SECRETARIA DE ESTADO DE CIÊNCIA E TECNOLOGIA
UNIVERSIDADE DO ESTADO DE MATO GROSSO
CAMPUS DE NOVA XAVANTINA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO

SUL DA AMAZÔNIA NO LIMITE: RELAÇÕES ENTRE ATRIBUTOS HIDRÁULICOS, ESTRUTURA E CRESCIMENTO DAS ÁRVORES

Igor Araújo de Souza

Tese apresentada à Coordenação do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação da Universidade do Estado de Mato Grosso - *Campus* de Nova Xavantina, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Doutor em Ecologia e Conservação.

Orientador: Dr. David Roberto Galbraith
Coorientadora: Dra. Beatriz Schwantes Marimon

Nova Xavantina-MT
Outubro, 2023

SECRETARIA DE ESTADO DE CIÊNCIA E TECNOLOGIA
UNIVERSIDADE DO ESTADO DE MATO GROSSO
CAMPUS DE NOVA XAVANTINA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO

SUL DA AMAZÔNIA NO LIMITE: RELAÇÕES ENTRE ATRIBUTOS HIDRÁULICOS, ESTRUTURA E CRESCIMENTO DAS ÁRVORES

Igor Araújo de Souza

Tese apresentada à Coordenação do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação da Universidade do Estado de Mato Grosso - *Campus* de Nova Xavantina, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Doutor em Ecologia e Conservação.

Orientador: Dr. David Roberto Galbraith
Coorientadora: Dra. Beatriz Schwantes Marimon

Nova Xavantina-MT
Outubro, 2023

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES)

This study was partially funded by CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior, Brazilian Ministry of Education)

Walter Clayton de Oliveira CRB 1/2049

SOUZA, Igor Araújo De.
S719s Sul da Amazônia no Limite: Relações entre Atributos Hidráulicos, Estrutura e Crescimento das Árvores / Igor Araújo de Souza – Nova Xavantina, 2023.
99 f.; 30 cm.

Trabalho de Conclusão de Curso (Tese/Doutorado) – Curso de Pós-graduação Stricto Sensu (Doutorado) Ecologia e Conservação, Faculdade de Ciências Agrárias Biológicas e Sociais Aplicadas, Câmpus de Nova Xavantina, Universidade do Estado de Mato Grosso, 2023.
Orientador: David Roberto Galbraith
Coorientador: Beatriz Schwantes Marimon

1. Floresta Tropical. 2. Características das Plantas. 3. Relações Ecológicas. 4. Sensibilidade Hidráulica. I. Igor Araújo de Souza. II. Sul da Amazônia no Limite: Relações entre Atributos Hidráulicos, Estrutura e Crescimento das Árvores: .
CDU 502

Ativar

TERMO DE APROVAÇÃO

SUL DA AMAZÔNIA NO LIMITE: RELAÇÕES ENTRE ATRIBUTOS HIDRÁULICOS, ESTRUTURA E CRESCIMENTO DAS ÁRVORES

Igor Araújo de Souza

Tese apresentada à Coordenação do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação da Universidade do Estado de Mato Grosso - *Campus* de Nova Xavantina, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Doutor em Ecologia e Conservação.

Aprovado em 26 de outubro de 2023.

Banca Examinadora:

Prof. Dr. David Roberto Galbraith
University of Leeds

gov.br Documento assinado digitalmente
ANGELA PIERRE VITORIA
Data: 29/11/2023 14:07:15-0300
Verifique em https://validar.iti.gov.br

Profa. Dra. Angela Pierre Vitoria
Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro

Rosana Marta Kolb

Profa. Dra. Rosana Marta Kolb
Universidade Estadual Paulista

Profa. Dra. Juliana Schietti de Almeida
iversidade Federal do Amazonas

gov.br Documento assinado digitalmente
SIMONE MATIAS DE ALMEIDA REIS
Data: 29/11/2023 22:56:20-0300
Verifique em https://validar.iti.gov.br

Profa. Dra. Simone Matias de Almeida Reis
Universidade Federal do Acre

Profa. Dra. Catia Henriques Callado
Universidade do Estado do Rio de Janeiro

Profa. Dra. Priscila Fernanda Simioni
Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro

Profa. Dra. Halina Soares Jancoski
Universidade do Estado de Mato Grosso

Dedico este estudo à minha mãe, Ivone Araújo, grande incentivadora.
Razão da minha vida.

AGRADECIMENTOS

Tá ansioso por quê?
Você não faz ideia do que estou fazendo
Nem tente entender
Mas essa prova está te amadurecendo
Onde você vê deserto, eu vejo processo
Onde você sente dor, eu vejo experiência
Pra você contar, quando lá chegar, quando lá chegar
Você só enxerga perda, mas é livramento
Porque antes do alívio tem o sofrimento
Não permita que essa luta roube a sua paz
Mas deixa
Deixa, deixa eu trabalhar do meu jeito
Deixa acontecer no meu tempo
O amanhã não te pertence
Só confia em mim, uoh-oh
Deixa, deixa teus projetos comigo
Deixa eu cuidar dos teus sonhos
Os meus planos são melhores
Então deixa!

Deixa (Maria Marçal).

Agradeço a Deus por nunca deixar eu desistir dos meus sonhos.

Agradeço a existência da Universidade do Estado de Mato Grosso - UNEMAT e ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação - PPGEC, que oportunizou a construção do início da minha carreira científica.

Agradeço a Beatriz Schwantes Marimon (Bia), por 10 anos de ensinamento e confiança ao longo da minha jornada acadêmica. Ao longo desses anos, você se tornou uma boa amiga e inspiração do profissional a qual almejo me tornar. Você sempre permitiu que eu fosse eu, e isso foi primordial para o desenvolvimento saudável da nossa relação. Sou grato por todos *podcast*, obrigado por ter me acolhido, cuidado e auxiliado na realização deste sonho (Dr. Araújo).

Agradeço em especial o David Roberto Galbraith e Emanuel Gloor, vocês são excelentes e foram fundamentais no desenvolvimento desta pesquisa. Sou grato pela oportunidade de trabalhar com vocês e sinceramente espero ter mais chances como essa. Meu muito obrigado. Além disso, essa parceria foi fundamental para meu crescimento profissional. Também, agradeço aos professores (Beatriz Schwantes Marimon, Ben Hur Marimon-Junior, David Roberto Galbraith e Emanuel Gloor) pela oportunidade do estágio internacional na

Universidade de Leeds (Leeds, Reino Unido), o qual foi financiado pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq: Processo número: 200576/2022-4). Também, agradeço Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - CAPES Proc. Da Conservação da Biodiversidade a Biotecnologia: uma proposta para o fortalecimento da ciência na UNEMAT e uso sustentável da terra em Mato Grosso - 88887.586792/2020-00.

Essa oportunidade para alunos (as) como eu (bolsista, classe baixa, mãe solteira e BRASILEIRO) é uma VITÓRIA. Devido a nossa LUTA ser diária contra o SISTEMA e precisamos dedicar o DOBRO para conseguir conquistar nossos SONHOS. Eu sou um que CONSEGUI, e sou extremamente grato aos meus professores por terem me capacitado na construção dessa REALIDADE e claro VIVA A UNIVERSIDADE PÚBLICA!

Agradeço a todos do laboratório de Ecologia Vegetal (LABEV) vocês foram essenciais neste processo.

Agradeço aos projetos que financiaram esta pesquisa, A trait-based understanding of Latin American forest biodiversity and resilience (ARBOLES) e For a Climate Resilient Amazon: FORAMA.

Agradeço a minha família (Ivone Araújo e Bruno Araújo) por ter me dado suporte e ter me suportado neste período, eu sei que não foi fácil, mas **VENCEMOS**. Amo vocês. Doutor sim, porque Deus e nós queremos (Adaptado de Araújo, B. 2020).

Agradeço também aos brasileiros que pagam seus impostos e, indiretamente, ajudaram a financiar esta pesquisa por meio das instituições públicas de ensino.

Ouse dar passos maiores em direção aos seus objetivos. Cada pequena conquista é significativa e o progresso é construído com persistência.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO GERAL 12
2. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS DA INTRODUÇÃO GERAL 14
CAPÍTULO 1- ÁRVORES MAIS ALTAS APRESENTAM MAIOR VULNERABILIDADE HIDRÁULICA NAS FLORESTAS DO SUL DA AMAZÔNIA 17
1. INTRODUÇÃO 19
2. MATERIAL E MÉTODOS 21
2.1. Área de estudo 21
2.2. Coleta de dados 22
2.3. Análise de dados 25
3. RESULTADOS 25
4. DISCUSSÃO 28
5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS 33
6. APÊNDICES 41
CAPÍTULO 2- EVIDÊNCIA LIMITADA DE CONTROLES DE CARACTERÍSTICAS FUNCIONAIS NO CRESCIMENTO DO DIÂMETRO DAS ÁRVORES EM UMA FLORESTA NO SUL DA AMAZÔNIA 61
1. INTRODUÇÃO 63
2. MATERIAL E MÉTODOS 66
2.1. Área de estudo 66
2.2. Coleta de dados 67
2.3. Análise de dados 73
3. RESULTADOS 74
4. DISCUSSÃO 80
5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS 86
6. APÊNDICES 93
7. CONCLUSÃO GERAL 94

RESUMO

A hipótese da limitação hidráulica prevê que a resistência hidráulica aumenta com o aumento do comprimento do caminho do xilema, tornando o transporte de água para as folhas mais difícil em árvores altas, embora o afunilamento dos vasos do xilema com altura parcialmente compensa esses aumentos na resistência. De fato, as previsões baseadas na lei de Darcy sugerem que as árvores altas enfrentam maior risco de mortalidade induzida pela seca. Além disso, o crescimento das árvores é uma taxa vital para as plantas e, juntamente com as perdas de mortalidade e recrutamento de árvores, estabelece o balanço de carbono das florestas. No entanto, revelar características associadas ao crescimento vegetal ainda é um desafio, principalmente em regiões hiperdiversas, como a região sul da Amazônia. Aqui exploramos uma combinação de atributos funcionais que nos permite examinar de forma integrada as implicações da altura da planta e das taxas de crescimento para prever melhor as respostas futuras das florestas às mudanças climáticas nesta região criticamente ameaçada com implicações significativas para o armazenamento de carbono. No Capítulo I avaliamos a relação entre a altura da árvore e as principais características hidráulicas medidas nos galhos relacionadas à condutividade e segurança do transporte de água do xilema (e.g., resistência ao embolismo), bem como ao estado hidráulico da planta (e.g., potencial mínimo de água na folha e margens de segurança hidráulica) em um dos fragmentos de floresta de dossel fechado mais ao sul da Amazônia, localizado na transição dos biomas Amazônia e Cerrado (savana). No Capítulo II analisamos dados bimensais de crescimento de diâmetro para 10 espécies de árvores em uma floresta do sul da Amazônia e os relacionamos a uma grande variedade de dados de características funcionais de plantas coletadas *in situ*. Estes incluem características estruturais (e.g., densidade da madeira), características foliares (e.g., massa foliar por área, nitrogênio foliar e taxa de fotossíntese líquida) e características hidráulicas (e.g., resistência ao embolismo e potencial mínimo de água na folha). Exploramos a importância de cada um desses grupos de características para três diferentes métricas de crescimento em diâmetro em duas abordagens baseadas no nível de espécie e indivíduo.

Palavras-chave: Floresta tropical, características das plantas, relações ecológicas, sensibilidade hidráulica.

ABSTRACT

The hydraulic limitation hypothesis predicts that hydraulic resistance increases with increasing xylem path length, making water transport to leaves more difficult in tall trees, although the tapering of xylem vessels with height partially compensates for these increases in resistance. Indeed, predictions based on Darcy's law suggest that tall trees face greater risk of drought-induced mortality. Furthermore, tree growth is a vital rate for plants and, together with losses from tree mortality and recruitment, establishes the carbon budget of forests. However, revealing characteristics associated with plant growth is still a challenge, especially in hyperdiverse regions, such as the southern Amazon region. Here we explore a combination of functional attributes that allows us to integratedly examine the implications of plant height and growth rates to better predict future forest responses to climate change in this critically endangered region with significant implications for carbon storage. In Chapter I we evaluated the relationship between tree height and the main hydraulic characteristics measured in the branches related to the conductivity and safety of xylem water transport (e.g., resistance to embolism), as well as the hydraulic state of the plant (e.g., minimum leaf water potential and hydraulic safety margins) in one of the southernmost closed-canopy forest fragments of the Amazon, located at the transition of the Amazon and Cerrado (savanna) biomes. In Chapter II we analyzed bimonthly diameter growth data for 10 tree species in a southern Amazonian forest and related them to a wide variety of plant functional trait data collected in situ. These include structural traits (e.g., wood density), leaf traits (e.g., leaf mass per area, leaf nitrogen, and net photosynthesis rate), and hydraulic traits (e.g., resistance to embolism and minimum leaf water potential). We explored the importance of each of these groups of traits for three different diameter growth metrics in two species- and individual-level approaches.

Keywords: Tropical forest, plant traits, ecological relationships, hydraulic sensitivity.

1. INTRODUÇÃO GERAL

Os modelos climáticos projetam um aumento do estresse hídrico no período seco em grandes áreas da Amazônia oriental (Duffy et al., 2015), com consequências potencialmente significativas para a função da floresta, armazenamento e composição da biomassa. Por exemplo, aumentos acentuados na mortalidade de árvores foram observados após secas naturais e experimentais na Amazônia (Phillips et al., 2010; da Costa et al., 2010; Meir et al., 2015). As mudanças mais significativas no clima recente foram observadas no sudeste da Amazônia, onde o desmatamento foi mais extenso (Marques et al., 2020; Gatti et al., 2021). Nesta região, o aumento da temperatura foi particularmente acentuado (Jiménez- Muñoz et al., 2013) e foi documentado um prolongamento do período seco (Haghtalab et al., 2020). Observações de campo sugerem que as florestas no sudeste da Amazônia têm as margens de segurança hidráulica mais baixas de todas as florestas amazônicas (Tavares et al., 2023) e podem estar se aproximando de temperaturas que limitam a sua função fotossintética (Tiwari et al., 2020) e exibem a maior taxa de mortalidade de todas as regiões amazônicas (Esquivel-Muelbert et al., 2020, Reis et al., 2022). Portanto, as florestas nesta região estão na linha de frente das mudanças climáticas na Amazônia e uma compreensão mecanicista de sua sensibilidade climática é crítica para prever as respostas das florestas às futuras mudanças climáticas.

A água é transportada nas árvores em condutos de xilema estreitos sob altas tensões, que se intensificam durante períodos de déficit hídrico do solo e alta demanda atmosférica. Sob potenciais hídricos muito negativos, pode ocorrer embolia no xilema (Tyree & Sperry, 1988), interrompendo a continuidade da coluna de água da planta e, consequentemente, o transporte de água para as folhas. A embolia nos vasos do xilema pode levar à falha do sistema de transporte de água (ou seja, falha hidráulica) e, por fim, causar mortalidade de tecidos e árvores (Tyree & Sperry, 1988; Adams et al., 2017). A falha hidráulica induzida por embolia (Brodribb & Cochard, 2009; Rowland et al., 2015; Bittencourt et al., 2020) foi considerada o mecanismo dominante de morte de árvores em condições de seca (Adams et al., 2017), embora outros mecanismos, incluindo a privação de carbono (Adams et al., 2009) e ataques de insetos (Ferrell et al., 1994) também podem contribuir para a mortalidade das árvores. Dadas as recentes mudanças climáticas observadas na região, as florestas remanescentes no sul da Amazônia podem enfrentar um risco significativo de mortalidade induzida pela seca

(Tiwari et al., 2020; Esquivel-Muelbert et al., 2020; Araújo et al., 2021; Reis et al., 2022), mas suas propriedades hidráulicas têm sido pouco avaliadas (Jancoski et al., 2022; Tavares et al., 2023).

A hipótese da limitação hidráulica prevê que a resistência hidráulica aumenta com o aumento do comprimento do caminho do xilema, tornando o transporte de água para as folhas mais difícil em árvores altas (Ryan & Yoder, 1997; Koch et al., 2004), embora o afunilamento dos vasos do xilema com altura parcialmente compensa esses aumentos na resistência (por exemplo, Zaehle 2005). Árvores mais altas têm vasos de xilema mais largos, o que pode torná-las mais vulneráveis à embolia do que árvores mais baixas com vasos mais estreitos (Olson et al., 2018; Liu et al., 2019), principalmente durante eventos de seca. De fato, as previsões baseadas na lei de Darcy sugerem que as árvores altas enfrentam maior risco de mortalidade induzida pela seca (McDowell & Allen, 2015).

