazenamento hídrico nos tecidos, também influenciam o tempo desprendido até que as plantas atinjam o potencial hídrico letal durante secas severas (Blackman et al., 2016; Choat et al., 2018). Nesse aspecto, os estômatos assumem papel central, uma vez que essas estruturas controlam a perda de água através da transpiração. Assim, uma das primeiras respostas das plantas ao estresse hídrico é justamente o fechamento estomático, o que diminui consideravelmente a perda de água para a atmosfera e influencia o grau de hidratação vegetal. Já foi sugerido, inclusive, que existe um limite de potencial hídrico no qual o fechamento estomático deve ocorrer para evitar a morte rápida em condições de seca (Martin-StPaul et al., 2017). Cabe ressaltar, no entanto, que mesmo após o fechamento estomático as plantas continuam perdendo água para a atmosfera, em maior ou em menor escala, através da cutícula e de estômatos incompletamente fechados (transpiração residual -  $g_{leaf-res}$ ) (Machado et al., 2021) e através das lenticelas do caule (condutância da casca ao vapor d'água -  $g_{bark}$ ). Estudos recentes demonstraram que a perda de água em decorrência de  $g_{leaf-res}$  (Machado et al., 2021) e  $g_{bark}$  (Wolfe, 2020), embora representem uma pequena fração da perda de água quando comparada àquela proveniente dos estômatos, pode impactar a sobrevivência vegetal em condições de restrição hídrica. Apesar disso, no entanto, essas características são consideravelmente menos estudadas do que a condutância estomática ( $g_s$ ) e o efeito integrado de  $g_{leaf-res}$ ,  $g_{bark}$  e  $g_s$  sobre a morte de plantas durante a seca ou ainda não é conhecido.

A dinâmica de desidratação e morte dos tecidos vegetais durante o déficit hídrico também pode ser influenciada pela capacidade de armazenamento de água no corpo da planta (Ziemińska et al., 2020), sobretudo quando os solos estão muito secos (Blackman et al., 2016; Choat et al., 2018). A água armazenada nas plantas pode contribuir para a dinâmica de transporte de água e, sobretudo, para evitar a falha hidráulica em plantas sob restrição hídrica, tamponando variações no potencial hídrico (Scholz et al., 2011). A contribuição da água armazenada no caule para o balanço hídrico diário de uma árvore varia de 5 até 50%

(Ziemińska et al., 2020), podendo influenciar significativamente na sobrevivência das espécies (Blackman et al., 2016). Folhas e raízes também podem agir como compartimentos de armazenamento de água, embora sejam substancialmente menos estudadas que o caule. No caso da folha, a água pode ser armazenada na epiderme, no mesofilo ou, ainda, em células especializadas e está positivamente correlacionada com a condutividade hidráulica da folha (Scholz et al., 2011). De forma similar, as raízes também podem funcionar como fonte de recursos hídricos para o caule e para a folha e, embora normalmente esse órgão seja negligenciado nos estudos a partir da premissa de que sua contribuição seria pequena em comparação com outros órgãos, em estudos realizados no Cerrado brasileiro observou-se que a quantidade de água armazenada pela raiz pode ser igual ou superior a encontrada no caule (Domec et al., 2009; Scholz et al., 2007).

Traços funcionais das plantas, como a transpiração residual ou a capacidade de armazenar água nos tecidos, se correlacionam com o ambiente físico onde essas espécies evoluíram e são importantes para determinar a performance vegetal em condições normais e em condições de estresse (Li et al., 2018). A especificidade de determinados habitats cria um padrão de conservantismo de caracteres como resultado de um trade-off necessário para proteger funções vitais contra extremos ambientais (Crisp e Cook, 2012). Existe, por exemplo, um trade-off entre caracteres hidráulicos que determinam o  $P_{50}$  e características que maximizam a aquisição de carbono, sendo que espécies que crescem rapidamente, com altas taxas fotossintéticas e alta condutividade hidráulica, tendem a apresentar alto *g<sub>leaf-res</sub>* e xilema mais susceptíveis à falha hidráulica (Blackman et al., 2019; Machado et al., 2021). Plantas de ambientes muito secos, por outro lado, tendem a investir recursos em um xilema mais tolerante ao embolismo. Dessa forma, traços funcionais que determinam a disponibilidade e o uso de água pelas plantas influenciam fortemente a distribuição de espécies ao longo de gradientes ambientais de disponibilidade hídrica (Li et al., 2018) e, por isso, espera-se que eventos de mortalidade vegetal decorrentes da seca sejam mais intensos em florestas tropicais úmidas, nas quais a precipitação ocorre de forma mais abundante e mais constante ao longo de todo o ano (Allen et al., 2017). Os diversos fatores envolvidos no tempo para a mortalidade vegetal são, portanto, complexos e grande parte do nosso conhecimento provém da modelagem de dados, havendo ainda a carência de evidências empíricas (McDowell et al., 2018).

Identificar os mecanismos e os traços funcionais que determinam a sobrevivência de espécies expostas ao déficit hídrico é essencial para compreender e prever o impacto das mudanças climáticas sobre a biodiversidade vegetal. Apesar disso, no entanto, ainda não se conhece a extensão com a qual a combinação de fatores isolados, como a tolerância ao embolismo e a capacidade de armazenamento de água, influenciam de forma conjunta a mortalidade das plantas, sobretudo em domínios vegetacionais de maior extensão, como é o caso da Amazônia. Neste estudo, nós analisamos as conexões gerais entre armazenamento, conservação, transporte de água e tolerância ao embolismo e o seu impacto na determinação do tempo para a morte vegetal, identificando caracteres fisiológicos e morfoanatômicos

subjacentes a cada um desses processos. Para isso, utilizamos espécies vegetais arbóreas representativas da Amazônia, tendo em vista tanto a maior vulnerabilidade potencial deste domínio às mudanças climáticas quanto a sua importância para a conservação da biodiversidade global. As espécies foram escolhidas com base na sua distribuição (restritas ao domínio Amazônia ou domínios com regimes hídricos semelhantes), abundância e relevância ecológica e/ou econômica. O estudo testou a hipótese de que caracteres envolvidos com no armazenamento e na conservação de água nos tecidos vegetais, como um fechamento estomático precoce e baixa transpiração residual, seriam capazes tamponar alterações no potencial hídrico e, dessa forma, retardar a morte vegetal, enquanto a tolerância do xilema ao embolismo teria um efeito marginal.

## **2.OBJETIVOS**

### **2.1. Gerais**

Caracterizar os principais determinantes da mortalidade associada à falha hidráulica em espécies arbóreas nativas da Amazônia, a fim de avaliar os potenciais riscos para proteção, conservação e manejo das espécies analisadas (e de espécies com características morfoanatômicas e fisiológicas semelhantes) advindos da seca.

### **2.2. Específicos**

- Avaliar as trocas gasosas e as relações hídricas em espécies da flora da Amazônia;
- Verificar a tolerância à cavitação em cinco espécies da Amazônia, analisando o  $P_{50}$ ,  $P_{88}$  e margem de segurança hidráulica;
- Caracterizar o impacto da respiração residual de folhas e caules sobre o tempo para falha hidráulica letal em cinco espécies da Amazônia;
- Analisar a influência do conteúdo de água no tempo para falha hidráulica letal em espécies representativa da flora amazônica;
- Correlacionar a transpiração residual e o armazenamento de água com características morfoanatômicas e fisiológicas das plantas.

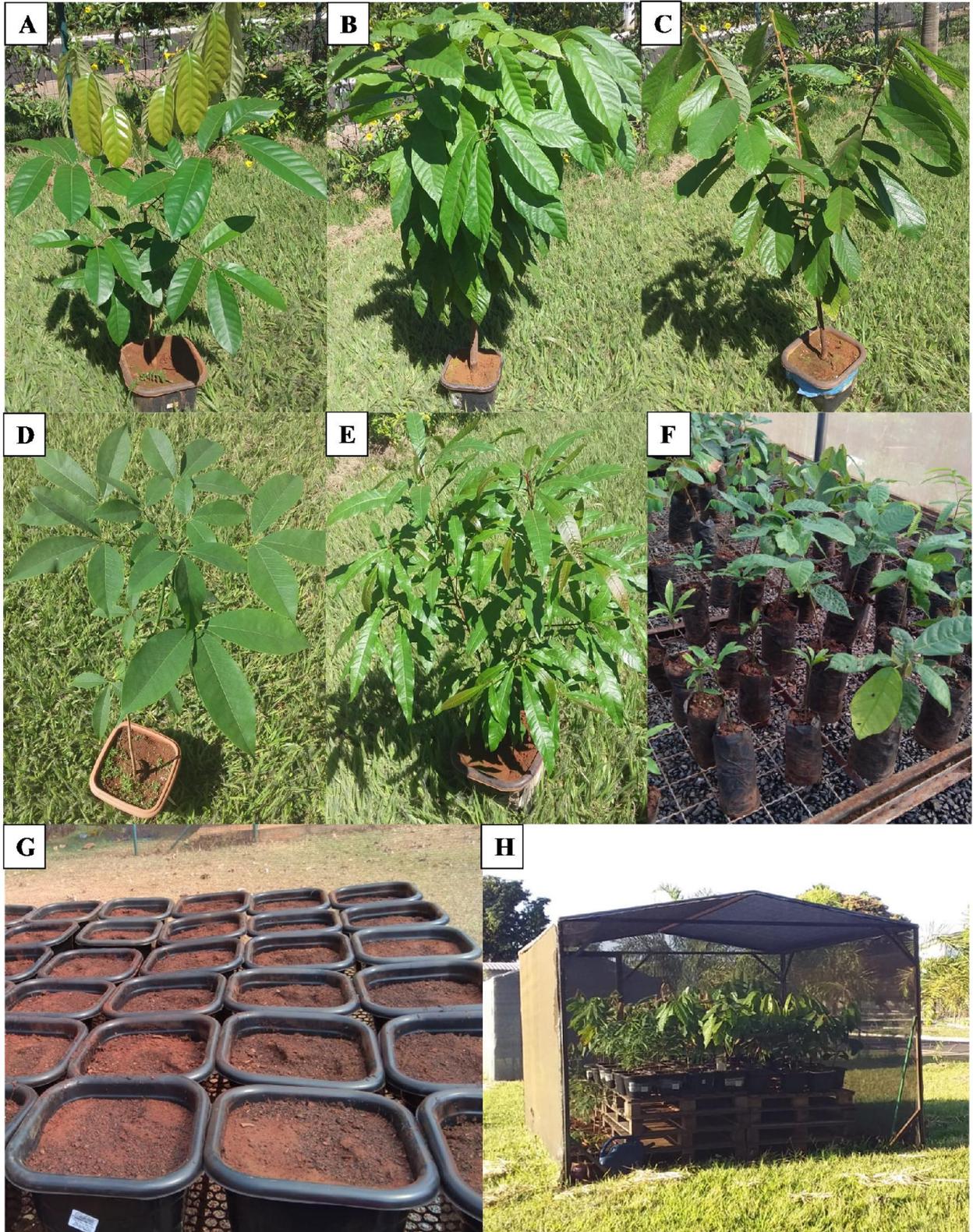
## **3. MATERIAIS E MÉTODOS**

O experimento foi conduzido em casa de vegetação no laboratório de Metabolismo Vegetal e Ecotoxicologia do Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia Goiano, Campus Rio Verde (17°48'18.33" de latitude sul e 50°54'0.04" de longitude oeste e 748 m de altitude). Para a realização do experimento, foram utilizadas cinco espécies arbóreas representativas da Amazônia, com cinco repetições

cada (Tabela 1, Fig. 1). Todas as espécies utilizadas foram produzidas a partir de sementes coletadas na mata nativa e todas ocorrem apenas no domínio Amazônia, em fitofisionomias nas quais a água é abundante ao longo de todo o ano (Flora do Brasil, 2020). A única exceção foi o *Theobroma cacao*, que também ocorre na Mata Atlântica, um bioma que tem características semelhantes à Amazônia no que concerne à precipitação. As espécies da Amazônia foram gentilmente doadas pelo viveiro florestal Cidadão localizado na cidade Rolim de Moura - RO (Latitude: 11° 43' 48" Sul, Longitude: 61° 46' 47" Oeste). Para a preparação do solo utilizou-se solo e areia não cultivada na proporção de 3:1 (150 quilos (kg) de solo e 50 quilos (kg) de área), contendo 10 quilos (kg) de substrato vegetal (Bioplant), 5 quilos (kg) de palha de arroz queimada, em seguida, as mudas foram selecionadas de acordo com a idade e tamanho e transplantadas para vasos com capacidade de com 6 litros e adubadas de acordo com a análise de solo e laudo de recomendação. Os vasos contendo as mudas permaneceram em casa de vegetação coberta com sombrite de 50% de incidência solar. As plantas foram irrigadas diariamente para que o solo fosse mantido em capacidade de campo por um período de 120 dias (quatro meses). As plantas foram então utilizadas nas análises descritas a seguir.

**Tabela 1** – Lista de espécies da utilizadas no estudo.

| <b>Nome popular</b> | <b>Nome científico</b>        | <b>Domínios Fitogeográficos</b> |
|---------------------|-------------------------------|---------------------------------|
| Andiroba            | <i>Carapa guianensis</i>      | Amazônia                        |
| Cacau               | <i>Theobroma cacao</i>        | Amazônia e Mata atlântica       |
| Cupuaçu             | <i>Theobroma grandiflorum</i> | Amazônia                        |
| Itaúba              | <i>Mezilaurus itauba</i>      | Amazônia                        |
| Seringueira         | <i>Hevea brasiliensis</i>     | Amazônia                        |



**Figura 1** – Espécies nativas do domínio Amazônica sob condições irrigadas. *Carapa guianensis* (A); *Theobroma cacao* (B); *Theobroma grandiflorum* (C); *Mezilaurus itauba* (D); *Hevea brasiliensis* (E); Mudanças no saquinho casa de vegetação (F); Preparação do solo (G); Espécies na casa de vegetação com sombrite de 50% de incidência solar (H).

### 3.1. Trocas Gasosas

A taxa fotossintética líquida de carbono ( $A$ ,  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ), a condutância estomática ( $g_s$ ,  $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) e a taxa transpiratória ( $E$ ,  $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) foram determinadas em sistema aberto, sob luz saturante ( $1.000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) e pressão parcial de  $\text{CO}_2$  de 40 Pa. As análises foram realizadas entre as 08:00 e 11:00 horas da manhã, em plantas irrigadas e mantidas em capacidade de campo. Foi utilizado um analisador de gases a infravermelho (LI-6400, Li-Cor Inc., 610 Nebraska, EUA), equipado com uma fonte de luz azul/vermelho (modelo LI-6400-02B, 611 LI-COR).

### 3.2. Condutividade hidráulica da planta ( $K_{plant}$ )

A condutividade hidráulica da planta foi avaliada em plantas mantidas em 100% de capacidade de campo, seguindo a metodologia proposta por Stiller et al., (2003). Para isso, a transpiração diária ( $E_d$ ) foi calculada nas plantas pelo método gravimétrico (Silva et al., 2013) e, em seguida, dividida pelo gradiente entre o potencial hídrico do solo e o potencial hídrico da folha, de acordo com a fórmula abaixo:

$$K_{plant} = E_d / (\Psi_{solo} - \Psi_{folha})$$

### 3.3. Determinação da tolerância à cavitação, avaliação da dinâmica de fechamento estomático e da perda de água associada ao processo

Para determinação da cavitação e da dinâmica de fechamento estomático durante o processo de desidratação foliar, plantas de cada espécie foram retiradas do solo, tiveram suas raízes lavadas e foram então colocadas em bancada, a fim de simular dessecação gradual causada por eventos de restrição hídrica. O caule cada planta foi monitorada continuamente para verificar a ocorrência de cavitação seguindo o método de transmissão da luz óptica, proposto por Brodribb et al. (2016). Nesse método, a cavitação é detectada pelo monitoramento de alterações na transmissão de luz através dos vasos do xilema, através da utilização de CaviCams. Foram retiradas uma foto a cada 4 minutos durante 7 dias, a fim de permitir a visualização dos eventos de cavitação em tempo real nos vasos do xilema durante a desidratação da planta. As imagens obtidas através da CaviCam (aproximadamente 5.000 fotos por espécie) foram processadas e analisadas usando o programa Image J e utilizadas para a determinação do  $P_{50}$ ,  $P_{88}$  e do tempo despendido até que cada planta atingisse o  $P_{88}$  ( $TP_{gs0}$ ) (Brodribb et al. 2017).

Concomitantemente com a análise da cavitação, a condutância estomática e a transpiração foliar foram monitoradas desde o início da retirada da planta do solo até o completo fechamento estomático, utilizando-se um Analisador de Gases a Infravermelho (LI-6400, Li-Cor Inc., 610 Nebraska, EUA), A primeira medida da condutância estomática foi feita antes da planta ser exposta ao processo de dessecação na bancada e o valor obtido foi considerado como a condutividade estomática máxima. Em seguida, a condutividade estomática e o potencial hídrico foram monitorados continuamente até que os estômatos

estivessem completamente fechados. Dessa forma foi possível estabelecer uma relação entre o tempo gasto para o completo fechamento estomático e o início da cavitação. A transpiração também foi acompanhada desde o início da desidratação até o completo fechamento estomático e, posteriormente, foi normalizada pela área foliar total da planta, a fim de determinar a quantidade de água desprendida pela copa até o fechamento estomático. A área foliar total foi calculada por meio da medida de cada folha individualmente, segundo proposto por Pereira et al. (2009).

A diferença entre o potencial hídrico no qual ocorreu o fechamento estomático e o  $P_{50}$  foi definido como a margem de segurança hidráulica ( $MSH_{50}$ ) e a diferença entre o potencial hídrico no qual ocorreu o fechamento estomático e o  $P_{88}$  foi definido como a margem de segurança hidráulica para mortalidade ( $MSH_{88}$ ), segundo proposto por Martin-StPaul et al. (2017).

### **3.4. Determinação dos vazamentos de água após o fechamento estomático e dos caracteres anatômicos associados ao processo**

#### **3.4.1. Transpiração residual da folha ( $g_{leaf-res}$ )**

Para determinação a transpiração residual da folha ( $g_{leaf-res}$ ) foi avaliado a espessura foliar e em seguida, uma pequena porção da região do pecíolo foi colocada em parafina derretida. Posteriormente, as folhas foram colocadas em sacos (zip-lock) e permaneceram em ambiente escuro por 2 horas para garantir o total fechamento estomático. Em seguida, foram removidas dos sacos plásticos, e colocadas em bandejas de alumínio. A cera de parafina foi utilizada para fechar região do pecíolo das folhas, a fim de permitir a transpiração mínima apenas através da cutícula. A cada 5 minutos o material foi pesado em balança de precisão, onde a perda de água das folhas foi medida constantemente até atingir  $g_{leaf-res}$ . Além disso, a temperatura foi registrada durante as medições e os dados foram tabulados até chegar à linearidade de todas as medições. As pesagens foram interrompidas após a obtenção de pelo menos 3 pontos lineares (Brodribb et al., 2014). Os valores obtidos para  $g_{leaf-res}$  foram normalizados pela área foliar total da planta.

#### **3.4.2. Transpiração residual do caule ( $g_{bark}$ )**

As taxas de transpiração residual em caules ( $g_{bark}$ ) foi determinada através do monitoramento da perda de água nesses órgãos. Para isso, foram retirados 4 fragmentos do caule em diferentes regiões ao longo de todo o caule, em seguida foi adicionada parafina derretida em ambas as extremidades para evitar a perda de água. Os fragmentos foram então colocados em BOD com temperatura e umidade constantes (25° graus e 30%, respectivamente). Posteriormente, os fragmentos foram pesados em intervalos de tempo regulares (a cada 20 min). O tempo e os pesos foram anotados constantemente até a perda de peso ficar linear. Os valores obtidos para  $g_{bark}$  foram normalizados pela área total de casca das plantas.

### **3.4.3. Determinação da espessura da cutícula**

Para a determinação da espessura da cutícula foi feito um corte transversal da nervura central do limbo foliar utilizando um micrótomo de mesa. Em seguida, os cortes foram retirados de cada amostra e colocados em frascos contendo solução de hipoclorito de sódio a 30% (água sanitária). Após o processo de clarificação o material foi lavado em água destilada e em seguida, foi utilizado o corante Sudan III (para coloração de compostos lipídicos). Após a coloração, os cortes anatômicos foram fotografados utilizando o fotomicroscópio na objetiva de 100  $\mu\text{m}$ . Afim, de evitar as medições da nervura central mais grossa, a espessura da cutícula adaxial ( $EC_{adaxial}$ ) e abaxial ( $EC_{abaxial}$ ) foram medidas em vários pontos diferentes à longa nervura central do limbo foliar, para fazer as medições utilizou-se como auxílio o software ImageJ. A espessura da cutícula total ( $EC_{total}$ ), foi expressa utilizando os valores das médias entre as espécies (Gotsch et al., 2010).

### **3.4.4. Caracterização estomática**

A técnica de impressão da epiderme foi utilizada para determinar a densidade estomática e o tamanho dos estômatos (McDonald, 1977). As impressões epidérmicas das folhas foram realizadas aplicando-se cola instantânea (Super Bonder®) em lâminas e pressionando ambas as faces da epiderme contra a cola por alguns instantes. Em seguida, as lâminas foram fotografadas utilizando-se o fotomicroscópio nas objetivas de 100 e 200  $\mu\text{m}$ . Posteriormente, a medição da densidade estomática e tamanho dos estômatos foram analisadas utilizando-se o software ImageJ.

## **3.5. Acúmulo de água pelas plantas e avaliação de caracteres funcionais da madeira e das folhas**

### **3.5.1 Conteúdo de água na copa, na raiz e no caule**

O conteúdo de água nas folhas, no caule e na raiz foram calculados pela diferença entre a massa fresca e a massa seca de cada órgão, normalizados pela área de cada um.

### **3.5.2. Densidade da madeira**

Para determinar a densidade da madeira ( $D_{madeira}$ ) utilizou-se o método de deslocamento de água, com isso a densidade foi calculada através da estimativa do peso fresco e do volume final do tecido. Para isso, três segmentos terminais do caule foram cortados e medidos com auxílio de uma fita métrica o comprimento do caule e o diâmetro de suas duas extremidades. Uma navalha foi utilizada para separar a porção porções externa e interna da casca e medula, posteriormente esse material foi pesado com o auxílio de uma balança de precisão para obtenção do peso fresco do caule e casca. Desse modo, o volume final do caule foi estimado mergulhando um dos fragmentos do caule em uma proveta com água destilada apoiada em balança digital de precisão ( $\pm 0,0001$  g), por cerca de 10 segundos, onde o mesmo procedimento foi utilizado para a casca. Em seguida, as amostras foram secas em uma estufa com 70°C

até a obtenção de peso constante, por um período de 48 horas, assim a densidade da madeira (*D*<sub>madeira</sub>) foi calculada através da massa seca do tecido/volume do tecido com o uso da seguinte fórmula:  $D = \text{massa seca do caule} / \text{volume do caule}$  (Bucci et al., 2012; Bucci et al., 2013; Silva et al., 2013).

### **3.5.3 Densidade, perímetro e tamanho dos vasos do xilema**

Para caracterização da estrutura macroscópica da madeira as amostras foram cortadas em blocos circulares de aproximadamente 2 cm de comprimento e preservadas em álcool etílico 70% antes dos cortes. Posteriormente, as amostras foram preparadas no micrótomo de acordo com o tamanho da madeira e cortadas nos planos (transversais) ou divididas (radial e tangencial) de blocos circulares, assim representando três planos: transversal, radial e tangencial para cada amostra. Em seguida, os cortes histológicos foram colocados em água com glicerina por várias horas, para amolecimento do tecido, em seguida as amostras passaram por clarificação e coloração usando o corante azul de toluidina, após a coloração e desidratação os cortes foram montados entre lâmina e lamínula em bálsamo de Canadá. Depois de preparar lâminas permanentes, as imagens foram obtidas utilizando o fotomicroscópio. Em seguida, para a caracterização da madeira foi avaliado a quantidade de vasos xilemáticos por área quadrada e o perímetro de cada vaso xilemático na objetiva de 100  $\mu\text{m}$  e 200  $\mu\text{m}$  respectivamente, ambas as análises foram analisadas utilizando o programa ImageJ (Johanssem, 1940; Ghimire et al., 2020).

Para analisar o tamanho dos vasos do xilema utilizou-se a técnica de maceração da madeira seguiu Franklin (1945), conforme modificada por Kraus e Arduin (1997), onde pequenos fragmentos de madeira foram retirados de cada amostra e colocados em frascos contendo uma solução macerante de ácidoacético glacial e peróxido de hidrogênio (1:1) recém preparada. Os frascos foram então lacrados e colocados em estufa a 60 ° C por 24 horas, ou até a completa dissociação das células. Em seguida, quando o material ficou semitransparente foi então lavado em água destilada, corado com Safranin a 1% (diluída em álcool etílico 50%) por 24 horas e montado em lâminas semipermanentes com glicerina 50%. A análise quantitativa foi realizada com 20 lâminas por indivíduo, para analisar o tamanho dos elementos de vasos no total foram fotografados 90 elementos de vasos por espécie utilizando o fotomicroscópio na objetiva de 100  $\mu\text{m}$ , tamanho dos elementos de vasos do xilema foram determinadas com a auxílio do software ImageJ.