Além disso, o crescimento das árvores é uma taxa vital para as plantas e, juntamente com as perdas de mortalidade e recrutamento de árvores, estabelece o balanço de carbono das florestas. No entanto, os ganhos de carbono do crescimento são sensíveis à limitação de água e às altas temperaturas, e essa sensibilidade pode reduzir substancialmente o sumidouro líquido de carbono das florestas no futuro (Yang et al., 2018; Hubau et al., 2020; Sullivan et al., 2020). No entanto, o crescimento das árvores é uma função do clima e das características funcionais das espécies e dos indivíduos. Nesse contexto, o conceito de atributos funcionais da planta pode ajudar a entender como as características funcionais controlam as taxas médias e sazonais de crescimento e como elas interagem com outros elementos do funcionamento da planta (e.g., hidráulica do xilema e troca de gases foliares), gerando previsões robustas sobre como as mudanças no clima podem alterar as trajetórias de crescimento. Portanto, compreender as conexões entre as características funcionais das árvores e o crescimento é essencial para entender como a fisiologia das árvores está relacionada às taxas demográficas. No entanto, revelar características associadas ao crescimento vegetal ainda é um desafio, principalmente em regiões hiperdiversas, como a região sul da Amazônia.

Essa combinação de atributos funcionais nos permite examinar de forma integrada as implicações da altura da planta e das taxas de crescimento para prever melhor as respostas futuras dessas florestas às mudanças climáticas nesta região criticamente ameaçada com implicações significativas para o armazenamento de

carbono. No Capítulo I avaliamos a relação entre a altura da árvore e as principais características hidráulicas medidas nos galhos relacionadas à condutividade e segurança do transporte de água do xilema (e.g., resistência ao embolismo), bem como ao estado hidráulico da planta (e.g., potencial mínimo de água na folha e margens de segurança hidráulica) em um dos fragmentos de floresta de dossel fechado mais ao sul da Amazônia, localizado na transição dos biomas Amazônia e Cerrado (savana). No Capítulo II analisamos dados bimensais de crescimento de diâmetro para 10 espécies de árvores em uma floresta do sul da Amazônia e os relacionamos a uma grande variedade de dados de características funcionais de plantas coletadas *in situ*. Estes incluem características estruturais (e.g., densidade da madeira), características foliares (e.g., massa foliar por área, nitrogênio foliar e taxa de fotossíntese líquida) e características hidráulicas (e.g., resistência ao embolismo e potencial mínimo de água na folha). Exploramos a importância de cada um desses grupos de características para três diferentes métricas de crescimento em diâmetro em duas abordagens baseadas no nível de espécie e indivíduo.

2. Referências Bibliográficas da Introdução Geral

Adams, H. D., Guardiola-Claramonte, M., Barron-Gafford, G. A., Villegas, J. C., Breshears, D. D., Zou, C. B., & Huxman, T. E. (2009). Temperature sensitivity of drought-induced tree mortality portends increased regional die-off under global-change-type drought. *Proceedings of the national academy of sciences*, 106(17), 7063-7066.

Adams, H. D., Zeppel, M. J., Anderegg, W. R., Hartmann, H., Landhäusser, S. M., Tissue, D. T., & McDowell, N. G. (2017). A multi-species synthesis of physiological mechanisms in drought-induced tree mortality. *Nature ecology & evolution*, 1(9), 1285-1291.

Araújo, I., Marimon, B. S., Scalon, M. C., Fauset, S., Junior, B. H. M., Tiwari, R., Gloor. M. U. (2021). Trees at the Amazonia-Cerrado transition are approaching high temperature thresholds. *Environmental Research Letters*, 16(3), 034047.

Bittencourt, P. R., Oliveira, R. S., da Costa, A. C., Giles, A. L., Coughlin, I., Costa, P. B., Rowland. L. (2020). Amazonia trees have limited capacity to acclimate plant hydraulic properties in response to long- term drought. *Global change biology*, 26(6), 3569-3584.

Brodribb, T. J., Cochard. H. (2009). Hydraulic failure defines the recovery and point of death in water-stressed conifers. *Plant physiology*, 149(1), 575-584.

da Costa, A. C. L., Galbraith, D., Almeida, S., Portela, B. T. T., da Costa, M., Junior, J. D. A. S., Meir. P. (2010). Effect of 7 yr of experimental drought on vegetation

dynamics and biomass storage of an eastern Amazonian rainforest. *New Phytologist*, 187(3), 579-591.

Duffy, P. B., Brando, P., Asner, G. P., Field, C. B. (2015). Projections of future meteorological drought and wet periods in the Amazon. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(43), 13172-13177.

Esquivel-Muelbert, A., Phillips, O. L., Brienen, R. J., Fauset, S., Sullivan, M. J., Baker, T. R., Galbraith. D. (2020). Tree mode of death and mortality risk factors across Amazon forests. *Nature communications*, 11(1), 1-11.

Ferrell, G. T., Otrosina, W. J., & Demars Jr, C. J. (1994). Predicting susceptibility of white fir during a drought-associated outbreak of the fir engraver, Scolytus ventralis, in California. *Canadian Journal of Forest Research*, 24(2), 302-305.

Gatti, L. V., Basso, L. S., Miller, J. B., Gloor, M., Gatti Domingues, L., Cassol, H. L., Neves, R. A. (2021). Amazonia as a carbon source linked to deforestation and climate change. *Nature*, 595(7867), 388-393.

Haghtalab, N., Moore, N., Heerspink, B. P., Hyndman, D. W. (2020). Evaluating spatial patterns in precipitation trends across the Amazon basin driven by land cover and global scale forcings. *Theoretical and Applied Climatology*, 1-17.

Hubau, W., Lewis, S. L., Phillips, O. L., Affum-Baffoe, K., Beeckman, H., Cuní-Sanchez, A., ... & Zemagho, L. (2020). Asynchronous carbon sink saturation in African and Amazonian tropical forests. *Nature*, *579*(7797), 80-87.

Jancoski, H.S., Marimon, B. S., Scalon, M. C., Barros, F. V., Marimon-Junior, B. H., Carvalho, E., Oliveira, R. S., & Oliveras Menor, I. (2022). Distinct leaf water potential regulation of tree species and vegetation types across the Cerrado-Amazonia transition. *Biotropica*, 54, 431-443.

Jiménez- Muñoz, J. C., Sobrino, J. A., Mattar, C., & Malhi. Y. (2013). Spatial and temporal patterns of the recent warming of the Amazon forest. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 118(11), 5204-5215.

Koch, G. W., Sillett, S. C., Jennings, G. M., & Davis, S. D. (2004). The limits to tree height. *Nature*, 428(6985), 851-854.

Liu, H., Gleason, S. M., Hao, G., Hua, L., He, P., Goldstein, G., Ye. Q. (2019). Hydraulic traits are coordinated with maximum plant height at the global scale. *Science Advances*, 5(2), eaav1332.

Marques, E. Q., Marimon-Junior, B. H., Marimon, B. S., Matricardi, E. A., Mews, H. A., & Colli, G. R. (2020). Redefining the Cerrado–Amazonia transition: implications for conservation. *Biodiversity and conservation*, 29(5), 1501-1517.

McDowell, N. G., Allen, C. D. (2015). Darcy's law predicts widespread forest mortality under climate warming. *Nature Climate Change*, 5(7), 669-672.

Meir, P., Mencuccini, M., Dewar, R. C. (2015). Drought- related tree mortality: addressing the gaps in understanding and prediction. *New Phytologist*, 207(1), 28-33.

Olson, M. E., Soriano, D., Rosell, J. A., Anfodillo, T., Donoghue, M. J., Edwards, E. J., Méndez-Alonzo, R. (2018). Plant height and hydraulic vulnerability to drought and cold. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(29), 7551-7556.

Phillips, O. L., Van Der Heijden, G., Lewis, S. L., López- González, G., Aragão, L. E., Lloyd, J., ... & Vilanova, E. (2010). Drought–mortality relationships for tropical forests. *New Phytologist*, 187(3), 631-646.

Reis, S. M., Marimon, B. S., Esquivel- Muelbert, A., Marimon Jr, B. H., Morandi, P. S., Elias, F., ... & Phillips, O. L. (2022). Climate and crown damage drive tree mortality in southern Amazonian edge forests. *Journal of Ecology*, 110(4), 876-888.

Rowland, L., da Costa, A. C. L., Galbraith, D. R., Oliveira, R. S., Binks, O. J., Oliveira, A. A. R., Meir. P. (2015). Death from drought in tropical forests is triggered by hydraulics not carbon starvation. *Nature*, 528(7580), 119-122.

Ryan, M. G., Yoder, B. J. (1997). Hydraulic limits to tree height and tree growth. *Bioscience*, *47*(4), 235-242.

Sullivan, M. J., Lewis, S. L., Affum-Baffoe, K., Castilho, C., Costa, F., Sanchez, A. C., ... & Vargas, P. N. (2020). Long-term thermal sensitivity of Earth's tropical forests. *Science*, *368*(6493), 869-874.

Tavares, J. V., Oliveira, R. S., Mencuccini, M., Signori-Müller, C., Pereira, L., Diniz, F. C., ... & Galbraith, D. R. (2023). Basin-wide variation in tree hydraulic safety margins predicts the carbon balance of Amazon forests. *Nature*, 1-7.

Tiwari, R., Gloor, E., da Cruz, W. J. A., Schwantes Marimon, B., Marimon- Junior, B. H., Reis, S. M., Galbraith. D. (2020). Photosynthetic quantum efficiency in south- eastern Amazonian trees may be already affected by climate change. *Plant, cell & environment*.

Tyree, M. T., Sperry, J. S. (1988). Do woody plants operate near the point of catastrophic xylem dysfunction caused by dynamic water stress?: answers from a model. *Plant physiology*, 88(3), 574-580.

Yang, J., Tian, H., Pan, S., Chen, G., Zhang, B., & Dangal, S. (2018). Amazon drought and forest response: Largely reduced forest photosynthesis but slightly increased canopy greenness during the extreme drought of 2015/2016. *Global Change Biology*, *24*(5), 1919-1934.

Zaehle, S. (2005). Effect of height on tree hydraulic conductance incompletely compensated by xylem tapering. *Functional Ecology*, 19(2), 359-364.

CAPÍTULO 1 – ÁRVORES MAIS ALTAS APRESENTAM MAIOR VULNERABILIDADE HIDRÁULICA NAS FLORESTAS DO SUL DA AMAZÔNIA

A ser submetido para publicação no periódico: *Functional Ecology*

RESUMO

Os aumentos potenciais na frequência das secas e no déficit de pressão de vapor representam um risco para o funcionamento futuro das árvores tropicais. Estudos anteriores descobriram que as árvores tropicais mais altas apresentam um aumento mais forte na mortalidade do que as árvores mais baixas em resposta a anomalias de seca, mas os mecanismos por trás disso não são claros. Aqui investigamos se os ramos do dossel de árvores tropicais mais altas têm características hidráulicas diferentes em comparação com indivíduos da mesma espécie mais baixos. Determinamos a resistência do xilema à embolia (P_{50}), margem de segurança hidráulica (HSM), características funcionais do xilema e condutividade hidráulica teórica do xilema para ramos do dossel de quatro espécies de árvores em uma variedade de alturas (arvoretas até a altura máxima da árvore) em uma floresta ecotonal próxima à transição Amazônia-Cerrado. Descobrimos que os galhos da copa das árvores mais altas dentro de cada espécie têm menor HSM e maior diâmetro médio dos vasos, sugerindo que eles são mais suscetíveis à falha hidráulica sob seca do que coespecíficos menores. As tendências relacionadas à altura no HSM foram impulsionadas pela variação do P_{50} com a altura e não pela variação do potencial hídrico foliar, que não variou com a altura. Descobrimos que os ramos do dossel com maiores diâmetros dos vasos do xilema são geralmente mais vulneráveis à embolia, sugerindo um papel para um compromisso entre eficiência e segurança na explicação dos padrões observados de diminuição do HSM com a altura. Observamos também que espécies com menor HSM (por exemplo, *C. cognatum*) atingem alturas mais baixas do que aquelas com maior HSM (por exemplo, *B. rubescens*). Nosso estudo ajuda a explicar os mecanismos por trás do aumento da mortalidade de árvores tropicais mais altas, abrindo a porta para uma previsão mais precisa das respostas das florestas a secas futuras. Se as descobertas sobre as florestas no sul da Amazônia podem ser generalizadas para outras regiões amazônicas permanece uma questão em aberto.

Palavras-chave: Árvores tropicais, link hidráulica-altura, resistência à embolia, características anatômicas do xilema, sensibilidade hidráulica.

ABSTRACT

Potential increases in drought frequency and vapour pressure deficit pose a risk to the future function of tropical trees. Previous studies have found that taller tropical trees show a stronger increase in mortality than shorter trees in response to dry anomalies, but the mechanisms behind this are unclear. Here we investigate whether canopy branches of taller tropical trees have different hydraulic traits compared to shorter conspecifics. We determined xylem resistance to embolism (P_{50}), hydraulic safety margin (HSM), wood functional traits and xylem theoretical hydraulic conductivity for canopy branches of four tree species across a range of tree heights (sapling to maximum tree height) in an ecotonal forest near the Amazonia-Cerrado transition. We found that canopy branches of taller trees within each species have lower HSM and greater mean vessel diameter, suggesting that they are more susceptible to hydraulic failure under drought than smaller conspecifics. Height-related trends in HSM were driven by variation in P_{50} with height and not by variation in leaf water potential which did not vary with height. We find that canopy branches with greater xylem vessel diameters are generally more vulnerable to embolism, suggesting a role for an efficiency-safety trade-off in explaining observed patterns of decreasing HSM with height. We also observed that species with lower HSM (e.g., *C. cognatum*) reach lower heights than those with higher HSM (e.g., *B. rubescens*). Our study helps to explain the mechanisms behind the increased mortality of taller tropical trees, opening the door to a more accurate prediction of forest responses to future droughts. Whether the findings for forests in southern Amazonia can be generalized to other Amazonian regions remains an open question.

Keywords: Tropical trees, height-hydraulic operation, resistance to embolism, xylem anatomical traits, hydraulic sensitivity.

1. INTRODUÇÃO

Vários modelos climáticos projetam um aumento do estresse hídrico na estação seca em grandes áreas da Amazônia oriental (Duffy et al., 2015), com consequências potencialmente significativas para o funcionamento florestal, armazenamento de biomassa e composição. Por exemplo, aumentos acentuados na mortalidade de árvores foram observados após secas naturais e experimentais na Amazônia (Phillips et al., 2010; da Costa et al., 2010; Meir et al., 2015). As mudanças mais significativas no clima recente foram observadas no sudeste da Amazônia, onde o desmatamento foi mais extenso (Marques et al., 2020; Gatti et al., 2021). Nesta região, os aumentos de temperatura foram particularmente acentuados (Jiménez- Muñoz et al., 2013) e foi documentado um prolongamento da estação seca (Haghtalab et al., 2020). As observações de campo sugerem que as florestas no sudeste da Amazônia têm as margens de segurança hidráulica mais baixas de todas as florestas amazônicas (Tavares et al., 2023), podem já estar se aproximando de temperaturas que podem limitar a função fotossintética (Tiwari et al., 2020) e apresentam a maior mortalidade taxa de todas as regiões amazônicas (Esquivel-Muelbert et al., 2020, Reis et al., 2022). Portanto, as florestas nesta região estão na linha de frente das mudanças climáticas na Amazônia e uma compreensão mecanicista da sua sensibilidade climática é crítica para prever as respostas das florestas às mudanças climáticas futuras.

A água é transportada nas árvores em condutos estreitos do xilema sob altas tensões (potenciais hídricos negativos), que se intensificam durante períodos de déficit hídrico no solo e alta demanda evaporativa atmosférica. Sob potenciais hídricos muito negativos, pode formar-se embolia gasosa no xilema (Tyree & Sperry, 1988), dificultando a continuidade da coluna de água da planta e interrompendo o transporte de água para as folhas. A embolia grave dos vasos do xilema pode levar à falha do sistema de transporte de água (ou seja, falha hidráulica) e, em última análise, causar mortalidade de tecidos e árvores (Tyree & Sperry, 1988; Adams et al., 2017). A falha hidráulica induzida por embolia (Brodribb & Cochard, 2009; Rowland et al., 2015; Bittencourt et al., 2020) foi considerada o mecanismo dominante de morte de árvores em condições de seca (Adams et al., 2017), embora outros mecanismos, incluindo a privação de carbono (Adams et al., 2009) e surtos de insetos (Ferrell et al., 1994), também podem contribuir para a mortalidade das árvores. Dadas as recentes mudanças climáticas observadas na região, as florestas remanescentes no sul da Amazônia podem enfrentar um risco

significativo de mortalidade induzida pela seca (Tiwari et al., 2020; Esquivel-Muelbert et al., 2020; Araújo et al., 2021; Reis et al., 2022), mas suas propriedades hidráulicas têm sido pouco avaliadas (Jancoski et al., 2022; Tavares et al., 2023).