### **3.5.4 Determinação da suculência da folha**

Para determinação da suculência foliar, 5 folhas totalmente expandida de cada espécie foram coletadas e imediatamente, acondicionada em saco plástico tipo “zip-lock”. Após a coleta as folhas foram hidratadas em baixa temperatura durante 24 horas na placa de reidratação foliar. Após esse processo, o pecíolo das folhas foi cortado para obtenção da massa foliar túrgida (MFT) é pesado com o auxílio de uma balança de precisão. Posteriormente, as folhas foram fotografadas para determinação da área foliar

usando o software (ImageJ) e colocadas na estufa por 60 ° C por 24 horas até a obtenção da massa seca constante. A relação entre massa túrgida, massa seca e área foliar foram utilizadas para determinar a suculência foliar (Rayner et al., 2016). Em seguida, a suculência foi calculada empregando-se a seguinte fórmula:

$$\text{Suculência foliar (g. m}^2\text{)} = \frac{\text{massa túrgida (g)} - \text{massa seca (g)}}{\text{Área foliar (m}^2\text{)}}$$

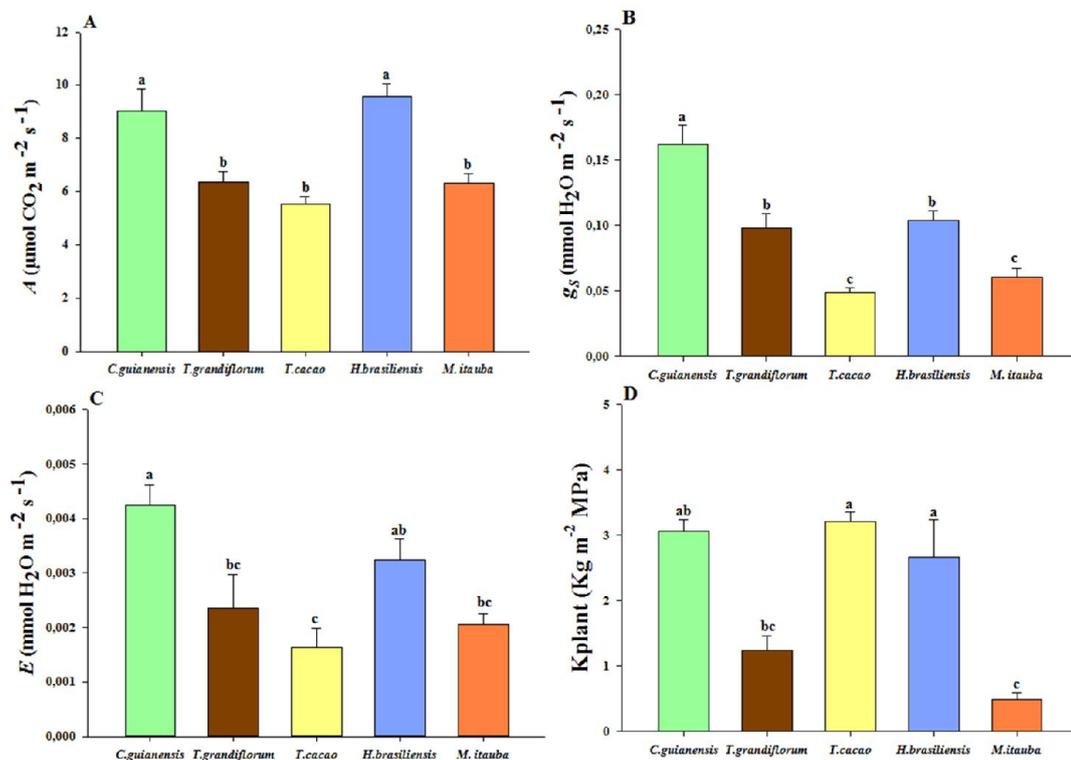
### **3.5.5 Análise Estatística**

Os parâmetros obtidos foram submetidos à análise de resíduos pelo teste de Shapiro-Wilk (normalidade,  $\alpha = 0,05$ ) e Bartlett (homogeneidade). Em seguida, os dados foram submetidos à análise de variância (ANOVA) e as médias comparadas utilizando o teste SNK (Student Newman Keuls) a 5% de probabilidade. As análises estatísticas foram realizadas utilizando-se o programa estatístico SISVAR 5.6 (DEX/UFLA).

## **4. RESULTADOS**

### **4.1 Trocas gasosas**

Em condições bem irrigadas *Carapa guianensis* e *Hevea brasiliensis* apresentaram as maiores taxas de assimilação líquida de carbono ( $A$ ) (Fig. 2A). Essa maior fixação de carbono foi consequência da maior  $g_s$  e resultou em uma maior taxa transpiratória (Fig. 2B e C). *Theobroma grandiflorum*, *Theobroma cacao* e *Mezilaurus itauba* obtiveram baixas taxas de assimilação líquida de carbono e transpiratórias, e menores valores de  $g_s$  observados no *T. cacao* e na *M. itauba*. Em relação à condutividade hidráulica do solo até as folhas ( $K_{plant}$ ), apenas o *T. grandiflorum* e *M. itauba* apresentaram baixos valores, o que pode ser um reflexo da menor taxa fotossintética nessas espécies (Fig. 2D).



**Figura 2** -Taxa de assimilação de carbono ( $A$ ) (A), Condutância estomática ( $g_s$ ) (B), Taxa transpiratória ( $E$ ) (C) e Condutividade hidráulica da planta ( $K_{plant}$ ) nas espécies *Carapa guianensis* (barra verde), *Theobroma grandiflorum* (barra marrom), *Theobroma cacao* (barra amarela), *Hevea brasiliensis* (barra azul) e *Mezilaurus itauba* (barra laranja). Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo o SNK ( $P \leq 0,05$ ).

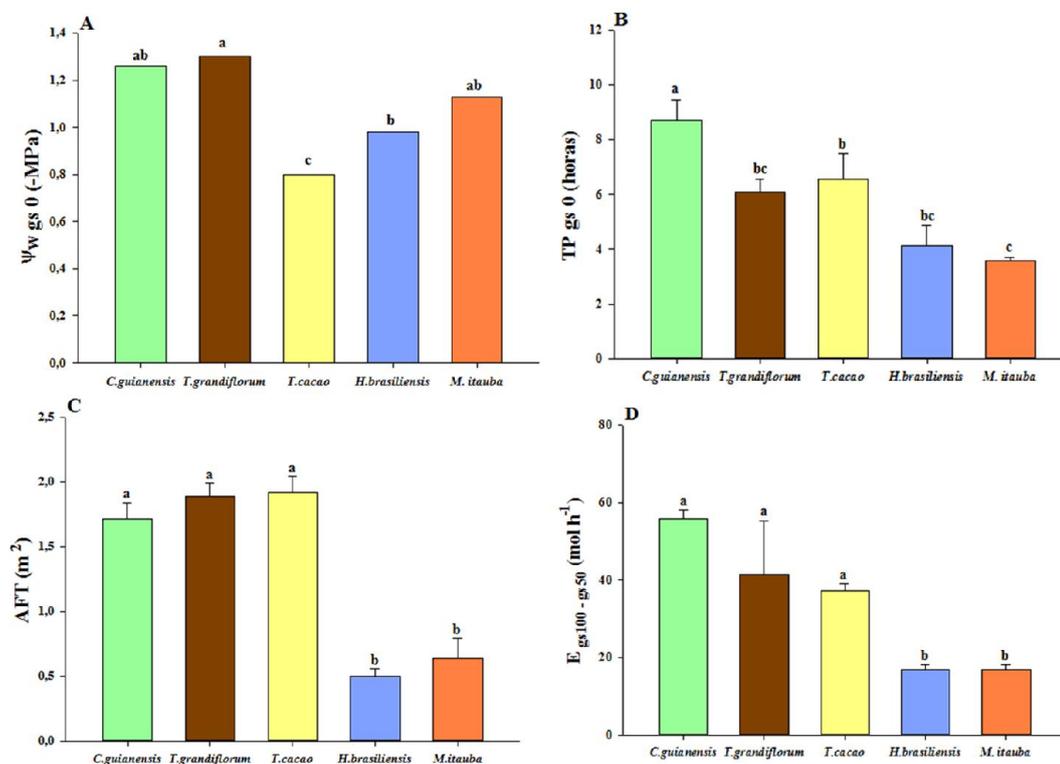
#### 4.2 Vulnerabilidade do xilema, conservação de água e a mortalidade vegetal

Embora *T. cacao* e *M. itauba* tenham apresentado os menores valores de  $g_s$  (Fig. 2C), apenas os estômatos de *T. cacao* apresentaram sensibilidade elevada à seca, com o completo fechamento estomático ocorrendo em  $\Psi_{wgs0} = -0.8$  MP (Fig. 3A). Para as demais espécies o fechamento estomático ocorreu apenas em potenciais hídricos mais negativos, sendo o menor valor observado no *T. grandiflorum*. É interessante observar, no entanto, que os estômatos do *T. cacao* não foram os primeiros a se fecharem, sendo que os estômatos da *M. itauba* se fecharam de forma mais rápida (Fig. 3B). Dessa forma, o fechamento estomático em um potencial hídrico mais positivo não foi suficiente para impedir a perda de água pelo *T. cacao*. Com efeito, o tempo despendido até o completo fechamento estomático, associado com a área foliar total (Fig. 3C), resultou em diferentes taxas de transpiração até que  $g_{s0}$  fosse atingida ( $E_{gs100-gs0}$ ), com os maiores valores sendo observados para *C. guianensis*, *T. cacao* e *T. grandiflorum* (Fig. 3D).

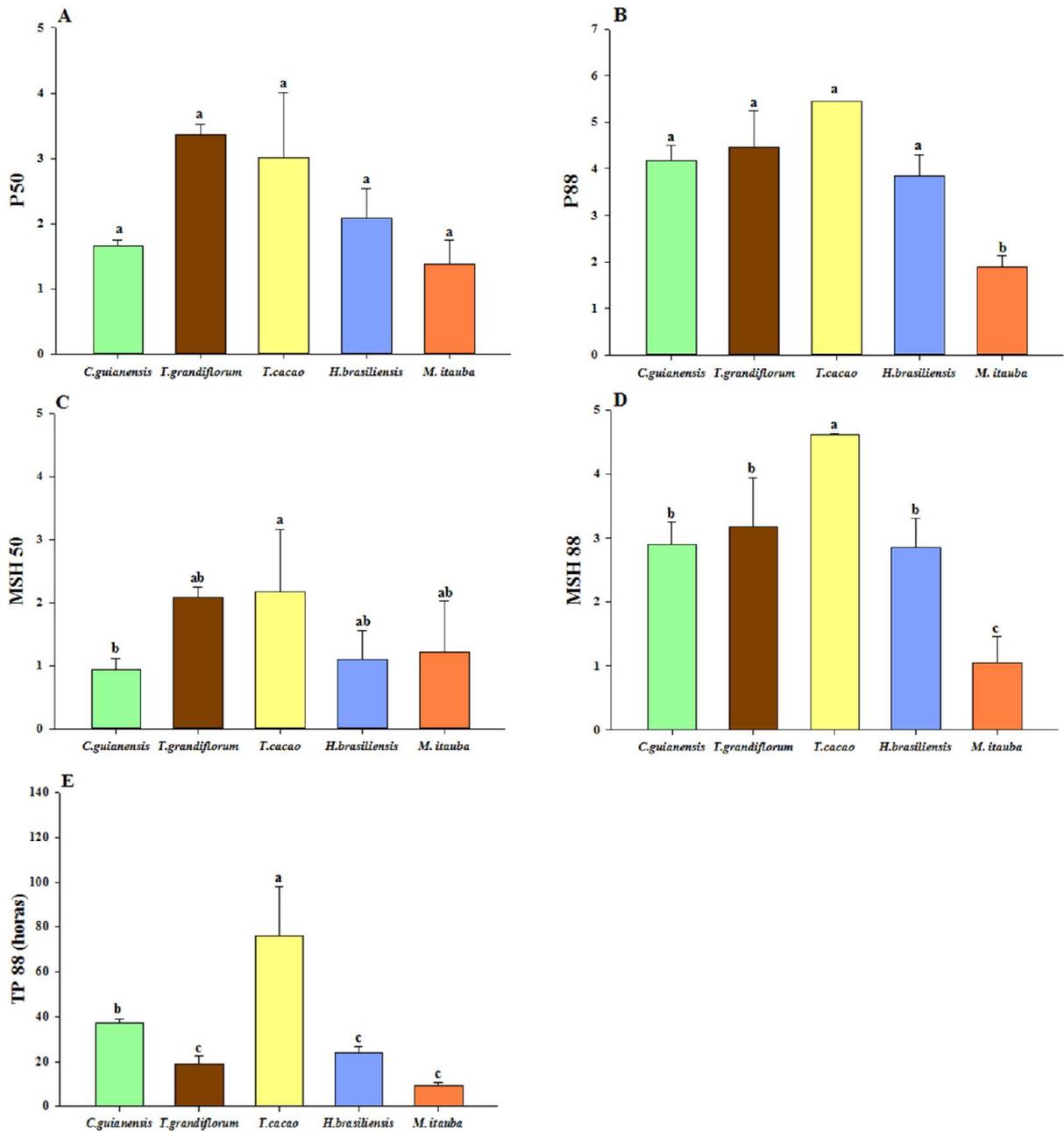
Visando avaliar a influência do comportamento estomático na mortalidade vegetal, os autores acompanharam, concomitantemente com o fechamento estomático, a ocorrência de embolismo no caule das plantas. Foi possível constatar que, com exceção da *M. itauba*, que foi mais vulnerável ao embolismo,

as demais espécies não diferiram entre si em relação à tolerância do xilema à seca (Fig. 4A e B), de forma que o fechamento estomático precoce foi responsável pela maior MSH<sub>50</sub> e MSH<sub>88</sub> no *T. cacao* (Fig. 4C e D). O tempo até que a planta atingisse a falha hidráulica catastrófica, por sua vez, variou entre as espécies, sendo maior para o *T. cacao*, seguido pela *C. guianensis* (Fig. 4E).

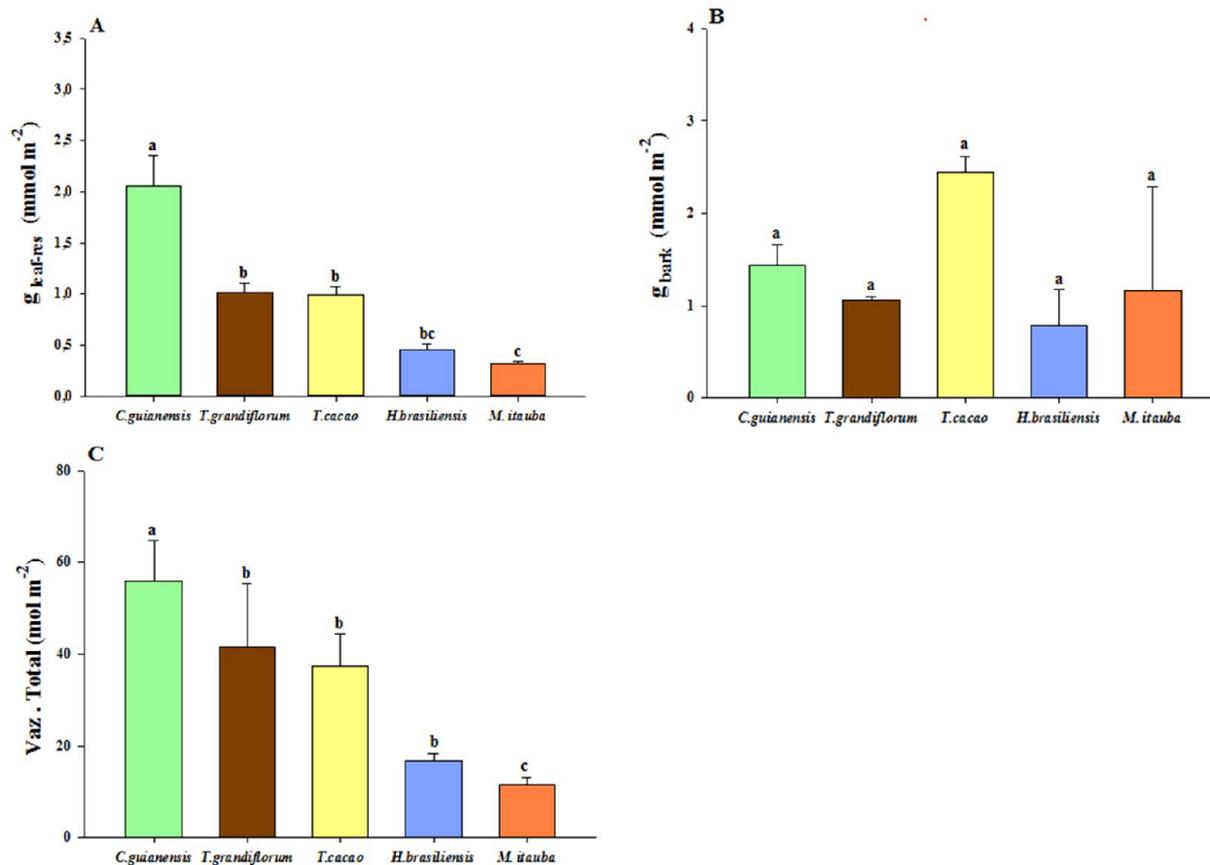
Uma vez que  $\Psi_{wgs0}$  no *T. cacao* apresentou valores mais positivos do que o de outras espécies, mas o total de água perdida através da transpiração até o fechamento estomático foi maior, os autores analisaram se outros mecanismos de perda de água teriam impacto no tempo desprendido até a mortalidade vegetal. Em relação a  $g_{leaf-res}$ , o *T. cacao* apresentou valores intermediários em relação as demais espécies avaliadas, sendo os maiores valores observados na *C. guianensis* e os menores para *M. itauba* (Fig. 5A), enquanto o  $g_{bark}$  não foi diferente em nenhuma das espécies (Fig. 5B). O vazamento total, que consiste na soma das 3 principais fontes de perda de água na planta ( $E_{gs100-gs0} + g_{leaf-res} + g_{bark}$ ) foi maior na *C. guianensis* e menor na *M. itauba*, com *T. cacao*, *T. grandiflorum* e *H. brasiliensis* apresentando valores intermediários (Fig. 5C).



**Figura 3** - Potencial hídrico (-MPa) no qual ocorreu o fechamento estomático ( $\Psi_{wgs0}$ ) (A), Tempo para atingir o fechamento estomático (TP<sub>gs0</sub>) (B), Área foliar total (AFT) (C) e Transpiração total até o fechamento estomático ( $E_{gs100-gs0}$ ) (D) nas espécies *Carapa guianensis* (barra verde), *Theobroma grandiflorum* (barra marrom), *Theobroma cacao* (barra amarela), *Hevea brasiliensis* (barra azul) e *Mezilaurus itauba* (barra laranja). Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo o SNK ( $P \leq 0,05$ ).



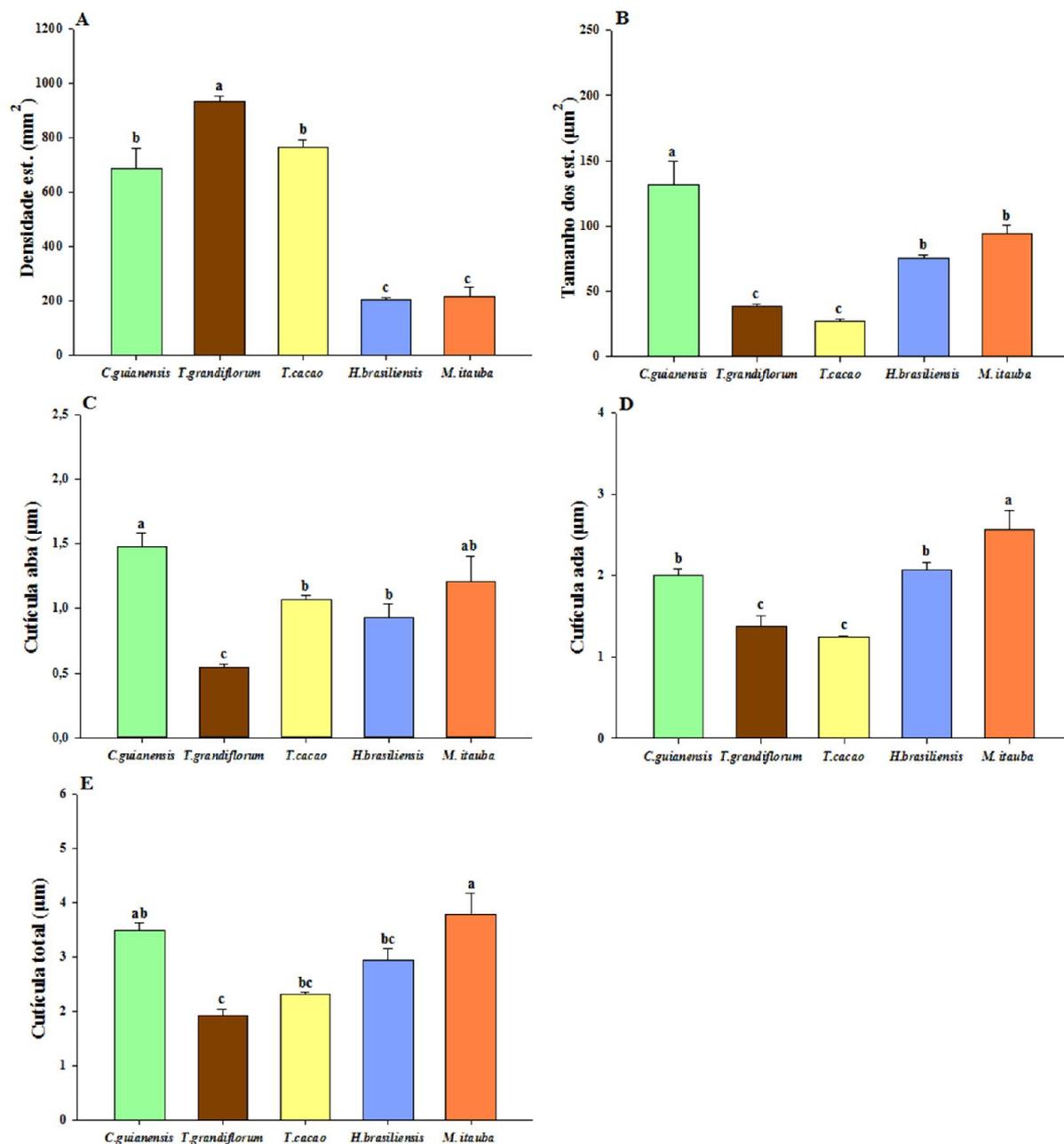
**Figura 4** - Potencial hídrico (-MPa) no qual as plantas perderam 50% da sua condutividade hidráulica ( $P_{50}$ ) (A), Potencial hídrico (-MPa) no qual as plantas perderam 88% da sua condutividade hidráulica ( $P_{88}$ ) (B), Margem de segurança hidráulica até atingir o  $P_{50}$  ( $MSH_{50}$ ) (C), Margem de segurança hidráulica para mortalidade ( $MSH_{88}$ ) (D), e Tempo para atingir a falha hidráulica letal ( $TP_{88}$ ) (E) nas espécies *Carapa guianensis* (barra verde), *Theobroma grandiflorum* (barra marrom), *Theobroma cacao* (barra amarela), *Hevea brasiliensis* (barra azul) e *Mezilaurus itauba* (barra laranja). Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo o SNK ( $P \leq 0,05$ ).



**Figura 5** - Transpiração residual da folha ( $g_{leaf-res}$ ) (A), Transpiração residual do caule ( $g_{bark}$ ) (B) e vazamento total (Vaz. total) (C) nas espécies *Carapa guianensis* (barra verde), *Theobroma grandiflorum* (barra marrom), *Theobroma cacao* (barra amarela), *Hevea brasiliensis* (barra azul) e *Mezilaurus itauba* (barra laranja). Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo o SNK ( $P \leq 0,05$ ).

### 4.3 Caracterização cuticular e estomática

Os parâmetros subjacentes à  $g_{leaf-res}$  foram avaliados através da caracterização da cutícula e dos estômatos de cada uma das espécies aqui estudadas. Em relação à densidade estomática, os menores valores foram apresentados por *M. itauba* e *H. brasiliensis*, seguidas por *C. guianensis*, *T. cacao* e *T. grandiflorum* (Fig 6A). O tamanho dos estômatos, por sua vez, foi maior para a *C. guianensis* e menor no *T. cacao* e no *T. grandiflorum*, enquanto *M. itauba* e *H. brasiliensis* apresentaram valores intermediários (Fig. 6B). A espessura da cutícula variou consideravelmente dependendo da face foliar avaliada (Fig. 6C e D) e a maior espessura total foi observada para *M. itauba* e *C. guianensis* (Fig. 6E).

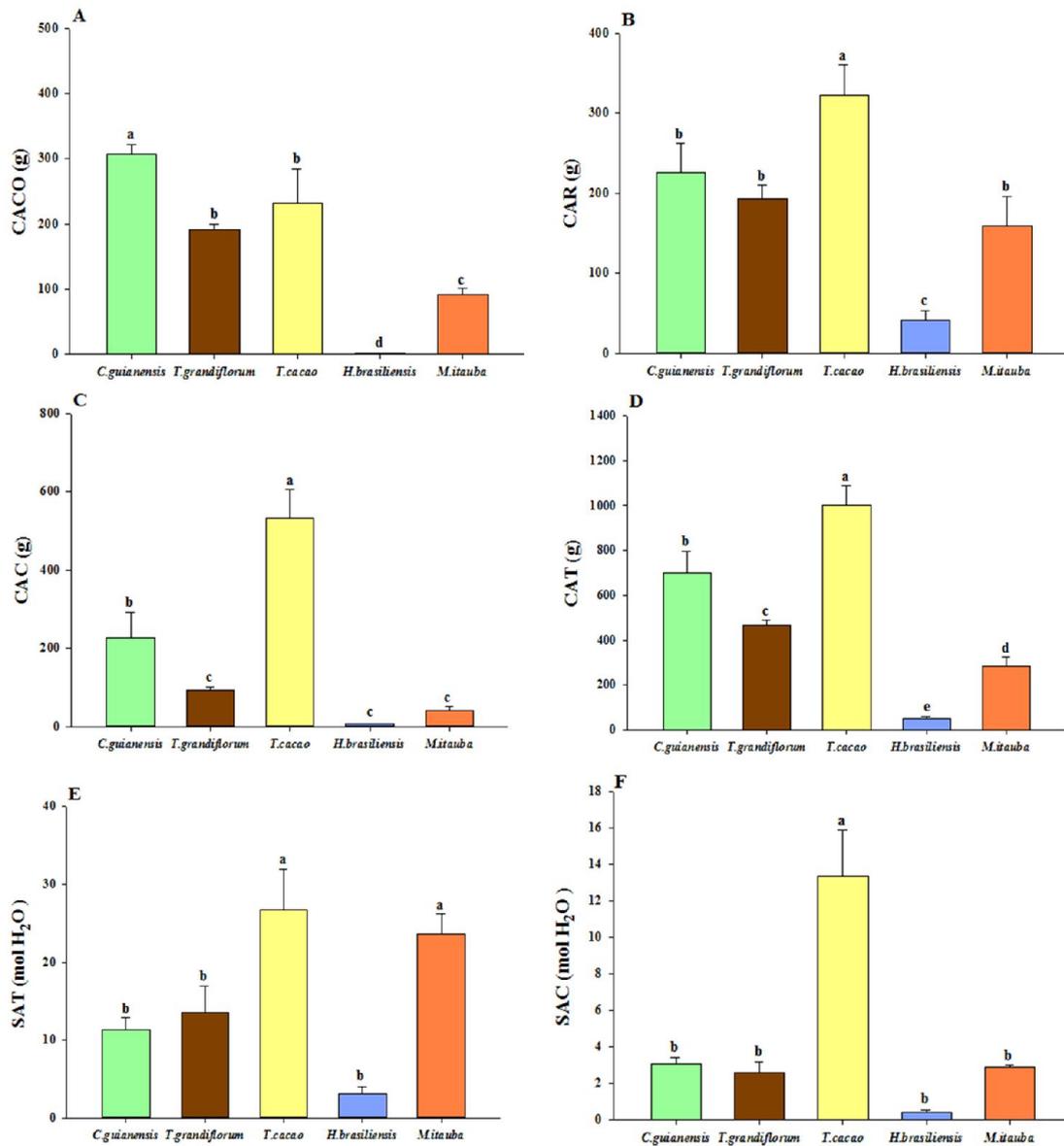


**Figura 6** – Densidade estomática (A), Tamanho dos estômatos (B), Espessura da cutícula abaxial (C), Espessura da cutícula adaxial (D) e Espessura da cutícula Total (E), nas espécies *Carapa guianensis* (barra verde), *Theobroma grandiflorum* (barra marrom), *Theobroma cacao* (barra amarela), *Hevea brasiliensis* (barra azul) e *Mezilaurus itauba* (barra laranja). Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo o SNK ( $P \leq 0,05$ ).