A hipótese da limitação hidráulica prevê que a resistência hidráulica aumenta com o aumento do comprimento do caminho do xilema, tornando o transporte de água para as folhas mais difícil em árvores altas (Ryan & Yoder, 1997; Koch et al., 2004), embora o estreitamento dos vasos do xilema com a altura compensa parcialmente esses aumentos na resistência (por exemplo, Zaehle, 2005). As árvores mais altas têm vasos de xilema mais largos, o que pode torná-las mais vulneráveis à embolia do que árvores mais baixas com vasos mais estreitos (Olson et al., 2018; Liu et al., 2019), principalmente durante eventos de seca. Na verdade, as previsões baseadas na lei de Darcy sugerem que as árvores altas correm maior risco de mortalidade induzida pela seca (McDowell & Allen, 2015).

A maior vulnerabilidade das árvores de grande porte é apoiada por diversas linhas de evidência empírica. Nas florestas tropicais da Amazônia e do mundo, os eventos de seca natural tendem a impactar mais as árvores mais altas do que as árvores mais baixas (Phillips et al., 2010; Bennett et al., 2015). Em um estudo experimental de longa duração sobre seca na Amazônia brasileira, a alta mortalidade de árvores altas levou a uma redução de 40% da biomassa em pé durante um período de 15 anos (Rowland et al., 2015), atribuída a um maior risco de falha hidráulica em árvores mais altas do que em árvores menores, pois descobriu-se que a resistência do xilema à embolia diminui com o aumento da altura da árvore (Rowland et al., 2015). Em escala global, Liu et al., (2019) mostraram que as espécies de árvores que atingem maior altura são menos resistentes à embolia (menos P_{50} negativo); por outro lado, apresentam maior eficiência do xilema do que espécies com menor altura máxima, permitindo-lhes crescer rapidamente. Essas descobertas foram atribuídas a uma ligação entre o diâmetro do vaso e a vulnerabilidade (Olson et al., 2023), em que árvores altas com grandes vasos também são mais propensas à cavitação.

Estudos que investigam a variação ontogenética em características hidráulicas dentro de táxons são raros, com divergências substanciais entre eles. Por exemplo, Olson et al., (2018), demonstraram que indivíduos mais altos de algumas espécies de plantações subtropicais são menos resistentes à embolia do que indivíduos mais baixos (por exemplo, *Moringa oleifera*; <150 cm, P_{50} = -1,3 MPa; >250 cm, - 0,7 MPa). No único estudo até o momento nas florestas amazônicas, Bittencourt et al., (2020),

mostraram que a relação entre o diâmetro da árvore e o P_{50} é amplamente variável nos gêneros de árvores da Amazônia oriental (por exemplo, o P_{50} torna-se mais negativo com o diâmetro para *Virola* e *Inga* sp., mas menos negativo para *Vouacapoua* e *Eschweilera* sp.) Compreender essas relações (por exemplo, entre altura das árvores e P_{50} e margem de segurança hidráulica) é particularmente importante para o sul da Amazônia, onde não há dados empíricos relevantes, mas onde há implicações urgentes para a estrutura floresta e armazenamento de carbono devido ao rápido desmatamento e mudanças climáticas observados na região.

Neste estudo, avaliamos a relação entre a altura da árvore e as principais características hidráulicas no nível do ramo relacionadas à condutividade e segurança do transporte de água no xilema (por exemplo, P_{50}, diâmetro e frequência do lúmen do vaso), bem como o estado hidráulico da planta (potenciais hídricos mínimos nas folhas e margens de segurança hidráulica) em um dos fragmentos de floresta de dossel fechado mais ao sul da Amazônia, localizado na transição dos biomas Amazônia e Cerrado (savana). Esta combinação de características da arquitetura hidráulica e variáveis de status hidráulico nos permite examinar de forma integrada as implicações da altura da planta para a condutividade e segurança hidráulica. Com este conjunto de dados, abordamos as seguintes questões de pesquisa: (1) As árvores altas apresentam menos resistência à embolia e margens de segurança hidráulica mais baixas do que árvores da mesma espécie mais baixas? (2) A condutividade hidráulica teórica e as características funcionais do xilema são coordenadas com a altura da árvore? (3) Há evidências de um trade-off entre a condutividade hidráulica teórica (K_h estimada a partir de características anatômicas do xilema) e a resistência à embolia (ramo P_{50}) em espécies arbóreas no sul da Amazônia?

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Área de estudo e espécies

Realizamos o estudo em uma parcela de 1 ha em um grande fragmento de Floresta Amazônica localizado na área de reserva legal da Fazenda Vera Cruz (14º49'32"S e 52º06'20"W), Nova Xavantina, Mato Grosso, Brasil, na transição dos biomas Amazônia e Cerrado (Marimon et al., 2014; Marques et al., 2020). A parcela é uma floresta mista de dossel fechado com árvores emergentes que podem atingir 25 m de altura, mas com altura média de 13,6 m, classificada como floresta de transição pré-

amazônica (Marimon et al., 2014) onde > 80% das espécies são comumente de ocorrência amazônica, mas também contendo algumas espécies típicas do Cerrado, como é o caso de outras áreas de contato entre savana e floresta (Ratter et al., 1973; Mews et al., 2012; Morandi et al., 2016).

A altitude é de aproximadamente 200 m acima do nível do mar, com solo plintossolo, distrófico, álico e de textura média (Marimon et al., 2014; Marimon-Junior et al., 2020). A precipitação média anual é de aproximadamente 1400 mm/ano. O clima da região é fortemente sazonal com períodos chuvosos (março a outubro) e secos (abril a setembro) bem definidos. O clima é classificado como do tipo Aw, segundo a classificação de Köppen (Alvares et al., 2013).

Selecionamos quatro espécies perenes dominantes: *Brosimum rubescens* Taub. (Moraceae), *Amaioua guianensis* Aubl. (Rubiaceae), *Cheiloclinium cognatum* (Miers) A. C. Sm. (Celastraceae) e *Protium altissimum* (Aubl.) Marchand (Burseraceae) que juntas contribuem com 34% da área basal total da parcela para indivíduos com diâmetro > 10 cm (Mews et al., 2011, 2012). Usamos uma trena a laser para medir a altura das árvores. Para *A. guianensis* e *C. cognatum* selecionamos 15 indivíduos distribuídos em três classes de altura (cinco árvores por classe; intermediária 10-15m, baixa 5-10m e mudas < 1m) para cada espécie enquanto para as espécies *B. rubescens* e *P. altissimum* selecionamos 20 indivíduos para incluir uma quarta classe (altura >15m) devido à sua maior variação de altura.

2.2. Coleta de dados

2.2.1 Medições do potencial hídrico foliar

Determinamos o potencial hídrico mínimo nas folhas do dossel (PMIN) em agosto de 2021 (pico do período seco) entre 12h e 14h. Para cada indivíduo amostrado, medimos PMIN em três folhas saudáveis (isto é, livres de patógenos) e totalmente expandidas do topo da copa, usando uma câmara de pressão Scholander (PMS Instruments Co., Albany, EUA; modelo: 1505D-EXP; Scholander et al., 1965) e tomamos a média das três folhas para representar o PMIN daquele indivíduo. Todas as medições do potencial hídrico foliar foram feitas em *situ*, com intervalo de tempo máximo entre a coleta dos galhos e a medição do potencial hídrico de 1-2 minutos.

2.2.2 Vulnerabilidade hidráulica do xilema

Procedimento de campo

As curvas de vulnerabilidade do xilema foram construídas entre fevereiro e maio de 2022, durante a estação chuvosa, período em que as plantas estavam totalmente hidratadas. Colhemos dois ramos iluminados em pleno sol entre 50 cm e 1 m de comprimento da parte superior da copa entre 5h e 6h para cada indivíduo e espécie. Os galhos foram então identificados com um código de coleta (nome da espécie, número do galho e número individual) e acondicionados em sacos plásticos pretos, envoltos com pano úmido na base e adicionados 20 ml de água para manter o galho hidratado durante o transporte até o laboratório (uma hora de distância em veículo).

Preparação e manuseio de amostras em laboratório

Avaliamos a vulnerabilidade do xilema à embolia usando curvas sigmoides da relação entre a perda percentual de condutividade (PLC) e o potencial hídrico no xilema. Utilizamos a porcentagem de descarga de ar (PAD) do xilema como proxy para PLC usando método pneumático (Pereira et al., 2016). No laboratório, preparamos as conexões para cada ramo e as cobrimos com um saco plástico preto por uma hora para permitir que o potencial hídrico da folha se equilibrasse com o potencial hídrico do xilema do ramo. Induzimos a cavitação usando o método de desidratação de bancada (Sperry et al., 1988) e medimos simultaneamente o potencial hídrico foliar (PX) com uma câmara de pressão (Scholander et al., 1965) e o PAD em intervalos frequentes durante a desidratação dos ramos (usamos pelo menos cinco pontos para ajustar cada curva). Calculamos P50 (ou seja, potenciais hídricos nos quais o tecido perde 50% de sua condutividade) para cada indivíduo (ver Tabelas S4 a S17) usando a equação de Pamenter & Willigen, (1998):

$$PAD = \frac{100}{1 + e^{[\frac{S}{25}(P_x - P_{50})]}}$$

onde PAD (porcentagem de descarga de ar) e PX (potencial hídrico do xilema, MPa) e P_{50} (potencial hídrico do xilema quando PAD é igual a 50%) e S (inclinação da curva, % PDA MPa^{-1}) são parâmetros extraídos do melhor modelo.

2.2.3 Margem de segurança hidráulica

Consideramos a margem de segurança hidráulica (HSM) em relação ao P_{50} como uma estimativa de vulnerabilidade à seca, que calculamos como: $HSM_{50} = P_{MIN} - P_{50}$ (Brodribb et al., 2017) onde P_{50} é derivado da curva de vulnerabilidade para cada indivíduo e P_{MIN} é o potencial hídrico foliar mínimo medido em campo para o mesmo indivíduo.

2.2.4 Anatomia do xilema

Para cada indivíduo, selecionamos uma amostra de 10 cm de comprimento dos mesmos ramos para os quais determinamos o P_{50}. Inicialmente, para amaciar o material, colocamos as amostras de caule em estufa com água e glicerina líquida (proporção 3:1) e as mantivemos a 75 °C por 72 h. Obtivemos cortes transversais (16-20 μm de espessura) com um micrótomo rotativo (RM2235, Leica, Alemanha). Clarificamos os cortes em hipoclorito de sódio (50%) e água acidulada (0,1%), desidratamos em série ascendente (50% a 100%) de etanol (Johansen 1940) coramos os cortes com Safranina (Berlyn & Miksche, 1976) e mantamos as lâminas em gelatina glicerinada. A partir das lâminas histológicas foram obtidas fotomicrografias utilizando o software Leica LAS E.Z 1.7.0 acoplado a um fotomicroscópio Leica ICC50 com aumento de 10x. Realizamos 25 medidas por indivíduo do diâmetro do lúmen do vaso (μm) e da frequência do vaso (número de vasos por mm²) utilizando o sistema de processamento digital de imagens Image Pro-Plus 4.0 (Media Cybernetics, EUA), seguindo os padrões do IAWA Committee (1989).

2.2.5 Condutividade hidráulica teórica Kh

A condutividade hidráulica teórica (K_h) foi calculada usando a equação de Hagen-Poiseuille:

$$K_h = (\pi/128\eta) \bullet F_v \bullet D_h^4$$

onde K_h = condutividade hidráulica teórica em $m^4\ MPa^{-1}\ s^{-1}$, η = viscosidade da água a 20 °C ($1{,}002 \times 10^{-9}$ MPa. s), F_v é a densidade do vaso (*n* vasos mm^2) e D_h é o diâmetro hidraulicamente ponderado (m). A condutividade hidráulica teórica foi multiplicada por 10^{12} para ser expressa em $mm^4\ MPa^{-1}\ s^{-1}$.

O diâmetro hidraulicamente ponderado por segmento foi calculado seguindo Scholz et al., (2013):

$$D_h = \left(\frac{\sum d^4}{n}\right)^{\frac{1}{4}}$$

onde *d* é o diâmetro medido do vaso (m) e *n* é o número de vasos medidos (pelo menos 25 por segmento).

2.2.5 Índice de vulnerabilidade

O índice de vulnerabilidade (VI) foi calculado utilizando a equação proposta por Carlquist (1977):

$$VI = D_v/F_v$$

onde D_v = diâmetro médio do lúmen do vaso por segmento em mm e F_v = frequência do vaso em mm^2.

2.3. Análise de dados

Construímos modelos de regressão bivariada para avaliar as relações entre a altura das árvores e as características hidráulicas e anatômicas dos vasos do xilema. Além disso, também construímos modelos de regressão bivariada para entender como a resistência à embolia estava relacionada às características anatômicas do xilema e à condutividade hidráulica teórica. Posteriormente, para todos os modelos de regressão bivariada, testamos se as relações observadas são consistentes entre as espécies e estimamos as linhas alométricas de melhor ajuste para as relações bivariadas; ajustamos um eixo principal padronizado e testamos as diferenças de inclinação (declives) e interceptações entre as quatro espécies usando o pacote SMATR (Warton et al., 2012). Antes de realizar a análise, testamos a normalidade e homocedasticidade dos dados por meio dos testes de Shapiro-Wilk e Levene (Levene, 1961; Shapiro-Wilk, 1965), e realizamos todas as análises no software R versão 4.2.1 (R Core Team, 2022).

3. RESULTADOS

3.1 A altura das árvores influencia o comportamento hidráulico

Em geral, descobrimos para todas as espécies de árvores que à medida que a altura aumenta, o ramo da copa diminui a resistência do xilema à embolia (P_{50} menos negativo, $P < 0{,}0001$, $R^2 = 0{,}45$, Fig. 1a). Surpreendentemente, o potencial hídrico mínimo da folha não muda com a altura, exceto muito ligeiramente para *B. rubescens* (Fig. 1b). Além disso, encontramos uma relação negativa entre a altura das árvores e a margem de segurança hidráulica para três das espécies avaliadas, onde árvores mais altas tendem a ter HSM_{50} mais negativo (Fig. 1c). Os declives não variaram entre as espécies, mas tiveram interceptações diferentes. As espécies diferem em termos de P_{50} e HSM_{50}. Assim, as alterações no HSM_{50} com a altura são quase inteiramente impulsionadas pelas alterações no P_{50}.

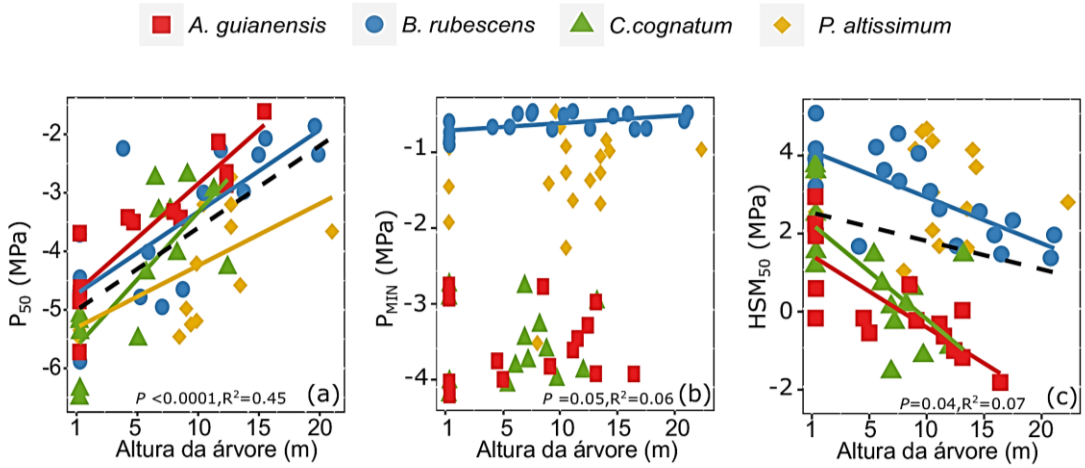


Fig. 1 Relações entre altura das árvores e as características hidráulicas: (a) resistência à embolia do xilema - P_{50}, (b) potencial hídrico foliar mínimo - P_{MIN} e (c) margens de segurança hidráulica - HSM_{50}. As linhas sólidas fornecem as linhas de melhor ajuste previstas para SMA a partir de relações bivariadas para cada espécie. A linha preta tracejada em negrito fornece a linha geral de melhor ajuste da SMA para todas as espécies juntas (o R^2 na figura e o valor *P* referem-se à linha geral de melhor ajuste da SMA para todas as espécies juntas, dados estendidos Tabelas S1 a S3).