#### 4.4 Acúmulo de água pelas plantas

Os autores avaliaram se o conteúdo de água armazenado na copa (CACO, Fig. 7A), na raiz (CAR, Fig. 7B) e no caule (CAC, Fig. 7C) foram diferentes entre as espécies. Enquanto *C. guianensis* apresentou maior CACO, o *T. cacao* acumulou mais água no caule e na raiz, apresentando, por conseguinte, maior acúmulo de água total (CAT, Fig 7D). Os menores valores de CAT foram observados na *H. brasiliensis* e *M.*

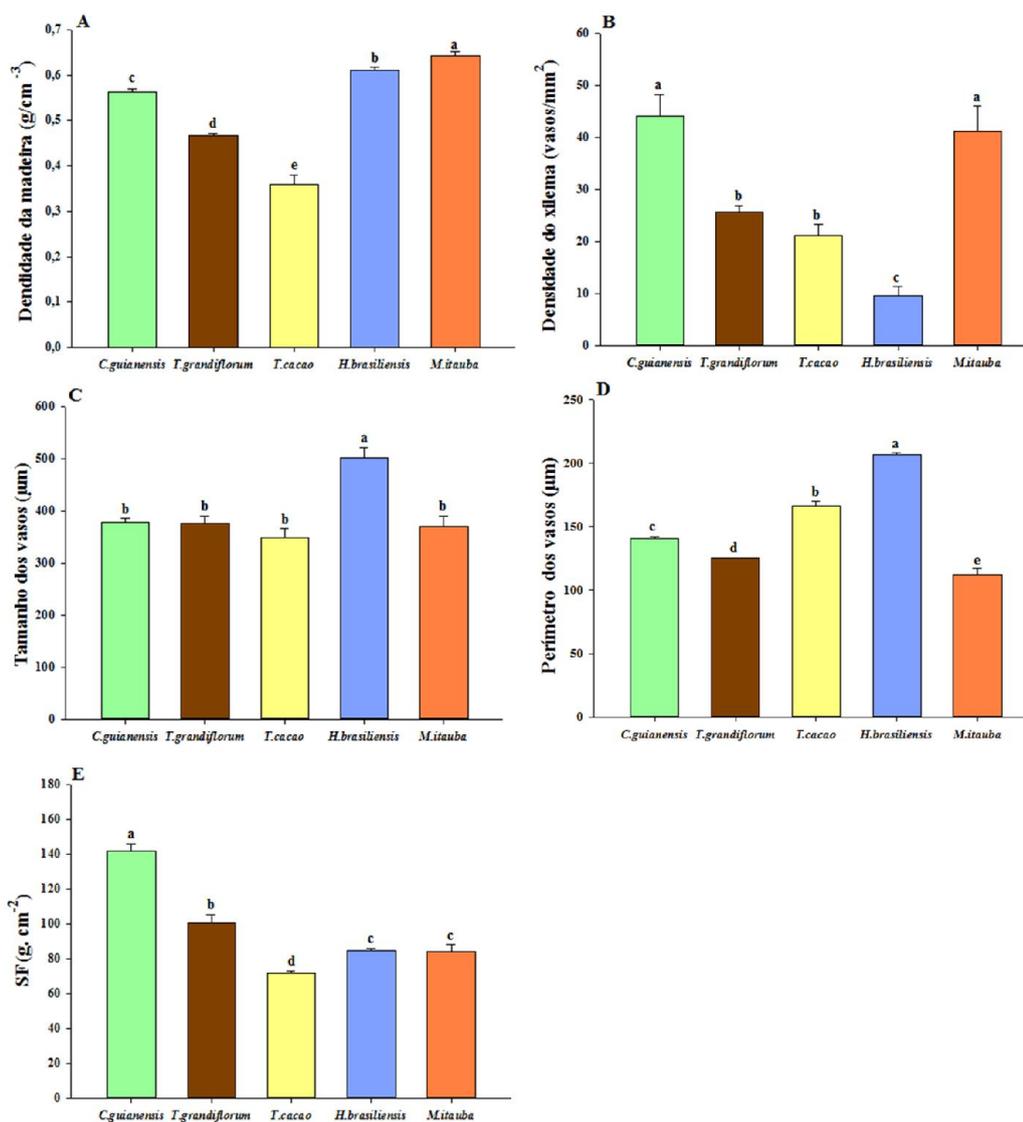
*itauba*. A fim de determinar o balanço de água nas plantas durante a desidratação, os autores calcularam o saldo de água total (SAT) e o saldo de água no caule (SAC), aqui definidos, respectivamente, como a razão entre o CAT e o vazamento total ( $(CAT/(E_{gs100-gs0} + g_{leaf-res} + g_{bark}))$ ) e a razão entre CAC e o vazamento total ( $CAC/(E_{gs100-gs0} + g_{leaf-res} + g_{bark})$ ). O caule foi isolado por ser o órgão que mais contribuiu com o CAT e o órgão mais comumente apontado na literatura como sendo importante para liberar água para o restante da planta. *T. cacao* e *M. itauba* apresentaram os maiores valores de SAT, enquanto o maior SAC foi observado apenas no *T. cacao* (Fig. 7E e F).



**Figura 7** - Conteúdo de água na copa (CACO) (A), na raiz (CAR) (B), no caule (CAC) (C), Conteúdo de água total (CAT) (D), Saldo de água total (SAT) (E) e Saldo de água caule (SAC) (F) nas espécies *Carapa guianensis* (barra verde), *Theobroma grandiflorum* (barra marrom), *Theobroma cacao* (barra amarela), *Hevea brasiliensis* (barra azul) e *Mezilaurus itauba* (barra laranja). Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo o SNK ( $P \leq 0,05$ ).

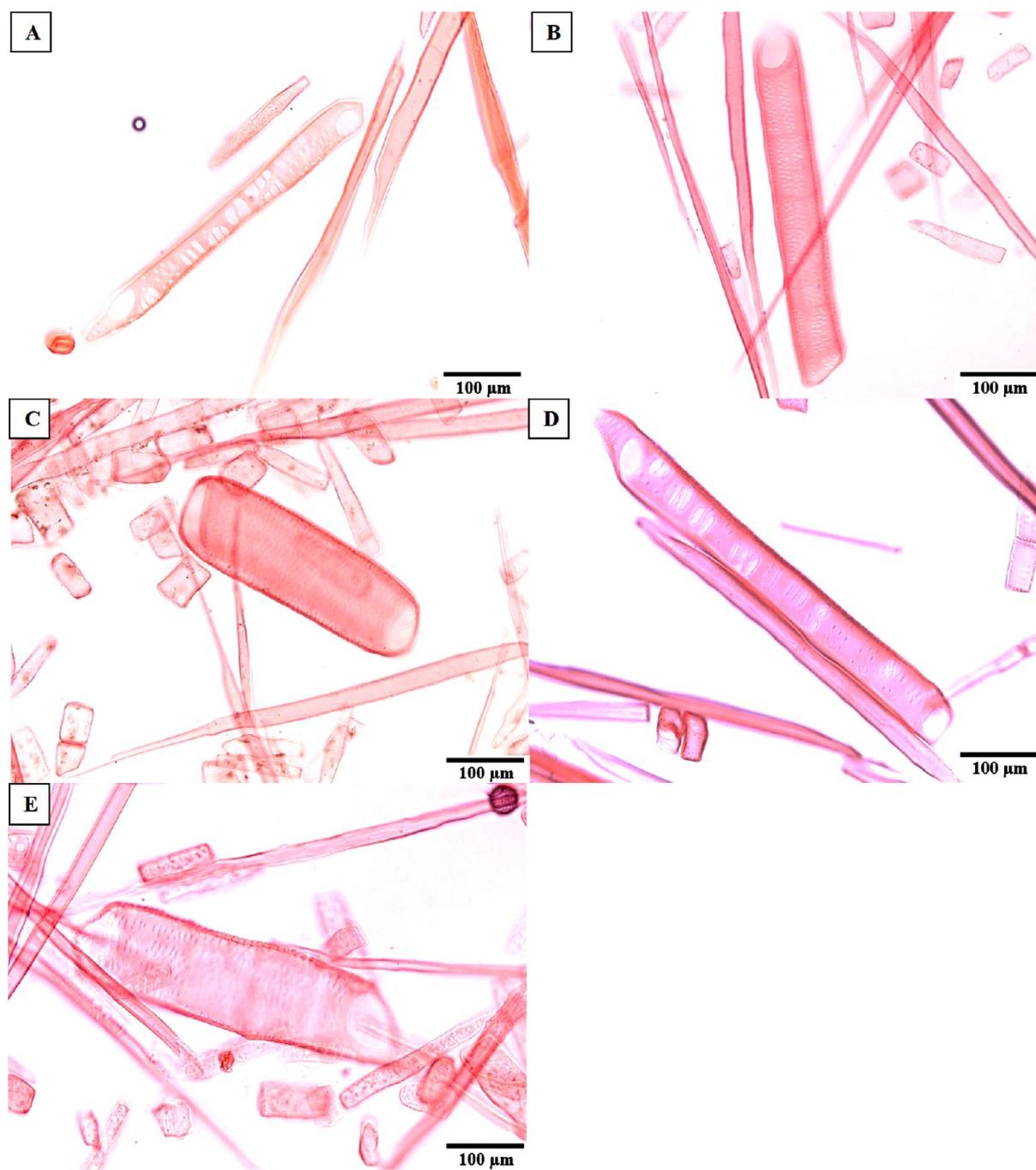
#### 4.5 Determinantes do acúmulo de água nas folhas e no caule

Caracteres das folhas e dos caules foram avaliados a fim de verificar a sua influência sobre a quantidade de água acumulada pelas espécies. Em relação ao caule, observou-se que o *T. cacao* apresentou a menor densidade da madeira, enquanto os maiores valores foram observados na *M. itauba* e na *H. brasiliensis* (Fig. 8A). As características anatômicas da madeira variaram bastante entre as espécies avaliadas, com a menor densidade de vasos na *H. brasiliensis*, seguida por *T. cacao* e *M. itauba* (Fig 8B). Em relação ao comprimento e ao diâmetro dos vasos (Fig. 8C e D), os maiores valores foram apresentados pela *H. brasiliensis*. A suculência foliar, por outro lado, foi consideravelmente maior na *C. guianensis*, enquanto o *T. cacao* apresentou a menor suculência (Fig. 8E).

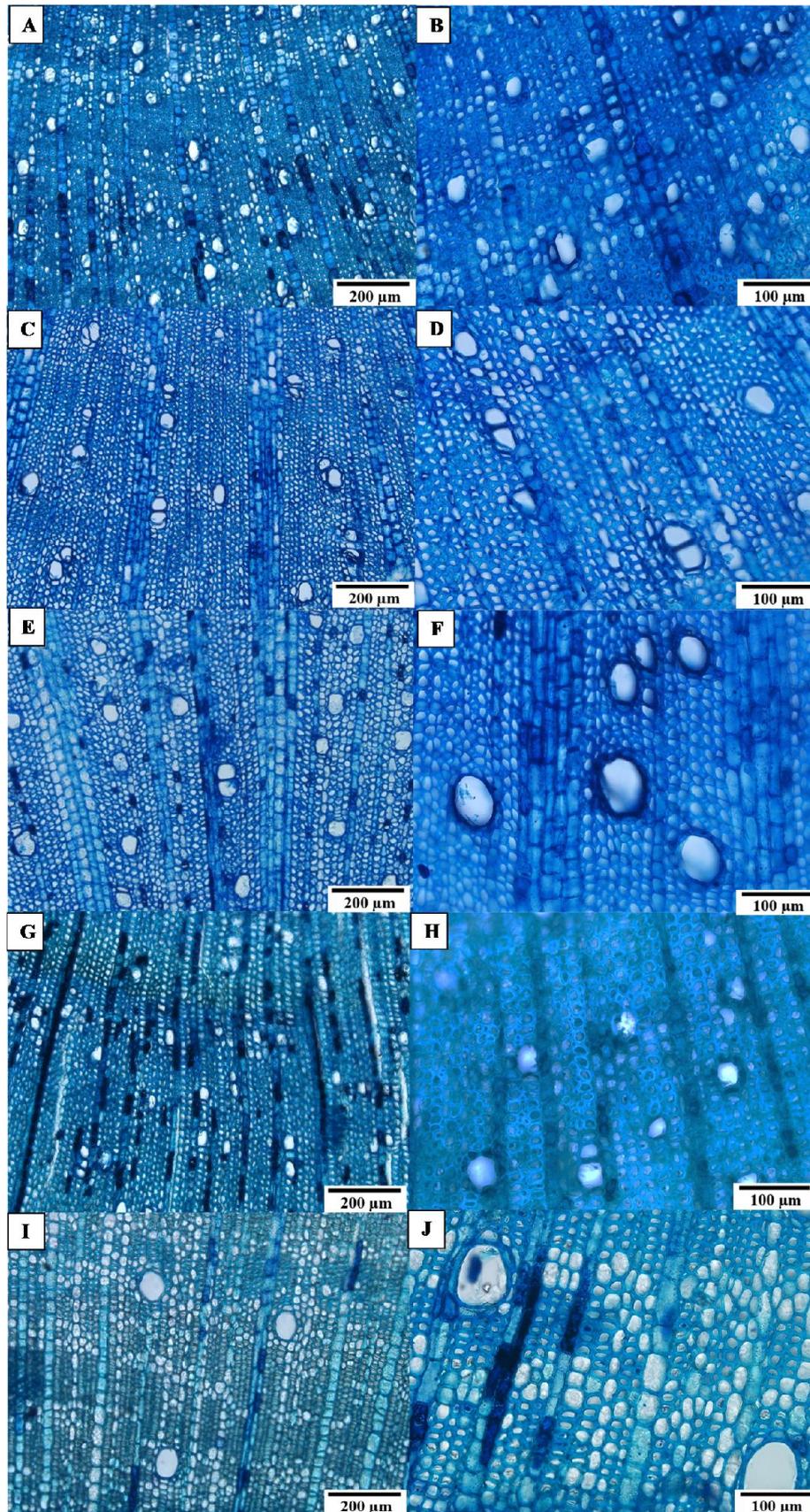


**Figura 8** - Densidade da madeira (A), Densidade do xilema (B), tamanho dos vasos do xilema (C), e Perímetro dos vasos do xilema (D), Suculência foliar (E) nas espécies *Carapa guianensis* (barra verde), *Theobroma grandiflorum* (barra marrom), *Theobroma cacao* (barra amarela), *Hevea brasiliensis* (barra

azul) e *Mezilaurus itauba* (barra laranja). Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo o SNK ( $P \leq 0,05$ ).



**Figura 9** – Macerado de material caulinar apresentando fibras e vasos das espécies *Carapa guianensis* (A), *Theobroma grandiflorum* (B), *Theobroma cacao* (C), *Mezilaurus itauba* (D), *Hevea brasiliensis* (E), Barra de escala: 200 µm e 100 µm.



**Figura 10** - Anatomia da madeira em seção transversal de espécies do domínio Amazônia. *Carapa guianensis* (A-B), *Theobroma grandiflorum* (C-D), *Theobroma cacao* (E-F), *Mezilaurus itauba* (G-H),

## 5. DISCUSSÃO

Diferentes modelos de mudanças climáticas preveem redução na precipitação nas próximas décadas em praticamente todo o território brasileiro, incluindo habitats que hoje apresentam alta pluviosidade, como é o caso da Amazônia (Gomes et al., 2019). Caso essas previsões se concretizem, a redução na precipitação irá gerar um incremento sem precedentes na frequência e na intensidade de eventos de seca, o que pode ocasionar a perda da resiliência do ecossistema e a substituição de espécies vegetais. Sendo o embolismo um dos principais determinante da morte de espécies florestais expostas à seca (Choat et al., 2012) e diversos autores têm se baseado na vulnerabilidade do xilema à cavitação para prever o grau de tolerância de órgãos vegetais ao déficit hídrico (Hochberg et al., 2017; Johnson et al., 2018; Cardoso et al., 2020). Neste estudo nós avaliamos caracteres morfoanatômicos e fisiológicos que determinam o acúmulo e a conservação de água em cinco espécies da Amazônia, bem como a vulnerabilidade do xilema ao embolismo e o tempo para a mortalidade associada à falha hidráulica, objetivando fornecer uma visão mais abrangente dos principais determinantes da mortalidade vegetal. As espécies avaliadas apresentaram diferenças na tolerância ao embolismo e diferentes estratégias de armazenamento e conservação de água, o que culminou em variações no tempo de desidratação decorrido até que cada espécie atingisse potenciais hídricos potencialmente letais. Os resultados observados provavelmente têm correlação com o ambiente onde as espécies evoluíram e tem grandes implicações no atual cenário de alterações nos padrões de precipitação.

### **Fotossíntese versus transpiração: diferentes estratégias do uso da água em plantas da Amazônia e sua relação com a sensibilidade estomática à desidratação**

Plantas terrestres enfrentam constantemente um dilema entre a produção de carboidrato e a manutenção da hidratação dos tecidos vegetais, sendo os estômatos essenciais na regulação dos dois processos. Com efeito, os estômatos atuam como uma válvula que regula as trocas gasosas entre a folha e a atmosfera, desempenhando um balanço entre o fluxo de  $\text{CO}_2$  para atividade fotossintética e a saída de vapor d'água durante a transpiração (Daszkowska-Golec e Szarejko, 2013). Dentre as plantas analisadas, *Carapa guianensis* e *Hevea brasiliensis* apresentaram as maiores taxas fotossintéticas e, conforme esperado, apresentaram também maior  $g_s$  (Fig. 2A-B), com consequentes altas taxas transpiratórias (Fig. 2C). Diversos estudos já demonstraram que as taxas de  $g_s$  e, consequentemente, de fotossíntese, estão diretamente relacionadas com a capacidade de uma planta em transportar água das raízes até os tecidos transpirantes, existindo uma correlação entre a condutividade hidráulica da planta ou da folha e as trocas gasosas (Blackman et al., 2019; Siddiq et al., 2019; Zhu et al., 2021). Esse balanço entre fotossíntese e transporte de água mostrou-se parcialmente verdadeiro nesse trabalho, uma vez que, embora as plantas com

maior assimilação líquida de carbono *Hevea brasiliensis* e *Carapa guianensis* tenham efetivamente apresentado maior  $K_{plant}$ , o *Theobroma cacao* também apresentou altas taxas de condutividade hidráulica, a despeito da baixa assimilação de carbono e  $g_s$  (Fig. 2D). Já foi observado que algumas plantas não apresentam correlação entre a condutividade hidráulica da folha e a fotossíntese, sugerindo que algumas espécies apresentam maior suprimento hidráulico do que é necessário para a assimilação de carbono (Yao et al., 2020). Essa estratégia pode auxiliar a sobrevivência das plantas em condições de privação hídrica, permitindo, por exemplo, que a planta se recupere rapidamente com eficiente transporte de água após eventos de seca ou permitindo transporte de água de tecidos de armazenamento para as superfícies transpirantes, evitando assim a ocorrência de embolismo.

O fechamento estomático precoce, quando o potencial hídrico ainda está alto, tem sido apontado como uma estratégia importante para prevenir o desenvolvimento de tensões muito negativas no xilema, evitando assim a ocorrência de cavitação. É interessante observar que *Theobroma cacao* foi uma das espécies que apresentou menor  $g_s$  em condições irrigadas e, quando exposta à desidratação, apresentou também maior sensibilidade estomática, aqui definida como o potencial hídrico no qual o fechamento estomático ocorreu completamente ( $\Psi_{wgs0} = -0.8$  MP, Fig. 3A). Com efeito, Martin-StPaul et al. (2017) observaram, por meio da modelagem de dados, que quando o fechamento estomático ocorre precocemente, antes da ocorrência de embolismo em maior escala ( $\Psi_{wgs0} = \Psi_{12}$ ), o tempo médio de sobrevivência das plantas aumenta de forma substancial. Cabe ressaltar, no entanto, que embora o  $\Psi_{wgs0}$  tenha sido mais positivo em *T. cacao* do que nas outras espécies, o tempo decorrido desde o início da desidratação até o completo fechamento estomático foi maior em *T. cacao* do que nas espécies *Mezilaurus itauba* e *Hevea brasiliensis* (Fig. 3B). Esse fator, associado à maior área foliar que é característica da espécie, resultou em maior perda de água pelos estômatos em *T. cacao* até que  $\Psi_{wgs0}$  fosse atingido ( $E_{gs100-gs0}$ , Fig. 3D). Padrão oposto foi apresentado *M. itauba* tanto o tempo para o fechamento estomático quanto  $E_{gs100-gs0}$  foram consideravelmente menores nessa espécie quando comparadas com *T. cacao* e, mesmo assim,  $\Psi_{wgs0}$  foi mais negativo. Essas observações, aparentemente contraintuitivas, levantam duas questões principais, as quais tentaremos responder nas seções subsequentes: *i*) a maior sensibilidade estomática de *T. cacao* teve algum efeito para retardar a falha hidráulica letal, visto que a maior sensibilidade não resultou em menor perda de água? E *ii*) como a planta conseguiu manter maior potencial hídrico se a perda de água foi maior do que em outras espécies?

### **A maior sensibilidade estomática é capaz de retardar a ocorrência de falha hidráulica letal?**

Visando avaliar se a maior sensibilidade do estômato de *T. cacao* foi eficaz em retardar a morte desencadeada por falha hidráulica, os autores acompanharam, concomitantemente com o fechamento estomático, a ocorrência embolismo no caule das plantas. Foi possível constatar que, embora a maioria das

espécies com exceção da *M. itauba* não diferissem entre si em relação à tolerância do xilema à seca (Fig. 4A e B), o fechamento estomático precoce foi responsável pela maior  $MSH_{88}$  em *T. cacao* (Fig. 4D), planta que também apresentou o maior tempo gasto para atingir  $P_{88}$  (Fig. 4E); *M. itauba*, por outro lado, embora apresentasse  $P_{88}$  mais positivo, não diferiu em relação ao tempo para a mortalidade em relação à *H. brasiliensis* ou *T. grandiflorum*. Esses resultados reforçam a observação feita por Martin-StPaul et al. (2017) de que a resistência ao embolismo *per se* tem apenas um impacto marginal na sobrevivência em condições de seca, sendo insuficiente para aumentar a sobrevivência a menos que venha acompanhada de outros fatores, como um fechamento estomático precoce (Martin-StPaul et al., 2017). Dessa forma, embora os parâmetros de  $P_{50}$  e  $P_{88}$  sejam importantes para caracterizar a ocorrência de embolismo, isoladamente eles não são eficazes para prever quando a falha hidráulica irá ocorrer e, portanto, devem ser utilizados em conjunto com outros traços funcionais.

Para todas as espécies, com exceção da *M. itauba*, o  $\Psi_{wgs0}$  foi muito superior ao  $P_{50}$ , reforçando os resultados encontrados por outros estudos que mostram que o completo fechamento estomático ocorre muito antes do surgimento de embolismo no xilema (Brodrribb et al., 2013; Hochberg et al., 2017; Choat et al., 2018; Creek et al., 2020). Dessa forma, não há nenhuma incongruência na observação de que o *T. cacao* foi a planta que demorou maior período para fechar os estômatos e, ainda assim, manteve baixos níveis de embolismo por várias horas após o início da desidratação. É curioso, no entanto, o fato de que essa espécie conseguiu manter um potencial hídrico mais positivo e demorou mais tempo para atingir  $P_{88}$  mesmo com maior perda de água pelos estômatos abertos (Fig. 3D; 4E). Para aprofundar nessa questão, os autores estimaram o impacto de  $g_{leaf-res}$  e  $g_{bark}$  na conservação de água na planta. O  $g_{leaf-res}$  consiste a perda de água que ocorre antes e após o fechamento estomático através das células da epiderme e da cutícula e representa uma fonte inevitável de perda de água para a atmosfera, com grande impacto nas estratégias de uso e conservação de água entre as espécies (Martin-St Paul et al., 2017). O  $g_{leaf-res}$  representa, portanto, um traço determinante para a sobrevivência das plantas em condições de déficit hídrico, sendo que espécies que apresentam menor transpiração residual tendem a apresentar maior hidratação dos tecidos quando expostas à seca (Brodrribb et al., 2014; Machado et al., 2021). De forma similar, a perda de vapor d'água pela casca ( $g_{bark}$ ), conquanto seja raramente avaliada, também representa um vazamento constante de água, mesmo quando a transpiração estomática cessa. Cabe considerar, portanto, que embora  $g_{leaf-res}$  e  $g_{bark}$  contribuam com uma perda de água muito pequena para a atmosfera quando  $g_s$  é alta, em plantas submetidas à seca esses “vazamentos” estão associados a aumentos na mortalidade (Wolfe et al., 2020). Em relação a  $g_{leaf-res}$ , o *T. cacao* apresentou valores intermediários quando comparado as demais espécies avaliadas (Fig. 5A), sendo o maior  $g_{leaf-res}$  observado em *C. guianensis* e o menor na *M. itauba* e *H. brasiliensis*. A perda de vapor d'água pela casca (Fig. 5B), por sua vez, não diferiu entre nenhuma das espécies. Como resultado, o *T. cacao* apresentou vazamento intermediário de água em comparação com as outras espécies estudadas (Fig. 5C).