3.2 Relação da condutividade hidráulica teórica e características funcionais do xilema com a altura da árvore

Em geral, os ramos do dossel das árvores mais altas dentro de cada espécie têm diâmetro médio do lúmen dos vasos mais largos e um número menor de vasos do que os coespecíficos mais baixos (Fig. 2a, b). Com o aumento da altura, o diâmetro médio do lúmen dos vasos aumenta para todas as espécies avaliadas ($P < 0{,}0001$, $R^2 = 0{,}48$, Fig.

2a). Por outro lado, à medida que as árvores aumentam em altura, a frequência de vasos diminui em todas as espécies (P < 0,0001, R^2 = 0,35, Fig. 2b). A condutividade hidráulica teórica K_h, que combina frequência e diâmetro do vaso, não muda com a altura (Fig. 2c). O diâmetro do vaso ponderado hidraulicamente aumenta significativamente com a altura para duas das espécies avaliadas (Fig. S1).

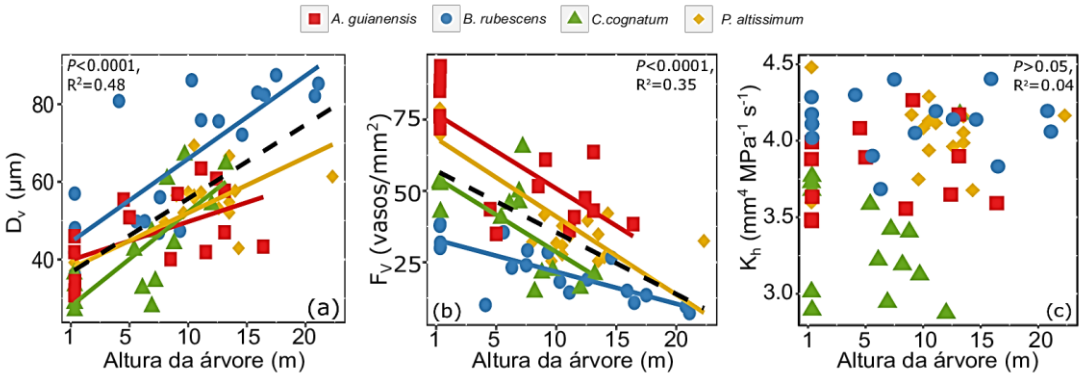


Fig. 2 Relações entre altura da árvore e as características anatômicas do xilema. (a) diâmetro do lúmen do vaso - D_V, (b) frequência do vaso - F_V e (c) condutividade hidráulica teórica - K_h. As linhas sólidas fornecem as linhas de melhor ajuste previstas para SMA a partir de relações bivariadas para cada espécie. A linha preta tracejada em negrito fornece a linha geral de melhor ajuste da SMA para todas as espécies juntas (o R^2 na figura e o valor P referem-se à linha geral de melhor ajuste da SMA para todas as espécies juntas, dados estendidos Tabelas S4 a S6).

3.3 Características funcionais do xilema e vulnerabilidade hidráulica

Em geral, as características funcionais do xilema estão relacionadas à vulnerabilidade hidráulica, porém a magnitude das relações varia entre as espécies (Fig. 3a, b). Embora o diâmetro do lúmen do vaso esteja positivamente relacionado à resistência à embolia (P < 0,0001, R^2 = 0,37, Fig. 3a), a frequência do vaso está negativamente associada à vulnerabilidade hidráulica (P = 0,0004, R^2 = 0,19, Fig. 3b). Não encontramos relação entre resistência à embolia e condutividade hidráulica teórica para espécies arbóreas (Fig. 3c). Além disso, a relação global entre a resistência à embolia e o diâmetro do vaso ponderado hidraulicamente foi muito mais fraca do que entre a resistência à embolia e o diâmetro médio do vaso (Fig. S2a) e impulsionada por uma espécie, *B. rubescens* (Fig. S2a, Tabela S11). Observamos também que o índice de

vulnerabilidade do xilema (VI) derivado de medidas anatômicas (D_V/F_V) exibiu uma relação global positiva com P_{50}, mas que a variação no VI foi frequentemente menor do que em P_{50} (Fig. S2b, Tabela S12).

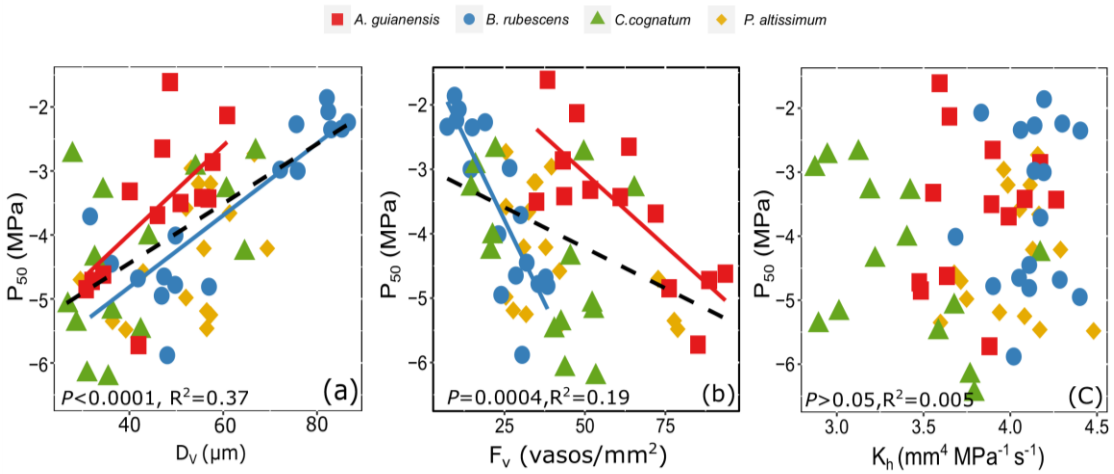


Fig. 3 Relações entre características anatômicas do xilema e condutividade hidráulica teórica com a resistência à embolia do xilema P_{50}: (a) diâmetro do lúmen do vaso - D_V, (b) frequência do vaso - F_V e (c) condutividade hidráulica teórica - K_h. As linhas sólidas fornecem as linhas de melhor ajuste previstas para SMA a partir de relações bivariadas para cada espécie. A linha preta tracejada em negrito fornece a linha geral de melhor ajuste da SMA para todas as espécies juntas (o R^2 na figura e o valor *P* referem-se à linha geral de melhor ajuste da SMA para todas as espécies juntas, dados estendidos Tabelas S7 a S9).

4. DISCUSSÃO

Variação da segurança e eficiência hidráulica com a altura da árvore

Nossos resultados mostram que, para cada espécie testada no sul da Floresta Amazônica, os galhos da copa das árvores mais altas têm margens de segurança hidráulica mais baixas (mais negativas) do que os galhos equivalentes de árvores da mesma espécie mais baixas. Esses resultados são consistentes com os resultados de Giles et al., (2022), que descobriram que árvores menores (1-10 cm de diâmetro) no sítio de Caxiuanã na Amazônia, tinham margens de segurança hidráulica mais altas do que árvores maiores do mesmo gênero, embora não tenham sido observados padrões claros no HSM_{50} no mesmo local, em relação ao diâmetro para árvores adultas com DAP >10 cm (Bittencourt et al., 2020). Não temos conhecimento de nenhum outro estudo que tenha avaliado especificamente como as margens de segurança hidráulica

(integrando a resistência à embolia e os potenciais hídricos foliares observados *in situ*) variam com a altura da árvore.

Descobrimos que no nosso local de estudo, a relação entre a altura das árvores e o HSM_{50} é impulsionada por reduções acentuadas no P_{50} com o aumento da altura e não por alterações no P_{MIN}. Em vez disso, o P_{MIN} exibiu fortes assinaturas específicas da espécie que eram independentes da altura. Estes resultados contrastam com outros estudos em florestas tropicais que relataram P_{MIN} mais baixos em árvores maiores do que em árvores mais pequenas (por exemplo, Kenzo et al., 2015, Giles et al., 2022). A falta de efeito de altura no P_{MIN} pode estar associada às características específicas do nosso local de estudo, que é de natureza transicional e tem um dossel mais aberto do que as florestas tropicais nas áreas centrais do bioma. Assim, os gradientes de demanda luminosa e evaporativa entre árvores mais altas e menores são menos pronunciados. Quaisquer diferenças na demanda evaporativa em nosso local de estudo também podem ser compensadas pelo acesso diferenciado à água por plantas menores. O solo no local de estudo possui uma camada de laterita hidromórfica semi-concrecionada (Marimon-Junior et al., 2020) a uma profundidade de aproximadamente dois metros, o que pode restringir o acesso mais profundo à água pelas raízes de árvores menores. Embora não tenhamos observações diretas da profundidade das raízes em nossos locais, estudos recentes mostraram que árvores grandes tendem a ter raízes longas que ajudam a reduzir o estresse hídrico e a competição durante secas extremas, em comparação com espécies de árvores curtas com raízes superficiais (Brum et al., 2019; Giles et al., 2022).

O declínio na resistência à embolia (isto é, a tendência para um P_{50} menos negativo) com a altura das árvores é uma característica consistente em todas as quatro espécies consideradas. O padrão observado está de acordo com outros estudos que relataram uma relação interespecífica entre a altura máxima da árvore e a resistência à embolia (por exemplo, Liu et al., 2019), declínio na resistência à embolia com a altura em plantações experimentais (Olson et al., 2018) e resistência reduzida à embolia em árvores mais altas em comparação com árvores mais baixas do mesmo gênero na Amazônia (Giles et al., 2022, Rowland et al., 2015, mas ver Bittencourt et al., 2020) ou da mesma espécie em sistemas temperados (por exemplo, Prendin et al., 2018). Esta relação foi explicada anteriormente por: 1) árvores pequenas desenvolvendo xilema mais resistente para compensar perfis de enraizamento rasos (Brum et al., 2019, Giles et al., 2022) e 2) uma ligação entre o diâmetro do conduto do vaso e a vulnerabilidade, por meio da qual as árvores mais altas com vasos maiores enfrentam maior risco de embolia

do que espécies da mesma espécie mais baixas. Em consonância com um grande número de outros estudos, observamos um aumento no diâmetro do lúmen do vaso apical com o aumento da altura da árvore (por exemplo, Zach et al., 2010; Prendin et al., 2018). As árvores mais altas enfrentam o desafio de transportar água para a copa contra a crescente resistência devido ao aumento do comprimento do caminho. Vasos apicais mais largos em árvores mais altas fornecem um mecanismo para superar os efeitos de percursos mais longos na resistência hidráulica (Pendin et al., 2018), mas isto pode ocorrer à custa de uma maior vulnerabilidade à seca (por exemplo, Isasa et al., 2023; Olson et al., 2023).

Encontramos uma relação moderadamente forte (Fig. 3a) entre a resistência à embolia e o diâmetro médio do lúmen dos vasos dos ramos apicais, de modo que ramos com diâmetros apicais médios mais largos (geralmente de árvores mais altas) são menos resistentes à embolia. Isto é consistente com trabalhos anteriores em espécies temperadas onde o mesmo padrão geral foi observado no nível interespecífico (por exemplo, Maherali et al., 2006; Levionnois et al., 2021; Isasa et al., 2023). Nosso estudo descobriu que a ligação entre diâmetro do lúmen do vaso e vulnerabilidade também é válida em indivíduos de tamanhos diferentes da mesma espécie. A base causal desta relação permanece obscura, mas os possíveis mecanismos incluem: 1) Aumento da probabilidade de formação de embolia espontânea em vasos maiores: as formações de embolia são eventos discretos e são mais prováveis de acontecer pelo menos uma vez em vasos com maiores volumes de seiva do xilema (Isasa et al. ., 2021) e 2) Maior potencial de transmissão de embolia para outros vasos: Vasos mais largos podem ter poros maiores em suas membranas de pontuação e uma maior quantidade de depressões intervasculares, aumentando assim sua vulnerabilidade à embolia induzida por estresse hídrico (Hargrave et al ., 1994). Uma grande fração ou número de membranas intervasculares aumentaria a probabilidade de ter de um a poucos poros de membrana de intervasculares desproporcionalmente grandes, levando à propagação de embolia (Wheeler et al., 2005). Recentemente, um estudo com espécies arbóreas de clima temperado (Isasa et al., 2023), forneceu evidências claras de que as dimensões dos vasos têm efeito na resistência à embolia, e que esta relação não pode ser explicada apenas pela espessura da membrana de pontuação intervascular.

Além do diâmetro do vaso, outras características anatômicas também podem estar relacionadas à resistência à embolia. Em nosso estudo, descobrimos que a ligação entre frequência de vasos e vulnerabilidade também se aplica a indivíduos de tamanhos

diferentes da mesma espécie. Aumentos na frequência dos vasos podem compensar as perdas de condutância devido à redução do diâmetro do lúmen dos vasos, fornecendo uma estratégia potencial para evitar o risco de embolia, mantendo ao mesmo tempo a alta condutância (Echeverría et al., 2019). Além disso, plantas com maior frequência de vasos tendem a ser mais resistentes à embolia, como observado em nosso estudo, para indivíduos mais baixos. Isso ocorre porque um maior número de vasos de menor diâmetro pode ajudar a prevenir a propagação de bolhas de ar por todo o sistema vascular. Quando uma bolha de ar entra em um vaso, ela pode se espalhar para vasos adjacentes através da rede interconectada de condutos do xilema. Se a frequência dos vasos for baixa e os vasos forem de grande diâmetro, como observamos para indivíduos mais altos da mesma espécie, a embolia pode se propagar mais rapidamente e causar maiores danos ao transporte de água (Tyree & Zimmermann, 2002; Ewers et al., 2007). Além disso, observamos que indivíduos mais altos apresentavam distribuição de vasos maiores (Fig. S3), nos quais a embolia pode se espalhar mais facilmente de vaso para vaso devido ao seu maior diâmetro e maior conectividade. Por outro lado, em indivíduos mais baixos da mesma espécie (Fig. S3), com uma distribuição que inclui uma variedade de tamanhos de vasos, os vasos menores atuam como barreiras, restringindo o movimento das embolias e impedindo a sua propagação generalizada (Levionnois et al., 2021).

Nossas descobertas fornecem suporte consistente para a ligação diâmetro-vulnerabilidade. Por exemplo, à medida que indivíduos de *Amaioua guianensis* ganham maiores alturas, o diâmetro dos vasos aumenta linearmente e, consequentemente, são menos resistentes à embolia do que indivíduos menores. Dessa forma, nossas descobertas podem ajudar a explicar a maior vulnerabilidade dos indivíduos mais altos a outros indivíduos mais baixos da mesma espécie sujeitos às mesmas condições (Anfodillo & Olson, 2021). Além disso, os nossos resultados também ajudam a compreender como algumas espécies atingem alturas maiores do que outras. Por exemplo, *Brosimum rubescens* é a maior espécie avaliada e mantém um HSM_{50} mais positivo em indivíduos maiores do que as outras espécies.

Trade-off entre Kh e P50

Nossos resultados mostraram que a condutividade hidráulica teórica total - K_h não muda com a altura da árvore, sugerindo nenhum papel direto para uma compensação entre K_h e P_{50} na explicação do aumento da vulnerabilidade do xilema

com a altura. Além disso, não encontramos nenhuma relação geral entre espécies no ramo individual entre P_{50} e a condutividade hidráulica teórica total. O padrão observado está de acordo com outros estudos que não relatam nenhum trade-off entre P_{50} e K_h em enclaves da savana amazônica (Simioni et al., 2023) ou encontraram um fraco trade-off entre K_h e segurança hidráulica - P_{50} para plantas lenhosas em escala global (por exemplo, Gleason et al., 2016). Em contraste, estudos em duas florestas panamenhas (van der Sande et al., 2019) e florestas de abetos noruegueses em Itália (Pendin et al., 2018). Em nosso estudo, a falta de uma relação geral com a condutividade hidráulica teórica total provavelmente reflete os efeitos compensatórios do diâmetro e da frequência do vaso - a frequência do vaso diminui à medida que o diâmetro do vaso aumenta. A relação entre vulnerabilidade hidráulica e diâmetro dos vasos pode ser mais importante do que entre vulnerabilidade e condutividade teórica total, pois sugere que, em média, os vasos em árvores mais altas podem ser mais vulneráveis devido aos seus diâmetros maiores.

Conclusões e implicações para as florestas do sul da Amazônia

Nosso estudo avalia a variação nas propriedades hidráulicas de árvores com altura dentro das espécies da região mais seca da Amazônia e que enfrentou as maiores mudanças climáticas recentes (Nobre et al., 2016; Marengo et al., 2018). Além disso, possuem as menores margens de segurança hidráulica (Tavares et al., 2023) e estão sujeitas às maiores alterações climáticas de todas as florestas amazônicas. Nossos resultados fornecem evidências claras da importância dessas propriedades (por exemplo, HSM_{50}) em influenciar a estrutura e o funcionamento da floresta, além de oferecer um possível mecanismo por trás do aumento da mortalidade das árvores mais altas: a diminuição do P_{50} nível de galhos com a altura nos mecanismos potenciais por trás do aumento da mortalidade de árvores tropicais mais altas. Descobrimos que as árvores altas enfrentam as margens de segurança hidráulica mais baixas e mostramos que isto está relacionado com o aumento do diâmetro dos vasos para algumas espécies. No entanto, uma compreensão mais profunda dos processos biofísicos que determinam a formação e propagação da embolia em nível de nanoescala é crucial para compreender completamente a ligação diâmetro-vulnerabilidade nas plantas. Como a biomassa florestal está concentrada nas maiores árvores destas florestas, as tendências contínuas no aumento do VPD e na redução das chuvas nesta região têm o potencial de alterar significativamente a estrutura florestal.

5. AGRADECIMENTOS

Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES Proc. 88887.586792/2020-00) e do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq Proc. SWE - 200576/2022-4) bolsa para Igor Araújo. Esta pesquisa recebeu apoio financeiro da (For a Climate Resilient Amazon – FORAMA - Royal Society ICA/R1/180100). Agradecemos ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade do Estado de Mato Grosso – UNEMAT.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Adams HD, Guardiola-Claramonte M, Barron-Gafford GA, Villegas JC, Breshears DD, Zo CB, Huxman TE. 2009. Temperature sensitivity of drought-induced tree mortality portends increased regional die-off under global-change-type drought. *Proceedings of the national academy of sciences*, **106**(17): 7063-7066.

Adams HD, Zeppel MJ, Anderegg WR, Hartmann H, Landhäusser SM, Tissue DT, McDowell NG. 2017. A multi-species synthesis of physiological mechanisms in drought-induced tree mortality. *Nature ecology & evolution*, **1**(9): 1285-1291.

Allen CD, Macalady AK, Chenchouni H, Bachelet D, McDowell N, Vennetier M, Cobb N. 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest ecology and management*, **259**(4): 660-684.

Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, Gonçalves JDM, Sparovek G. 2013. Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift*, **22**(6): 711-728.

Anfodillo T, Olson ME. 2021. Tree mortality: testing the link between drought, embolism vulnerability, and xylem conduit diameter remains a priority. *Frontiers in Forests and Global Change*, **4**(1): 704670.

Anderegg WR, Klein T, Bartlett M, Sack L, Pellegrini AF, Choat B, Jansen S. 2016. Meta-analysis reveals that hydraulic traits explain cross-species patterns of drought-induced tree mortality across the globe. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **113**(18): 5024-5029.

Araújo, I, Marimon BS, Scalon MC, Fauset S, Junior BHM, TiwariR, Gloor MU. 2021. Trees at the Amazonia-Cerrado transition are approaching high temperature thresholds. *Environmental Research Letters*, **16**(3): 034047.

Bennett AC, McDowell NG, Allen CD, Anderson-Teixeira KJ. 2015. Larger trees suffer most during drought in forests worldwide. *Nature Plants*, **1**(10): 1-5.

Berlyn GP, Miksche JP, Sass JE. 1976. Botanical microtechnique and cytochemistry. *Iowa State University Press*, **1**(2):200.

Bittencourt PR, Oliveira RS, da Costa AC, Giles AL, Coughlin I, Costa PB, Rowland L. 2020. Amazonia trees have limited capacity to acclimate plant hydraulic properties in response to long- term drought. *Global change biology*, **26**(6): 3569-3584.

Brodribb TJ, Carriqui M, Delzon S, Lucani C. 2017. Optical measurement of stem xylem vulnerability. *Plant Physiology*, **174**(4): 2054-2061.

Brodribb TJ, Cochard H. 2009. Hydraulic failure defines the recovery and point of death in water-stressed conifers. *Plant physiology*, **149**(1): 575-584.

Brum M, Vadeboncoeur MA, Ivanov V, Asbjornsen H, Saleska S, Alves LF, Oliveira RS. 2019. Hydrological niche segregation defines forest structure and drought tolerance strategies in a seasonal Amazon forest. *Journal of Ecology*, **107**(1): 318-333.

Carlquist S. 1977. Ecological factors in wood evolution: a floristic approach. *American journal of botany*, **64**(7): 887-896.

Chambers-Ostler A, Gloor E, Galbraith D, Groenendijk P, Brienen R. 2022. Vessel tapering is conserved along a precipitation gradient in tropical trees of the genus *Cedrela*. *Trees*, **37**(2): 269-284.

da Costa ACL, Galbraith D, Almeida S, Portela BTT, da Costa M, Junior JDAS, Meir P. 2010. Effect of 7 yr of experimental drought on vegetation dynamics and biomass storage of an eastern Amazonian rainforest. *New Phytologist*, **187**(3): 579-591.

Duffy PB, Brando P, Asner GP, Field CB. 2015. Projections of future meteorological drought and wet periods in the Amazon. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **112**(43): 13172-13177.

Echeverría A, Anfodillo T, Soriano D, Rosell JA, Olson ME. 2019. Constant theoretical conductance via changes in vessel diameter and number with height

growth in *Moringa oleifera*. *Journal of Experimental Botany*, **70**(20): 5765-5772.

Esquivel-Muelbert A, Phillips OL, Brienen RJ, Fauset S, Sullivan MJ, Baker TR, Galbraith D. 2020. Tree mode of death and mortality risk factors across Amazon forests. *Nature communications*, **11**(1): 1-11.

Ewers FW, Ewers JM, Jacobsen A, López-Portillo J. 2007. Vessel redundancy: modeling safety in numbers. *Iawa Journal*, **28**(4): 373-388.

Ferrell GT, Otrosina WJ, Demars Jr CJ. 1994. Predicting susceptibility of white fir during a drought-associated outbreak of the fir engraver, Scolytus ventralis, in California. *Canadian Journal of Forest Research*, **24**(2): 302-305.

Fortunel C, Ruelle J, Beauchêne J, Fine PV, Baraloto C. 2014. Wood specific gravity and anatomy of branches and roots in 113 A mazonian rainforest tree species across environmental gradients. *New Phytologist*, **202**(1): 79-94.

Gatti LV, Basso LS, Miller JB, Gloor M, Gatti Domingues L, Cassol HL, Neves RA. 2021. Amazonia as a carbon source linked to deforestation and climate change. *Nature*, **595**(7867): 388-393.

Givnish TJ. 1982. On the adaptive significance of leaf height in forest herbs. *The American Naturalist*, **120**(3): 353-381.

Giles AL, Rowland L, Bittencourt PRL, Bartholomew DC, Coughlin I, Costa PB, Oliveira RS. 2022. Small understorey trees have greater capacity than canopy trees to adjust hydraulic traits following prolonged experimental drought in a tropical forest. *Tree physiology*, **42**(3): 537-556.

Gleason SM, Westoby M, Jansen S, Choat B, Hacke UG, Pratt RB, Zanne AE. 2016. Weak tradeoff between xylem safety and xylem- specific hydraulic efficiency across the world's woody plant species. *New Phytologist*, **209**(1): 123-136.

Guimberteau M, Ronchail J, Espinoza JC, Lengaigne M, Sultan B, Polcher J, Ciais P. 2013. Future changes in precipitation and impacts on extreme streamflow over Amazonian sub-basins. *Environmental Research Letters*, **8**(1): 014035.

Haghtalab N, Moore N, Heerspink BP, Hyndman DW. 2020. Evaluating spatial patterns in precipitation trends across the Amazon basin driven by land cover and global scale forcings. *Theoretical and Applied Climatology*, **140**(1) 411-427.

Hargrave KR, Kolb KJ, Ewers FW, Davis SD. 1994. Conduit diameter and drought- induced embolism in *Salvia mellifera* Greene (Labiatae). *New Phytologist*, **126**(4): 695-705.

Holbrook NM, Burns MJ, Field CB. 1995. Negative xylem pressures in plants: a test of the balancing pressure technique. *Science*, **270**(5239): 1193-1194.

Iawa Committee. 1989. IAWA list of microscopic features for hardwood identification. *IAWA Bull*, **10**(1): 219-332.

Isasa E, Link RM, Jansen S, Tezeh FR, Kaack L, Sarmento Cabral J, Schuldt B. 2023. Addressing controversies in the xylem embolism resistance–vessel diameter relationship. *New Phytologist*, **238**(1): 283-296.

Jancoski HS, Marimon BS, Scalon MC, Barros FV, Marimon-Junior BH, Carvalho E, Oliveira RS, Oliveras Menor I. 2022. Distinct leaf water potential regulation of tree species and vegetation types across the Cerrado-Amazonia transition. *Biotropica*, **54**(2): 431-443.

Janssen TA, Hölttä T, Fleischer K, Naudts K, Dolman H. 2020. Wood allocation trade- offs between fiber wall, fiber lumen, and axial parenchyma drive drought resistance in neotropical trees. *Plant, cell & environment*, **43**(4): 965-980.

Jacobsen AL, Pratt RB, Venturas MD, Hacke UG. 2019. Large volume vessels are vulnerable to water-stress-induced embolism in stems of poplar. *Iawa Journal,* **40**(1): 4-S4.

Jiménez- Muñoz JC, Sobrino JA, Mattar C, Malhi Y. 2013. Spatial and temporal patterns of the recent warming of the Amazon forest. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, **118**(11): 5204-5215.

Johansen DA. 1940. Plant microtechnique. *Plant microtechnique*., 530p.

Johnson DJ, Needham J, Xu CG, Massoud EC, Davies SJ, Anderson-Teixeira KJ, McMahon SM. 2018. Climate sensitive size-dependent survival in tropical trees, *Nature ecology & evolution*, **2**(9): 1436–1442.

Kenzo T, Inoue Y, Yoshimura M, Yamashita M, Tanaka-Oda A, Ichie T. 2015. Height-related changes in leaf photosynthetic traits in diverse Bornean tropical rain forest trees. *Oecologia*, **177**(1): 191-202.

Koch GW, Sillett SC, Jennings GM, Davis SD. 2004. The limits to tree height. *Nature*, **428**(6985): 851-854.

Levene H. 1961. Robust Tests for the equality of variance. Contributions to Probability and Statistics, California.

Levionnois S, Jansen S, Wandji RT, Beauchêne J, Ziegler C, Coste S, Heuret P. 2021. Linking drought- induced xylem embolism resistance to wood anatomical traits in Neotropical trees. *New Phytologist*, **229**(3): 1453-1466.

Lewis SL, Brando PM, Phillips OL, van der Heijden GM, Nepstad D. 2011. The 2010 amazon drought. *Science*, **331**(6017): 554-554.

Liu H, Gleason SM, Hao G, Hua L, He P, Goldstein G, Ye Q. 2019. Hydraulic traits are coordinated with maximum plant height at the global scale. *Science Advances*, **5**(2): eaav1332.

Lobo A, Torres-Ruiz JM, Burlett R, Lemaire C, Parise C, Francioni C, Delzon S. 2018. Assessing inter-and intraspecific variability of xylem vulnerability to embolism in oaks. *Forest Ecology and Management*, **424**(1): 53-61.

Marimon BS, Marimon-Junior BH, Feldpausch TR, Oliveira-Santos C, Mews HA, Lopez-Gonzalez G, Phillips OL. 2014. Disequilibrium and hyperdynamic tree turnover at the forest–cerrado transition zone in southern Amazonia. *Plant Ecology & Diversity*, **7**(2): 281-292.

Marimon-Junior BH, Hay JDV, Imma Oliveras I, Halina Jancoski H, Umetsu RK, Feldpausch TR, Galbraith DR, Gloor EU, Phillips OL, Marimon BS. 2020. Soil water-holding capacity and monodominance in Southern Amazon tropical forests. *Plant and Soil*, **450**(1): 65–79.

Marques EQ, Marimon-Junior BH, Marimon BS, Matricardi EA, Mews HA, Colli GR. 2020. Redefining the Cerrado–Amazonia transition: implications for conservation. *Biodiversity and conservation*, **29**(5): 1501-1517.

Marengo JA, Souza Jr CM, Thonicke K, Burton C, Halladay K, Betts RA, Soares WR. 2018. Changes in climate and land use over the Amazon region: current and future variability and trends. *Frontiers in Earth Science*, **6**(1): 1-21.

Maherali H, Moura CF, Caldeira MC, Willson CJ, Jackson RB. 2006. Functional coordination between leaf gas exchange and vulnerability to xylem cavitation in temperate forest trees. *Plant, Cell & Environment*, **29**(4): 571-583.

McDowell NG, Allen CD. 2015. Darcy's law predicts widespread forest mortality under climate warming. *Nature Climate Change*, **5**(7): 669-672.

Meinzer FC, Johnson DM, Lachenbruch B, McCulloh KA, Woodruff DR. 2009. Xylem hydraulic safety margins in woody plants: coordination of stomatal control of xylem tension with hydraulic capacitance. *Functional Ecology*, **23**(5): 922-930.

Meir P, Mencuccini M, Dewar RC. 2015. Drought- related tree mortality: addressing the gaps in understanding and prediction. *New Phytologist*, **207**(1): 28-33.

Mews HA, Marimon BS, Pinto JRR, Silvério DV. 2011. Dinâmica estrutural da comunidade lenhosa em floresta estacional semidecidual na transição cerrado-floresta amazônica, Mato Grosso, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, **25**(4): 845-857.

Mews HA, Marimon BS, Ratter JA. 2012. Observations on the vegetation of Mato Grosso, Brazil. V. Changes in the woody species diversity of a forest in the Cerrado–Amazonian Forest transition zone and notes on the forests of the region. *Edinburgh Journal of Botany*, **69**(2): 239-253.

Morandi PS, Marimon BS, Eisenlohr PV, Marimon-Junior BH, Oliveira-Santos C, Feldpausch TR, Phillips OL. 2016. Patterns of tree species composition at watershed-scale in the Amazon 'arc of deforestation': implications for conservation. *Environmental Conservation*, **43**(4): 317-326.

Nobre CA, Sampaio G, Borma LS, Castilla-Rubio JC, Silva JS, Cardoso M. 2016. Land-use and climate change risks in the Amazon and the need of a novel sustainable development paradigm. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **113**(39): 10759-10768.

Olson ME, Soriano D, Rosell JA, Anfodillo T, Donoghue MJ, Edwards EJ, Méndez-Alonzo R. 2018. Plant height and hydraulic vulnerability to drought and cold. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **115**(29): 7551-7556.

Olson ME, Pace MR, Anfodillo T. 2023. The vulnerability to drought-induced embolism-conduit diameter link: breaching the anatomy-physiology divide. *IAWA Journal*, **1**(aop): 1-20.

Pammenter NV, Van der Willigen C. 1998. A mathematical and statistical analysis of the curves illustrating vulnerability of xylem to cavitation. *Tree physiology*, **18**(8): 589-593.

Panisset JS, Libonati R, Gouveia CMP, Machado- Silva F, França DA, França JRA, Peres LF. 2018. Contrasting patterns of the extreme drought episodes of 2005, 2010 and 2015 in the Amazon Basin. *International Journal of Climatology*, **38**(2): 1096-1104.

Pereira L, Bittencourt PR, Oliveira RS, Junior MB, Barros FV, Ribeiro RV, Mazzafera P. 2016. Plant pneumatics: stem air flow is related to embolism–new perspectives on methods in plant hydraulics. *New Phytologist*, **211**(1): 357-370.