A *M. itauba* foi a única espécie que diferiu do padrão largamente observado de que o fechamento estomático ocorre antes do início do embolismo (Hochberg et al., 2017; Choat et al., 2018; Creek et al., 2020). Nessa espécie, os estômatos se fecharam apenas quando o embolismo já havia se propagado pela planta, com  $\Psi_{\text{wgs0}}$  próximo a  $P_{50}$  (Fig. 3A; 4A). Mesmo assim, e mesmo com o xilema dessa planta sendo mais vulnerável ao embolismo (Fig. 4B), o tempo para mortalidade na *M. itauba* não diferiu de *T. grandiflorum* e *H. brasiliensis*, espécies que fecharam o estômato de forma mais precoce e que tiveram  $P_{88}$  mais negativo. É provável, portanto, que na *M. itauba* o menor vazamento total, em associação com outros fatores, como possíveis reservas internas de água, tenham contribuído para retardar a mortalidade em comparação com as outras plantas.

Considerando que não foram observadas alterações no  $g_{\text{bark}}$  entre as espécies, os autores avaliaram apenas os fatores normalmente apontados como sendo determinantes de  $g_{\text{leaf-res}}$ , avaliando a espessura da cutícula e as características estomáticas. De acordo com Machado et al. (2021), vazamentos de água através dos estômatos fechados tem um grande impacto em  $g_{\text{leaf-res}}$  e são maiores quanto maior for a densidade estomática e menor o tamanho dos estômatos. Resultados semelhantes foram obtidos no presente estudo, já que *M. itauba* e *H. brasiliensis* foram as espécies que apresentaram menor  $g_{\text{leaf-res}}$  (Fig. 5A), também apresentaram menor densidade estomática e tamanho intermediário de estômatos (Fig. 6A e B). Em relação a espessura da cutícula, por outro lado, não foi possível observar um padrão claro. Tem sido hipotetizado que cutículas mais espessas seriam mais eficientes para evitar o vazamento de água através da epiderme, mas a *C. guianensis*, a despeito dos altos valores de  $g_{\text{leaf-res}}$ , apresentou espessura da cutícula similar à de *M. itauba* e *H. brasiliensis* (Fig. 6E). Vários outros estudos realizados com numerosas espécies também não encontraram correlação entre a espessura da cutícula e a transpiração residual (Sánchez et al., 2001; de Dios et al., 2015; Jetter e Riederer, 2016; Machado et al., 2021), tendo sido apontado que a composição da cutícula pode ser mais determinante do que a sua espessura para explicar variações em  $g_{\text{leaf-res}}$  (Bueno et al., 2019; Machado et al., 2021).

### **Manutenção do potencial hídrico e retardo do embolismo: uma análise sobre o conteúdo de água nas plantas**

Em solos muito secos, quando a absorção de água pelas raízes não é mais possível, o conteúdo de água armazenado na planta pode representar um importante fator para a sobrevivência vegetal, uma vez que a liberação da água armazenada auxilia a tamponar flutuações no potencial hídrico e retarda a ocorrência de embolismo (Lo Gullo e Salleo, 1992; Borchert e Pockman, 2005; Schloz et al., 2011; Carrasco et al., 2015). A extensão com a qual a água armazenada é utilizada para repor a água perdida pela planta varia grandemente de acordo com a espécie vegetal (Ziemińska et al., 2020). A análise de um grande número de espécies, com valores variáveis de  $P_{50}$  e capacitância, demonstrou que em plantas mais vulneráveis ao embolismo ( $P_{50} = -4$  Mpa ou superior), as quais se assemelham às espécies aqui estudadas. A capacitância

tende a ser maior e, provavelmente, tem maior influência sobre a sobrevivência vegetal do que características estruturais do xilema que diretamente diminuem a vulnerabilidade ao embolismo (Scholz et al., 2011). Até o momento, no entanto, relativamente poucos estudos consideram o armazenamento de água como um determinante da mortalidade em plantas submetidas à seca (Choat et al., 2018).

Neste estudo, *T. cacao*, a planta que apresentou maior tempo para atingir a falha hidráulica catastrófica, apresentou o maior armazenamento de água na planta (Fig. 7D), principalmente como resultado do alto conteúdo de água na no caule (Fig. 7C). De forma similar a *C. guianensis*, espécie que também atingiu  $P_{88}$  mais tardiamente, apresentou o segundo maior acúmulo de água, indicando um padrão entre conteúdo de água acumulado pela planta e a sobrevivência vegetal. A existência desse reservatório interno de água explica como o *T. cacao* conseguiu manter seus estômatos abertos por mais tempo e, ainda assim, apresentar maior  $\Psi_{wgs0}$  e maior longevidade após o início da desidratação. Cabe ressaltar, ainda, que embora no presente trabalho não tenha sido possível determinar diretamente a capacitância, o conteúdo de água e a densidade da madeira são os principais preditores deste processo (Ziemińska et al., 2020). Dessa forma os resultados obtidos indicam que o *T. cacao*, além de acumular uma maior quantidade de água, também tem maior capacitância.

A quantidade e a importância da água acumulada pelas plantas para tamponar flutuações de potencial hídrico aumenta com o tamanho da árvore (Phillips et al., 2003; Scholz et al., 2011). É possível, portanto, que em plantas adultas de *T. cacao* a importância do conteúdo de água armazenado no caule seja ainda mais determinante para retardar a ocorrência de falha hidráulica. Neste estudo foram utilizadas mudas das plantas da Amazônia e o resultados demonstram o potencial da água armazenada para aumentar a sobrevivência de plantas jovens, dados que tem grande impacto para o aprimoramento de projetos de reflorestamento vegetal e também para entender os riscos de mortalidade aos quais as espécies estão expostas durante processos de regeneração natural das florestas.

A mortalidade vegetal é um processo complexo e, dificilmente, pode ser explicada por um único parâmetro. Dessa forma, embora os processos responsáveis pela perda de água pelas plantas ( $E_{gs100-gs0}$ ,  $g_{leaf-res}$  e  $g_{bark}$ ) não tenham, isoladamente, apresentado um padrão claro que se relacione com o tempo para a falha hidráulica, os autores avaliaram se as espécies diferiram entre si em relação à razão entre quantidade de água acumulada (CAT ou CAC) e os vazamentos totais ( $E_{gs100-gs0} + g_{leaf-res} + g_{bark}$ ). Embora *T. cacao* e *M. itauba* tenha apresentado maiores razões entre quantidade de água total e vazamentos totais (saldo total, Fig 7E), apenas o *T. cacao* apresentou maior valor quando foi considerada a quantidade de água no caule e os vazamentos totais (saldo do caule, Fig. 7F). Esses dados explicam o tempo para falha hidráulica catastrófica observado tanto no *T. cacao* quanto na *M. itauba*. No caso do *T. cacao*, esse dado soma-se a outros aqui apresentados para explicar como a planta manteve a hidratação dos tecidos e apresentou maior  $\Psi_{wgs0}$ . Em relação à *M. itauba*, observa-se que essa espécie teve xilema mais vulnerável ao embolismo, fechou os estômatos tardiamente e, ainda assim, o tempo para mortalidade associada à falha hidráulica foi

o mesmo de outras plantas, como *T. grandiflorum* e *H. brasiliensis*. Ao contrário da *T. grandiflorum* e *H. brasiliensis*, no entanto, a *M. itauba* teve baixo vazamento total, o que permitiu conservar água após o fechamento estomático, e armazenou quantidades intermediárias de água, fatores que, em conjunto, resultaram em um saldo hídrico mais positivo e aumentaram a sobrevivência da espécie a despeito das características do xilema. Por conseguinte, os resultados indicam que é o balanço entre processos de tolerância do xilema, conservação e acúmulo de água que, em conjunto, determinam a ocorrência de falha hidráulica e, portanto, o tempo para a mortalidade vegetal.

Uma vez que o conteúdo de água nas plantas aparentemente foi um fator preponderante para retardar a falha hidráulica catastrófica, os autores avaliaram traços funcionais tradicionalmente apontados como determinantes da quantidade de água armazenada e/ou liberada pelos tecidos (Carrasco et al., 2015; Schloz et al., 2011; Ziemińska et al., 2020). O *T. cacao* foi a espécie que apresentou menor densidade da madeira (Fig. 8A), característica que tem sido associada tanto com o alto armazenamento de água quanto com a alta capacitância (Simpson, 1993; Carrasco et al., 2015; Ziemińska et al., 2020). Diferenças na densidade da madeira está relacionado com diferenças anatômicas, sendo que o tamanho e o número dos elementos de vaso são os principais determinantes e tendem a ser inversamente proporcionais à densidade (Leal et al., 2011; Apgaua et al., 2015). Com efeito, o *T. cacao* apresentou baixo número de vasos por unidade de área e vasos com diâmetros intermediários (densidade de vasos, Fig. 8 B e C), os quais provavelmente contribuíram para o maior conteúdo de água no caule dessa espécie. Em relação à folha, observou-se que a *C. guianensis*, planta que apresentou maiores reservas de água na copa, apresentou elevada suculência foliar, característica que favorece o armazenamento de água (Fig. 8E). Com efeito, folhas com alta suculência normalmente apresentam tecidos com células com paredes finas e grandes vacúolos, fatores que, em conjunto, permitem que a célula armazene um maior conteúdo hídrico. (Mantovani, 1999).

## 6. CONCLUSÕES

Quando tomados em conjunto, os dados aqui apresentados permitem observar que o balanço entre três diferentes fatores é determinante para retardar a falha hidráulica catastrófica e, conseqüentemente, a morte da planta: a resistência do xilema ao embolismo, o acúmulo de água e a conservação de água. A importância relativa de cada fator, no entanto, varia de acordo com a espécie. Com efeito, o *T. cacao* sobreviveu por mais tempo que todas as outras espécies mesmo sem ter um menor  $P_{50}$  ou  $P_{88}$ , mas acumulando mais água, o que permitiu que os estômatos fechassem em um potencial hídrico mais positivo, com conseqüente maior margem de segurança hidráulica; a *M. itauba*, por outro lado, apresentou um xilema mais vulnerável (maior  $P_{88}$ ) do que todas as outras espécies, mas seu tempo para mortalidade não diferiu da *H. brasiliensis* ou do *T. grandiflorum*, uma vez que essa planta conservou água, por meio de baixos  $g_{leaf-res}$  e  $g_{bark}$ , e também

acumulou água em seus tecidos.

Nenhuma das espécies avaliadas apresentou um xilema altamente tolerante ao embolismo e é possível que isso seja um reflexo do ambiente onde essas plantas evoluíram. Com efeito, as cinco espécies aqui avaliadas ocorrem em um ambiente onde há alta disponibilidade hídrica durante todo o ano (Flora do Brasil, 2020) e, nesse tipo de ambiente, investir em traços funcionais que maximizam a absorção, transporte e acúmulo de água pode ser mais interessante do que investir em alterações estruturais que diminuem a ocorrência de embolismo, mas restringem a taxa de crescimento. Ao desacoplar transitoriamente a tensão do xilema da série de resistências hidráulicas que existem para absorção e transporte de água, o acúmulo de água e a capacitância mitigam a necessidade de investimento em recursos que aumentam a resistência à embolia. Essa dependência do acúmulo de água para a sobrevivência talvez explique a restrição da distribuição dessas espécies aos domínios Amazônia e Mata Atlântica e, ao mesmo tempo, alerta para o risco de morte e substituição de espécies. De fato, a água acumulada consegue retardar a mortalidade apenas por um curto período de tempo e, após o esgotamento das reservas, a sobrevivência irá depender, principalmente, da tolerância do xilema, colocando em risco plantas que são vulneráveis ao embolismo.

Os resultados aqui apontam, portanto, para uma grande dependência hídrica de espécies vegetais representativas da Amazônia, o que pode explicar o aumento na mortalidade de árvores observada nesse domínio devido à ocorrência de eventos de seca nos últimos anos e sugere o risco de extinção e substituição de espécies como consequência das mudanças climáticas. Além do mais, contribuem para a compreensão dos principais processos envolvidos na morte de espécies arbóreas de ambientes úmidos e apresenta grande importância para a conservação da biodiversidade, uma vez que fornecem evidências que podem auxiliar no desenvolvimento de políticas públicas voltadas para proteção, conservação e manejo de ambientes florestais em um cenário de mudanças climáticas futuras.