Phillips OL, Van Der Heijden G, Lewis SL, López- González G, Aragão LE, Lloyd J, Vilanova E. 2010. Drought–mortality relationships for tropical forests. *New Phytologist*, **187**(3): 631-646.

Prendin AL, Mayr S, Beikircher B, von Arx G, Petit G. 2018. Xylem anatomical adjustments prioritize hydraulic efficiency over safety as Norway spruce trees grow taller. *Tree Physiology*, **38**(8): 1088-1097.

R Core Team 2022. A Language and Environment for Statistical Computing: version 4.2.1, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. There is no corresponding record for this reference.

Ratter JA, Richards PW, Argent G, Gifford DR. 1973. Observations on the vegetation of the northeastern Mato Grosso. I. The woody vegetation types of the XavantinaCachimbo expedition area. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* **226**(880): 449–492.

Reis SM, Marimon BS, Esquivel- Muelbert A, Marimon Jr BH, Morandi PS, Elias F, Phillips OL. 2022. Climate and crown damage drive tree mortality in southern Amazonian edge forests. *Journal of Ecology*, **110**(4): 876-888.

Rowland L, da Costa ACL, Galbraith DR, Oliveira RS, Binks OJ, Oliveira AAR, Meir P. 2015. Death from drought in tropical forests is triggered by hydraulics not carbon starvation. *Nature*, **528**(7580): 119-122.

Ryan MG, Yoder BJ. 1997. Hydraulic limits to tree height and tree growth. *Bioscience*, **47**(4): 235-242.

Scholander PF, Bradstreet ED, Hemmingsen EA, Hammel HT. 1965. Sap Pressure in Vascular Plants: Negative hydrostatic pressure can be measured in plants. *Science*, **148**(3668): 339-346.

Scholz A, Klepsch M, Karimi Z, Jansen S. 2013. How to quantify conduits in wood?. *Frontiers in plant science*, **4**(56): 1-11.

Shapiro SS, Wilk MB. 1965. An analysis of variance test for normality (complete samples). *Biometrika*, **52**(1): 591-611.

Simioni PF, Emilio T, Giles AL, de Freitas GV, Oliveira RS, Setime L, Da Cunha M. 2023. Anatomical traits related to leaf and branch hydraulic functioning on Amazonian savanna plants. *AoB PLANTS*, **15**(3): plad018.

Sperry JS, Donnelly JR, Tyree MT. 1988. A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. *Plant, Cell & Environment*, **11**(1): 35-40.

Tardieu F. 1996. Drought perception by plants do cells of droughted plants experience water stress?. *Plant growth regulation*, **20**(2): 93-104.

Tavares JV, Oliveira RS, Mencuccini M, Signori-Müller C, Pereira L, Diniz FC, Galbraith DR. 2023. Basin-wide variation in tree hydraulic safety margins predicts the carbon balance of Amazon forests. *Nature*, **617**(1): 111–117.

Tiwari R, Gloor E, da Cruz WJA, Schwantes Marimon B, Marimon- Junior BH, Reis SM, Galbraith D. 2020. Photosynthetic quantum efficiency in south- eastern Amazonian trees may be already affected by climate change. *Plant, cell & environment*, **44**(7): 2428-2439.

Tyree MT, Zimmermann MH. 2002. Hydraulic architecture of whole plants and plant performance. In Xylem structure and the ascent of sap (pp. 175-214). *Springer*, Berlin, Heidelberg.

Tyree MT, Sperry JS. 1988. Do woody plants operate near the point of catastrophic xylem dysfunction caused by dynamic water stress?: answers from a model. *Plant physiology*, **88**(3): 574-580.

van der Sande MT, Poorter L, Schnitzer SA, Engelbrecht BM, Markesteijn L. 2019. The hydraulic efficiency–safety trade- off differs between lianas and trees. *Ecology*, **100**(5): e02666.

Warton DI, Duursma RA, Falster DS, Taskinen S. 2012. smatr 3-an R package for estimation and inference about allometric lines. *Methods in ecology and evolution*, **3**(2): 257-259.

Wheeler JK, Sperry JS, Hacke UG, Hoang N. 2005. Inter- vessel pitting and cavitation in woody Rosaceae and other vesselled plants: a basis for a safety versus efficiency trade- off in xylem transport. *Plant, Cell & Environment*, **28**(6): 800-812.

Williamson GB, Wiemann MC. 2010. Measuring wood specific gravity correctly. *American Journal of Botany*, **97**(3): 519-524.

Zach A, Schuldt B, Brix S, Horna V, Culmsee H, Leuschner C. 2010. Vessel diameter and xylem hydraulic conductivity increase with tree height in tropical rainforest trees in Sulawesi, Indonesia. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, **205**(8): 506-512.

Zaehle S. 2005. Effect of height on tree hydraulic conductance incompletely compensated by xylem tapering. *Functional Ecology*, **19**(2): 359-364.

Zwieniecki MA, Holbrook NM. 1998. Diurnal variation in xylem hydraulic conductivity in white ash (*Fraxinus americana* L.), red maple (*Acer rubrum* L.) and red spruce (*Picea rubens* Sarg.). *Plant, Cell & Environment*, **21**(11): 1173-1180.

7. APÊNDICES

Tabela S1. Resultados da comparação das linhas entre espécies usando o Eixo Maior Padronizado (SMA: P_{50}~altura*espécie). Intervalo de confiança (IC) entre seus limites (inferior | superior). SMA geral (ou seja, linha de melhor ajuste para todas as espécies juntas).

Espécies	Slope (IC)	Intercept (IC)	R^2	*P*
A. guianensis	0,19(0,14|0,25)	-4,82(-5,31|-4,33)	0,81	0,000005
B. rubescens	0,17(0,12|0,24)	-5,09(-5,80|-4,38)	0,57	0,0003
C. cognatum	0,28(0,19|0,41)	-6,00(-6,83|-5,17)	0,59	0,001
P. altissimum	0,16(0,10|0,26)	-5,98(-6,89|-5,07)	0,35	0,01
Overall SMA	0,19(0,16|0,23)	-5,51(-5,90|-5,11)	0,45	0,0000000001

Tabela S2. Resultados da comparação das linhas entre espécies usando o Eixo Maior Padronizado (SMA: P_{MIN}~altura*espécies). Intervalo de confiança (IC) entre seus limites (inferior | superior). SMA geral (ou seja, linha de melhor ajuste para todas as espécies juntas).

Espécies	Slope (IC)	Intercept (IC)	R^2	*P*
A. guianensis	-0,09 (-0,17|-0,05)	-2,81 (-3,43|-2,18)	0,01	> 0,05
B. rubescens	0,01 (0,01|0,02)	-0,77 (-0,87|-0,67)	0,36	0,01
C. cognatum	-0,11 (-0,21|-0,06)	-2,76 (-3,36|-2,15)	0,01	> 0,05
P. altissimum	0,08 (0,04|0,13)	-2,03 (-2,59|-1,46)	0,02	> 0,05
Overall SMA	0,22(0,17|0,28)	-3,77 (-4,39|-3,15)	0,06	0,05

Tabela S3. Resultados da comparação das linhas entre espécies usando o Eixo Maior Padronizado (SMA: HSM_{50}~altura*espécies). Intervalo de confiança (IC) entre seus limites (inferior | superior). SMA geral (ou seja, linha de melhor ajuste para todas as espécies juntas).

Espécies	Slope (IC)	Intercept (IC)	R^2	*P*
A. guianensis	-0,24 (-0,36|-0,16)	1,72 (0,80|2,64)	0,59	0,002
B. rubescens	-0,16 (-0,23|-0,11)	4,41 (3,69|5,12)	0,53	0,0008

C. cognatum	-0,32 (-0,49|-0,21)	2,79 (1,75|3,83)	0,52	0,003
P. altissimum	-0,19 (-0,32|-0,12)	5,08 (3,84|6,31)	0,18	> 0,05
Overall SMA	-0,29(-0,37|-0,22)	4,21(3,40|5,02)	0,07	0,04

Tabela S4. Resultados da comparação das linhas entre espécies usando o Eixo Maior Padronizado (SMA: DV~altura*espécie). Intervalo de confiança (IC) entre seus limites (inferior | superior). SMA geral (ou seja, linha de melhor ajuste para todas as espécies juntas).

Espécies	**Slope (IC)**	**Intercept (IC)**	**R^2**	***P***
A. guianensis	1,68 (0,99|2,82)	35,12 (26,78|43,46)	0,32	0,04
B. rubescens	2,61 (1,86|3,65)	39,25 (28,97|49,53)	0,61	0,0002
C. cognatum	3,10 (2,11|4,56)	23,96 (14,93|32,99)	0,60	0,001
P. altissimum	1,85 (1,24|2,76)	33,79 (24,83|42,75)	0,48	0,002
Overall SMA	2,59 (2,14|3,12)	30,82 (25,80|35,83)	0,48	0,0000000005

Tabela S5. Resultados da comparação das linhas entre espécies utilizando o Eixo Maior Padronizado (SMA: F_V~altura*espécies). Intervalo de confiança (IC) entre seus limites (inferior | superior). SMA geral (ou seja, linha de melhor ajuste para todas as espécies juntas).

Espécies	**Slope (IC)**	**Intercept (IC)**	**R^2**	***P***
A. guianensis	-3,36 (-5,26|-2,14)	83,14 (69,22|97,07)	0,51	0,005
B. rubescens	-1,42 (-1,99|-1,01)	35,42 (29,78|41,05)	0,60	0,0002
C. cognatum	-3,65 (-5,57|-2,39)	59,94 (48,15|71,72)	0,52	0,003
P. altissimum	-3,18 (-4,44|-2,28)	73,39 (60,79|85,99)	0,65	0,0001
Overall SMA	-3,41(-4,21|-2,76)	66,87 (59,33|74,41)	0,35	0,0000005

Tabela S6. Resultados da comparação das linhas entre espécies usando o Eixo Maior Padronizado (SMA: K_h~altura*espécie). Intervalo de confiança (IC) entre seus limites (inferior | superior). SMA geral (ou seja, linha de melhor ajuste para todas as espécies juntas).

Espécies	**Slope (IC)**	**Intercept (IC)**	**R^2**	***P***
A. guianensis	0,04 (0,02|0,08)	3,52 (3,23|3,81)	0,03	> 0,05
B. rubescens	0,02 (0,01|0,04)	3,89 (3,70|4,08)	0,0000003	> 0,05
C. cognatum	-0,08 (-0,15|-0,04)	3,83 (3,38|4,28)	0,00009	> 0,05
P. altissimum	0,04 (0,02|0,07)	3,59 (3,30|3,89)	0,02	> 0,05
Overall SMA	0,06 (0,04|0,08)	3,34 (3,15|3,52)	0,04	> 0,05

Tabela S7. Resultados da comparação das linhas entre espécies usando Eixo Maior Padronizado (SMA: P_{50}~D_V*espécies). Intervalo de confiança (IC) entre seus limites (inferior | superior). SMA geral (ou seja, linha de melhor ajuste para todas as espécies juntas).

Espécies	Slope (IC)	Intercept (IC)	R^2	*P*
A. guianensis	0,11 (0,06|0,19)	-8,87 (-11,76|-5,98)	0,36	0,03
B. rubescens	0,06 (0,04|0,08)	-7,70 (-8,98|-6,42)	0,71	0,00002
C. cognatum	0,09 (0,05|0,15)	-8,17 (-10,33|-6,00)	0,26	0,05
P. altissimum	0,08 (0,05|0,14)	-9,02 (-11,50|-6,54)	0,20	> 0,05
Overall SMA	0,07(0,06|0,09)	-7,84(-8,69|-6,99)	0,37	0,0000001

Tabela S8. Resultados da comparação das linhas entre espécies usando Eixo Maior Padronizado (SMA: P_{50}~Fv*espécies). Intervalo de confiança (IC) entre seus limites (inferior | superior). SMA geral (ou seja, linha de melhor ajuste para todas as espécies juntas).

Espécies	Slope (IC)	Intercept (IC)	R^2	*P*
A. guianensis	-0,05 (-0,08|-0,03)	-0,03 (-1,56|1,49)	0,61	0,001
B. rubescens	-0,12 (-0,16|-0,09)	-0,77 (-1,68|-0,13)	0,71	0,00001
C. cognatum	-0,07 (-0,13|-0,04)	-1,38 (-3,24|0,46)	0,22	> 0,05
P. altissimum	-0,05 (-0,08|-0,03)	-2,13 (-3,36|-0,91)	0,22	> 0,05
Overall SMA	-0,05(-0,07|-0,04)	-1,66(-2,30|-1,02)	0,19	0,0004

Tabela S9. Resultados da comparação das linhas entre espécies usando o Eixo Maior Padronizado (SMA: P_{50}~K_h*espécies). Intervalo de confiança (IC) entre seus limites (inferior | superior). SMA geral (ou seja, linha de melhor ajuste para todas as espécies juntas).

Espécies	Slope (IC)	Intercept (IC)	R^2	*P*
A. guianensis	0,23 (0,12|0,42)	4,63 (4,05|5,22)	0,02	> 0,05
B. rubescens	0,14 (0,08|0,25)	4,65 (4,33|4,97)	0,01	> 0,05
C. cognatum	-0,29 (-0,50|-0,17)	2,03 (1,26|2,80)	0,22	> 0,05
P. altissimum	0,24 (0,14|0,42)	5,07 (4,45|5,70)	0,02	> 0,05
Overall SMA	0,32 (0,25|0,42)	5,14 (4,77|5,51)	0,005	> 0,05

Tabela S10. Resultados da comparação das linhas entre espécies usando o Eixo Maior Padronizado (SMA: Dh~altura*espécie). Intervalo de confiança (IC) entre seus limites (inferior | superior). SMA geral (ou seja, linha de melhor ajuste para todas as espécies juntas).

Espécies	Slope (IC)	Intercept (IC)	R^2	*P*
A. guianensis	1,51 (0,85 | 2,68)	37,20 (28,61 | 45,79)	0,17	> 0,05
B. rubescens	1,79 (1,16 |2,78)	57,04 (47,51|66,57)	0,33	0,01
C. cognatum	2,44 (1,41|4,21)	27,72 (16,87|38,56)	0,16	> 0,05
P. altissimum	1,64 (1,02|2,63)	41,95 (32,29|51,61)	0,26	0,04
Overall SMA	2,62 (2,08 | 3,30)	35,38 (28,91 | 41,85)	0,22	0,0001

Tabela S11. Resultados da comparação das linhas entre espécies usando Eixo Maior Padronizado (SMA: P50~Dh*espécie). Intervalo de confiança (IC) entre seus limites (inferior | superior). SMA geral (ou seja, linha de melhor ajuste para todas as espécies juntas).

Espécies	Slope (IC)	Intercept (IC)	R^2	*P*
A. guianensis	7,82 (4,41|13,88)	74,99 (56,93|93,04)	0,16	> 0,05
B. rubescens	10,34 (7,06|15,14)	109,72 (94,24|125,20)	0,49	0,001
C. cognatum	-8,68 (-15,65|-4,82)	3,20 (-22,31|28,72)	0,01	> 0,05
P. altissimum	9,82 (5,88|16,42)	100,78 (77,36|124,20)	0,12	> 0,05
Overall SMA	13,38 (10,48|17,09)	109,16 (95,20|123,13)	0,11	0,006

Tabela S12. Resultados da comparação das linhas entre espécies usando o Eixo Principal Padronizado (SMA: P50~ Índice de vulnerabilidade*espécies). Intervalo de confiança (IC) entre seus limites (inferior | superior). SMA geral (ou seja, linha de melhor ajuste para todas as espécies juntas).

Espécies	Slope (IC)	Intercept (IC)	R^2	*P*
A. guianensis	2,90 (1,84 | 4,55)	-6,07 (-7,36 | -4,78)	0,50	0,006
B. rubescens	0,37 (0,27 | 0,52)	-5,10 (-5,75 | -4,45)	0,65	0,00009
C. cognatum	0,98 (0,59|1,62)	-5,93 (-7,02|-4,85)	0,31	0,03
P. altissimum	1,46 (0,89|2,38)	-6,53 (-7,79|-5,26)	0,21	> 0,05
Overall SMA	0,53 (0,43 | 0,66)	-5,08 (-5,47 -4,69)	0,29	0,000006

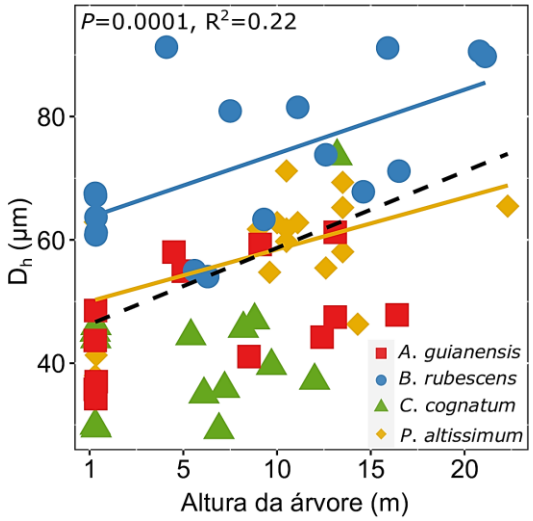


Fig. S1 Relação entre altura da árvore e diâmetro do vaso hidraulicamente ponderado - D_h. As linhas sólidas fornecem as linhas de melhor ajuste previstas para SMA a partir de relações bivariadas para cada espécie. A linha preta tracejada em negrito fornece a linha geral de melhor ajuste da SMA para todas as espécies juntas (o R^2 na figura e o valor *P* referem-se à linha geral de melhor ajuste da SMA para todas as espécies juntas, dados estendidos Tabela S10).

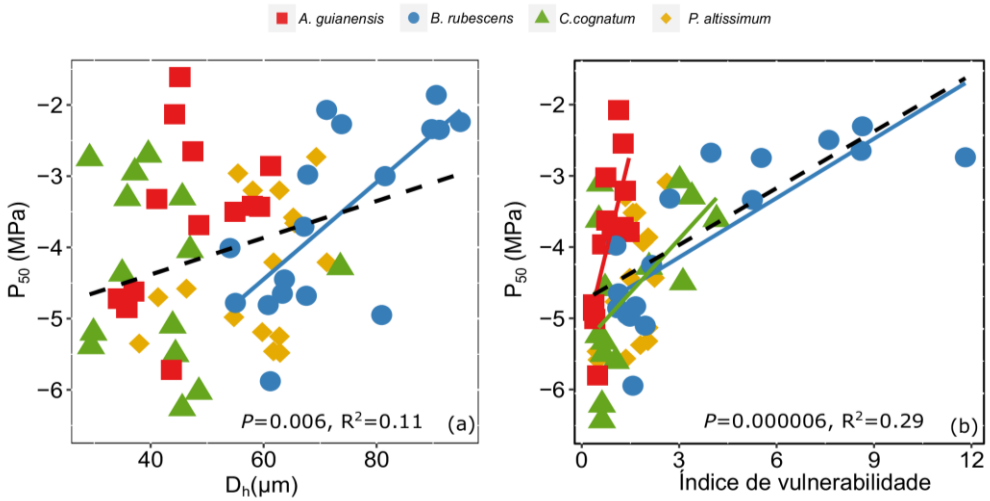


Fig. S2 Relação entre diâmetro do vaso hidraulicamente ponderado, índice de vulnerabilidade e resistência à embolia do xilema - P_{50}: (a) diâmetro do vaso hidraulicamente ponderado - D_h e (b) Índice de vulnerabilidade. As linhas sólidas fornecem as linhas de melhor ajuste previstas para SMA a partir de relações bivariadas para cada espécie. A linha preta tracejada em negrito fornece a linha geral de melhor ajuste da SMA para todas as espécies juntas (o R^2 na figura e o valor *P* referem-se à linha geral de melhor ajuste da SMA para todas as espécies juntas, dados estendidos Tabelas S11 a S12).

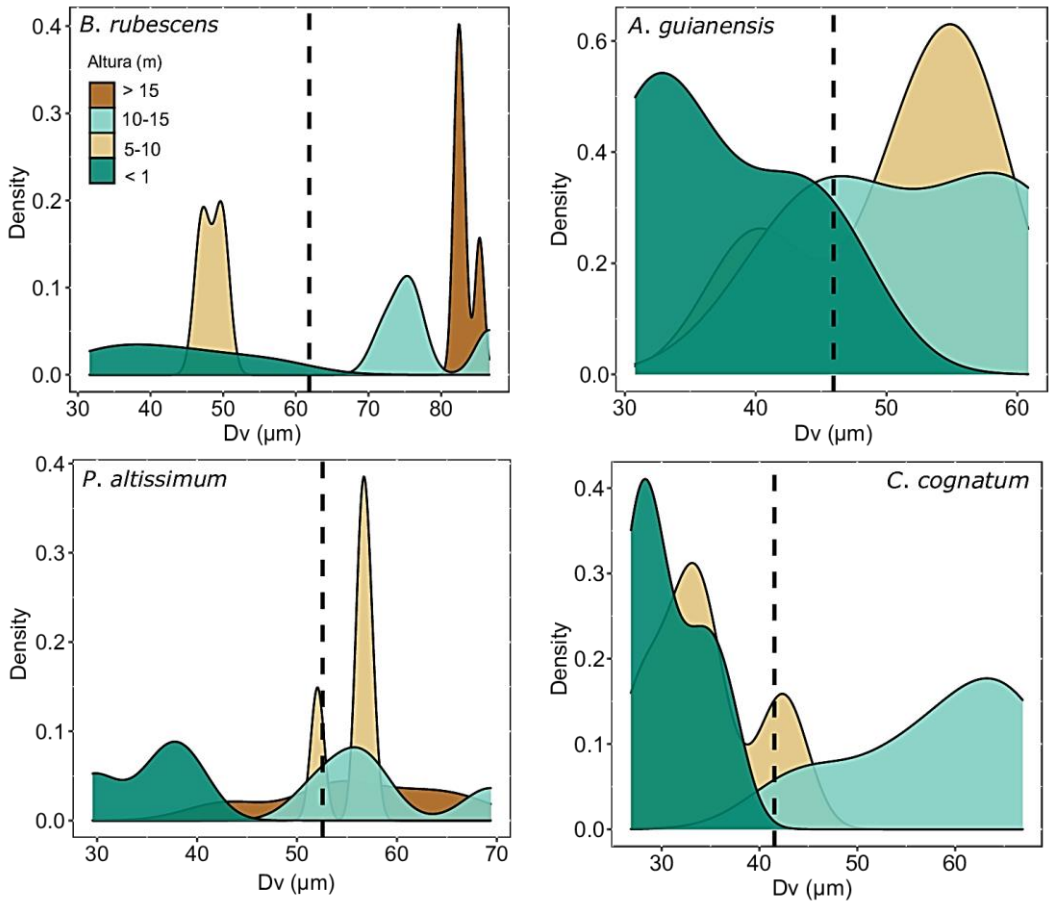


Fig. S3 Distribuição do diâmetro do lúmen dos vasos para quatro espécies de árvores no Sul da Amazônia. A linha tracejada representa o diâmetro médio do lúmen do vaso para as espécies.

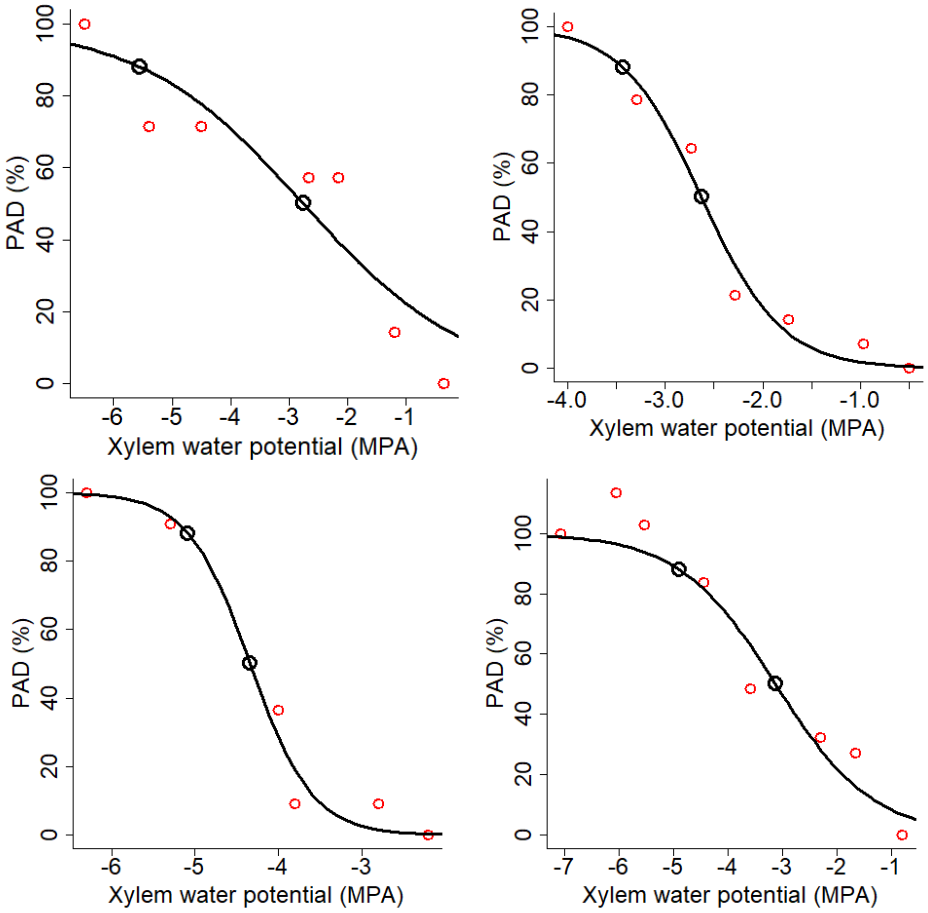


Fig. S4 Curvas de vulnerabilidade do xilema de *Amaioua guianensis* intermediária 10-15m crescendo no Sul da Amazônia.

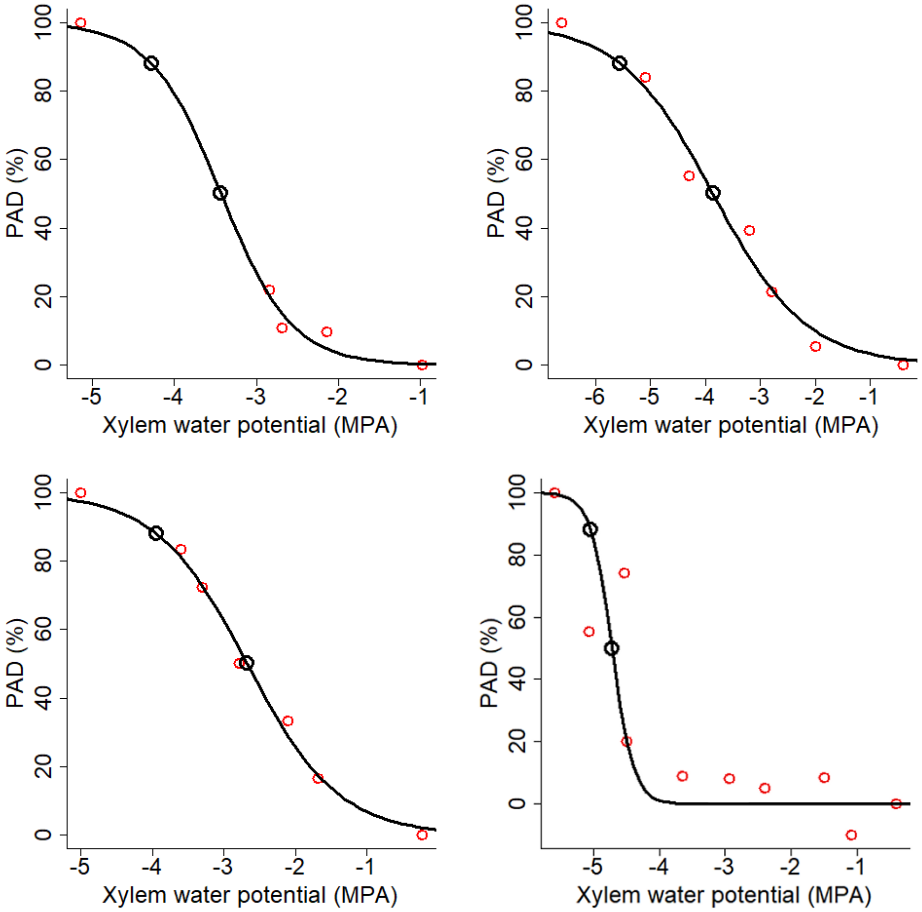


Fig. S5 Curvas de vulnerabilidade do xilema de *Amaioua guianensis* baixa 5-10 m crescendo no Sul da Amazônia.

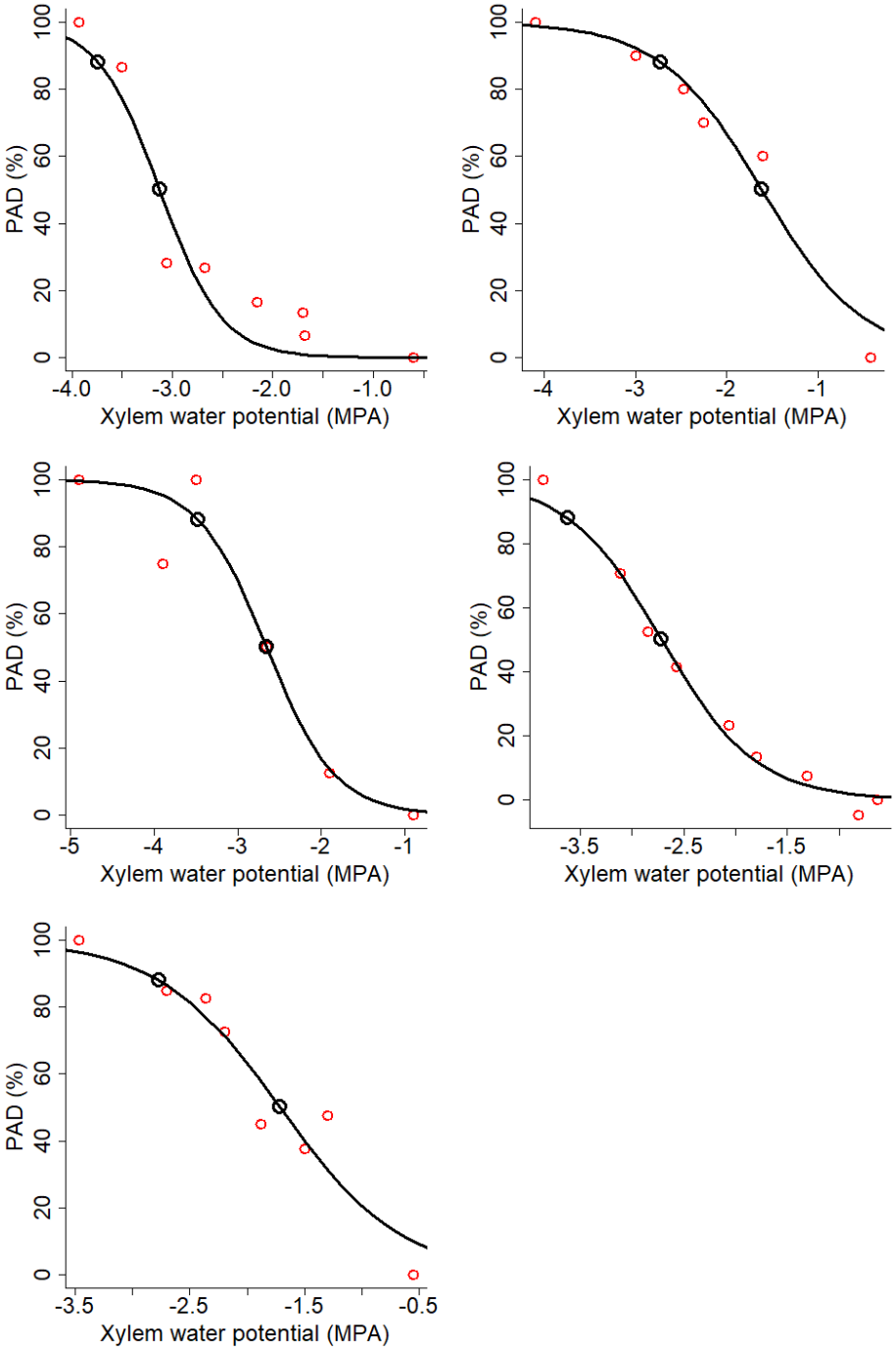


Fig. S6 Curvas de vulnerabilidade do xilema de *Amaioua guianensis* mudas < 1m crescendo no Sul da Amazônia.