## 7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aleixo, Izabela et al. Amazonian rainforest tree mortality driven by climate and functional traits. **Nature Climate Change**, v. 9, n. 5, p. 384-388, 2019.
- Allen, Kara et al. Will seasonally dry tropical forests be sensitive or resistant to future changes in rainfall regimes?. **Environmental Research Letters**, v. 12, n. 2, p. 023001, 2017.
- Brando, Paulo et al. Amazon wildfires: Scenes from a foreseeable disaster. **Flora**, v. 268, p. 151609, 2020.
- Barigah, Têtè Sévérien et al. Water stress-induced xylem hydraulic failure is a causal factor of tree mortality in beech and poplar. **Annals of Botany**, v. 112, n. 7, p. 1431-1437, 2013.
- Blackman, Chris J. et al. Toward an index of desiccation time to tree mortality under drought. **Plant, Cell**

- & Environment**, v. 39, n. 10, p. 2342-2345, 2016.
- Blackman, Chris J. et al. Desiccation time during drought is highly predictable across species of *Eucalyptus* from contrasting climates. **New Phytologist**, v. 224, n. 2, p. 632-643, 2019.
- Borchert, Rolf; Pockman, William T. Water storage capacitance and xylem tension in isolated branches of temperate and tropical trees. **Tree Physiology**, v. 25, n. 4, p. 457-466, 2005.
- Brodribb, Timothy J.; McAdam, Scott AM. Abscisic acid mediates a divergence in the drought response of two conifers. **Plant physiology**, v. 162, n. 3, p. 1370-1377, 2013.
- Brodribb, Timothy J. et al. Conifer species adapt to low-rainfall climates by following one of two divergent pathways. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 111, n. 40, p. 14489-14493, 2014.
- Brodribb, Timothy J.; Bitenaiméa, Diane; Marmottant, Philippe. Revealing catastrophic failure of leaf networks under stress. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 113, n. 17, p. 4865-4869, 2016.
- Brodribb, Timothy J. et al. Optical measurement of stem xylem vulnerability. **Plant Physiology**, v. 174, n. 4, p. 2054-2061, 2017.
- Bueno, Amauri et al. Effects of temperature on the cuticular transpiration barrier of two desert plants with water-spender and water-saver strategies. **Journal of experimental botany**, v. 70, n. 5, p. 1613-1625, 2019.
- Bucci, Sandra 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, n. 7, p. 880-893, 2012.
- Bucci, Sandra J. et al. The stem xylem of Patagonian shrubs operates far from the point of catastrophic dysfunction and is additionally protected from drought-induced embolism by leaves and roots. **Plant, Cell & Environment**, v. 36, n. 12, p. 2163-2174, 2013.
- Cardoso, Amanda A.; Batz, Timothy A.; McAdam, Scott AM. Xylem embolism resistance determines leaf mortality during drought in *Persea americana*. **Plant physiology**, v. 182, n. 1, p. 547-554, 2020.
- Creek, Danielle et al. Xylem embolism in leaves does not occur with open stomata: evidence from direct observations using the optical visualization technique. **Journal of Experimental Botany**, v. 71, n. 3, p. 1151-1159, 2020.
- Chen, Zhicheng et al. Interaction of stomatal behaviour and vulnerability to xylem cavitation determines the drought response of three temperate tree species. **AoB Plants**, v. 11, n. 5, p. plz058, 2019.
- Crisp, Michael D.; COOK, Lyn G. Phylogenetic niche conservatism: what are the underlying evolutionary and ecological causes?. **New Phytologist**, v. 196, n. 3, p. 681-694, 2012.
- Choat, Brendan et al. Convergência global na vulnerabilidade das florestas à seca. **Nature**, v. 491, n. 7426, pág. 752-755, 2012.

- Choat, Brendan et al. Triggers of tree mortality under drought. **Nature**, v. 558, n. 7711, p. 531-539, 2018.
- Daszkowska-Golec, Agata, and Iwona Szarejko. "Open or close the gate—stomata action under the control of phytohormones in drought stress conditions." **Frontiers in plant science** 4 (2013): 138.
- De Dios, Víctor Resco et al. Processes driving nocturnal transpiration and implications for estimating land evapotranspiration. **Scientific Reports**, v. 5, n. 1, p. 1-8, 2015.
- Deng, Xiaomin et al. Jasmonate signalling in the regulation of rubber biosynthesis in laticifer cells of rubber tree, *Hevea brasiliensis*. **Journal of experimental botany**, v. 69, n. 15, p. 3559-3571, 2018.
- Domec, Jean-Christophe et al. Acclimation of leaf hydraulic conductance and stomatal conductance of *Pinus taeda* (loblolly pine) to long-term growth in elevated CO<sub>2</sub> (free-air CO<sub>2</sub> enrichment) and N-fertilization. **Plant, Cell & Environment**, v. 32, n. 11, p. 1500-1512, 2009.
- De Sousa, Letícia F. et al. Improving water use efficiency by changing hydraulic and stomatal characteristics in soybean exposed to drought: the involvement of nitric oxide. **Physiologia plantarum**, v. 168, n. 3, p. 576-589, 2020.
- Esquivel-Muelbert, Adriane et al. Tree mode of death and mortality risk factors across Amazon forests. **Nature communications**, v. 11, n. 1, p. 1-11, 2020.
- Ellwanger, Joel Henrique et al. Beyond diversity loss and climate change: Impacts of Amazon deforestation on infectious diseases and public health. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 92, 2020.
- Flora do Brasil 2020 em construção. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>>
- Gomes, Vitor HF et al. Amazonian tree species threatened by deforestation and climate change. **Nature Climate Change**, v. 9, n. 7, p. 547-553, 2019.
- Gotsch, Sybil G., Jennifer S. Powers, and Manuel T. Lerdau. "Leaf traits and water relations of 12 evergreen species in Costa Rican wet and dry forests: patterns of intra-specific variation across forests and seasons." **Plant Ecology** 211, no. 1 (2010): 133-146.
- Ghimire, Balkrishna et al. Comparative wood anatomy of Korean *Viburnum* L. (Adoxaceae) and its taxonomic implication. **PhytoKeys**, v. 156, p. 27, 2020.
- Hochberg, Uri, Carel W. Windt, Alexandre Ponomarenko, Yong-Jiang Zhang, Jessica Gersony, Fulton E. Rockwell, and N. Michele Holbrook. "Stomatal closure, basal leaf embolism, and shedding protect the hydraulic integrity of grape stems." **Plant Physiology** 174, no. 2 (2017): 764-775.
- Hureau, Wannes et al. Asynchronous carbon sink saturation in African and Amazonian tropical forests. **Nature**, v. 579, n. 7797, p. 80-87, 2020.
- Islam, Mahmuda; Rahman, Mizanur; Brauning, Achim. Impact of extreme drought on tree-ring width and vessel anatomical features of *Chukrasia tabularis*. **Dendrochronologia**, v. 53, p. 63-72, 2019.
- IPCC - Stocker, Thomas (Ed.). **Climate change 2013: the physical science basis: Working Group I**

- contribution to the Fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.** Cambridge university press, 2014.
- John, Grace P.; Henry, Christian; SACK, Lawren. Leaf rehydration capacity: associations with other indices of drought tolerance and environment. **Plant, cell & environment**, v. 41, n. 11, p. 2638-2653, 2018.
- Johansen, Donald Alexander et al. Microtécnica de plantas. **Microtécnica de plantas**, 1940.
- Jetter, Reinhard; Riederer, Markus. Localization of the transpiration barrier in the epi-and intracuticular waxes of eight plant species: water transport resistances are associated with fatty acyl rather than alicyclic components. **Plant physiology**, v. 170, n. 2, p. 921-934, 2016.
- Li, Ximeng et al. Tree hydraulic traits are coordinated and strongly linked to climate-of-origin across a rainfall gradient. **Plant, Cell & Environment**, v. 41, n. 3, p. 646-660, 2018.
- Leal, Sofia et al. Vessel size and number are contributors to define wood density in cork oak. **European Journal of Forest Research**, v. 130, n. 6, p. 1023-1029, 2011.
- Lo Gullo, M. A.; SALLEO, S. Water storage in the wood and xylem cavitation in 1-year-old twigs of *Populus deltoides* Bartr. **Plant, Cell & Environment**, v. 15, n. 4, p. 431-438, 1992.
- Kraus, Jane Elizabeth; Arduin, Marcos. **Manual básico de métodos em morfologia vegetal**. Rio de Janeiro: Edur, 1997.
- Klein, Tamir et al. A nation-wide analysis of tree mortality under climate change: Forest loss and its causes in Israel 1948–2017. **Forest ecology and management**, v. 432, p. 840-849, 2019.
- Kono, Yuri et al. Initial hydraulic failure followed by late-stage carbon starvation leads to drought-induced death in the tree *Trema orientalis*. **Communications biology**, v. 2, n. 1, p. 1-9, 2019.
- Mantovani, André. A method to improve leaf succulence quantification. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 42, n. 1, p. 0-0, 1999.
- Martin-StPaul, Nicolas; DELZON, Sylvain; COCHARD, Hervé. Plant resistance to drought depends on timely stomatal closure. **Ecology letters**, v. 20, n. 11, p. 1437-1447, 2017.
- Machado, Renan et al. Where do leaf water leaks come from? Trade-offs underlying the variability in minimum conductance across tropical savanna species with contrasting growth strategies. **New Phytologist**, v. 229, n. 3, p. 1415-1430, 2021.
- McDonald, M. S. Preparation of stomatal impressions from leaf epidermis using a cellulose acetate" peel" technique. **Laboratory Practice (UK)**, 1977.
- McCulloh, Katherine A. et al. The dynamic pipeline: hydraulic capacitance and xylem hydraulic safety in four tall conifer species. **Plant, Cell & Environment**, v. 37, n. 5, p. 1171-1183, 2014.
- McDowell, Nate et al. Drivers and mechanisms of tree mortality in moist tropical forests. **New Phytologist**, v. 219, n. 3, p. 851-869, 2018.
- Phillips, N. G. et al. Reliance on stored water increases with tree size in three species in the Pacific

- Northwest. **Tree Physiology**, v. 23, n. 4, p. 237-245, 2003.
- Rayner, John P. et al. Plant establishment on a green roof under extreme hot and dry conditions: the importance of leaf succulence in plant selection. **Urban forestry & urban greening**, v. 15, p. 6-14, 2016.
- Sánchez, Francisco J. et al. Residual transpiration rate, epicuticular wax load and leaf colour of pea plants in drought conditions. Influence on harvest index and canopy temperature. **European Journal of Agronomy**, v. 15, n. 1, p. 57-70, 2001.
- Scholz, Fabian G. et al. Hydraulic capacitance: biophysics and functional significance of internal water sources in relation to tree size. In: **Size-and age-related changes in tree structure and function**. Springer, Dordrecht, p. 341-361, 2011.
- Scholz, Fabian G. et al. Biophysical properties and functional significance of stem water storage tissues in Neotropical savanna trees. **Plant, cell & environment**, v. 30, n. 2, p. 236-248, 2007.
- Siddiq, Zafar et al. Canopy water status and photosynthesis of tropical trees are associated with trunk sapwood hydraulic properties. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 139, p. 724-730, 2019.
- Simpson, William Turner. Specific gravity, moisture content, and density relationship for wood. (**General technical report FPL, GTR-76**): 13 p.: ill.; 28 cm., v. 76, 1993.
- Silva, Paulo EM et al. The functional divergence of biomass partitioning, carbon gain and water use in *Coffea canephora* in response to the water supply: implications for breeding aimed at improving drought tolerance. **Environmental and experimental botany**, v. 87, p. 49-57, 2013.
- Sperry, John S.; Meinzer, Frederick C.; Mcculloh, Katherine A. Safety and efficiency conflicts in hydraulic architecture: scaling from tissues to trees. **Plant, Cell & Environment**, v. 31, n. 5, p. 632-645, 2008.
- Staal, Arie et al. Feedback between drought and deforestation in the Amazon. **Environmental Research Letters**, v. 15, n. 4, p. 044024, 2020.
- Trueba, Santiago et al. Vulnerability to xylem embolism as a major correlate of the environmental distribution of rain forest species on a tropical island. **Plant, Cell & Environment**, v. 40, n. 2, p. 277-289, 2017.
- Urli, Morgane et al. Xylem embolism threshold for catastrophic hydraulic failure in angiosperm trees. **Tree physiology**, v. 33, n. 7, p. 672-683, 2013.
- Wolfe, Brett T. Bark water vapour conductance is associated with drought performance in tropical trees. **Biology Letters**, v. 16, n. 8, p. 20200263, 2020.
- Yao, Guang-Qian et al. Combined high leaf hydraulic safety and efficiency provides drought tolerance in *Caragana* species adapted to low mean annual precipitation. **New Phytologist**, v. 229, n. 1, p. 230-244, 2021.
- Ziemińska, Kasia et al. Wood day capacitance is related to water content, wood density, and anatomy

- across 30 temperate tree species. **Plant, Cell & Environment**, v. 43, n. 12, p. 3048-3067, 2020.
- Zhu, Shi-Dan et al. Leaf turgor loss point is correlated with drought tolerance and leaf carbon economics traits. **Tree Physiology**, v. 38, n. 5, p. 658-663, 2018.
- Zhu, Guanglong et al. Plant hydraulic conductivity determines photosynthesis in rice under PEG-induced drought stress. **Pakistan Journal of Botany**, v. 53, n. 2, 2021.