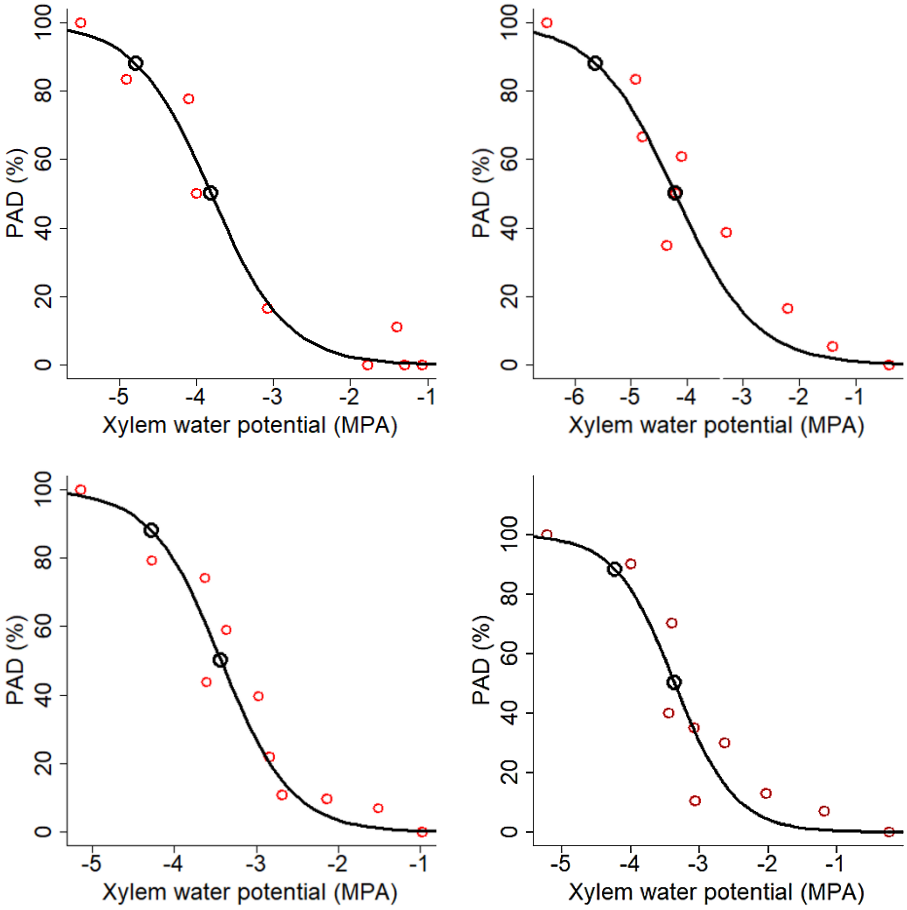


Fig. S7 Curvas de vulnerabilidade do xilema de *Brosimum rubescens* altas >15m crescendo no Sul da Amazônia.

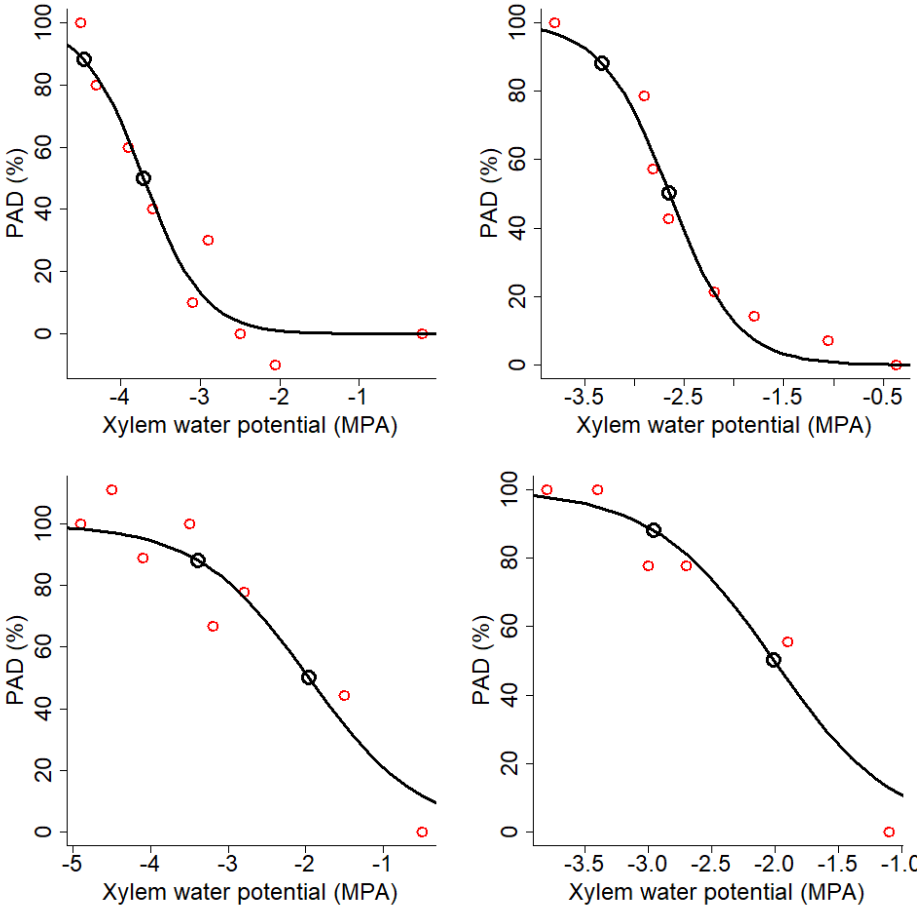


Fig. S8 Curvas de vulnerabilidade do xilema de *Brosimum rubescens* intermediário 10-15m crescendo no Sul da Amazônia.

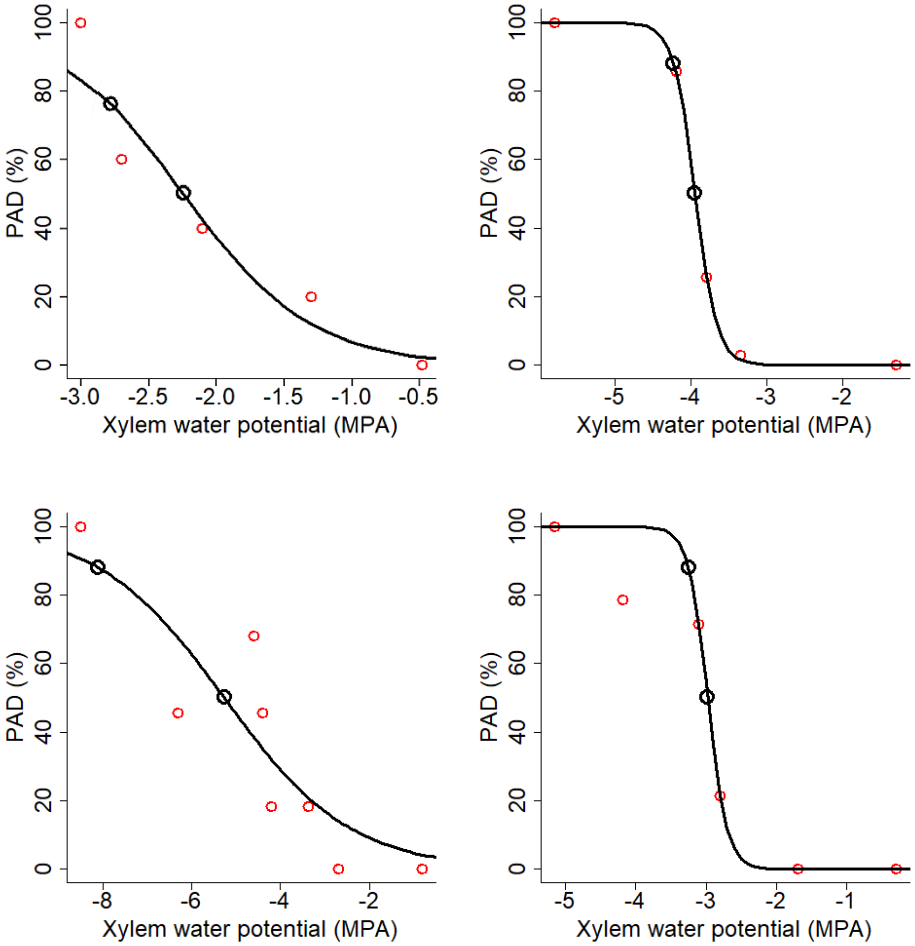


Fig. S9 Curvas de vulnerabilidade do xilema de *Brosimum rubescens* crescendo 5-10 m no Sul da Amazônia.

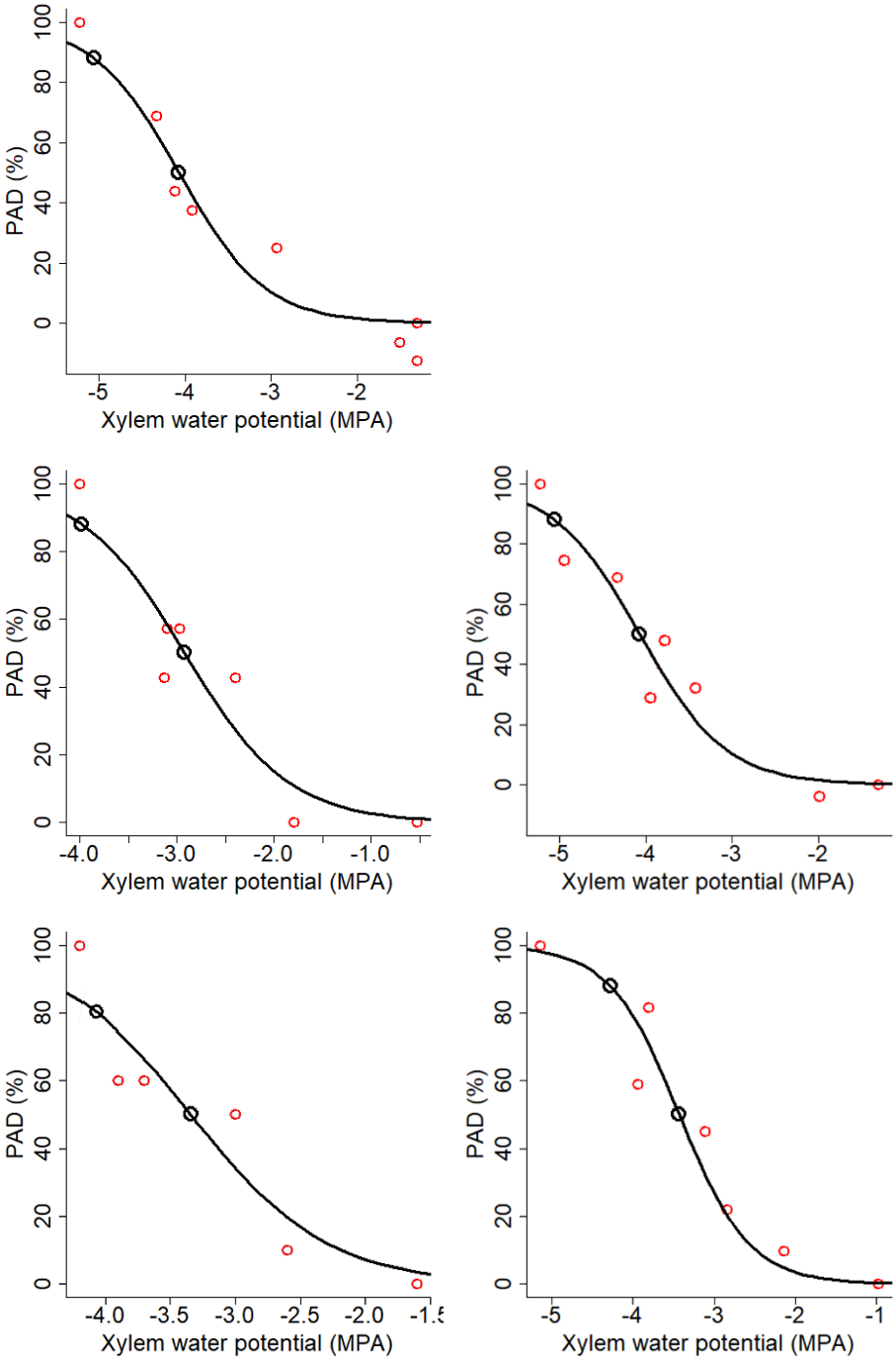


Fig. S10 Curvas de vulnerabilidade do xilema de *Brosimum rubescens* mudas < 1m crescendo no Sul da Amazônia.

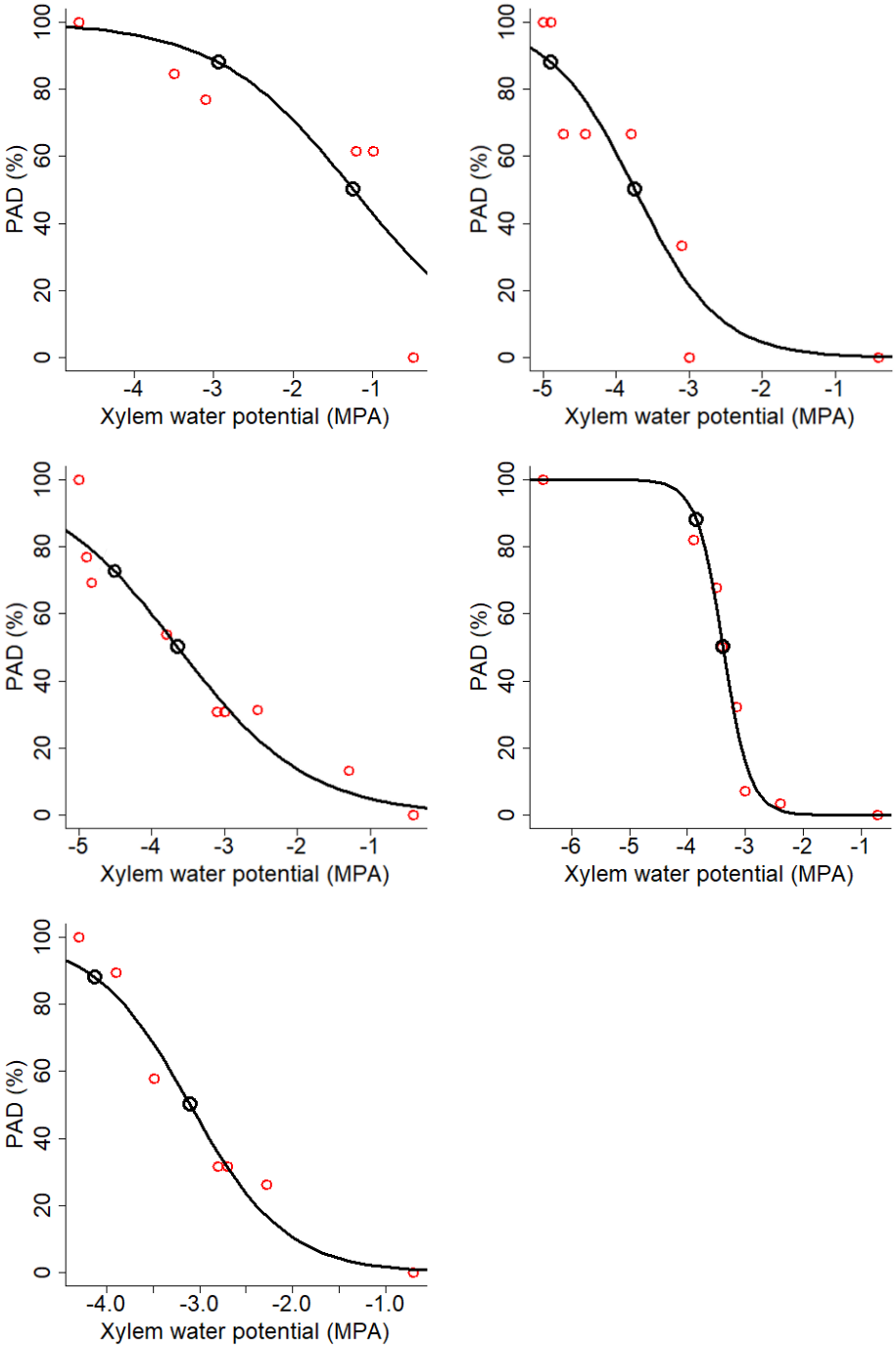


Fig. S11 Curvas de vulnerabilidade do xilema de *Cheiloclinium cognatum* intermediário 10-15m crescendo no Sul da Amazônia.

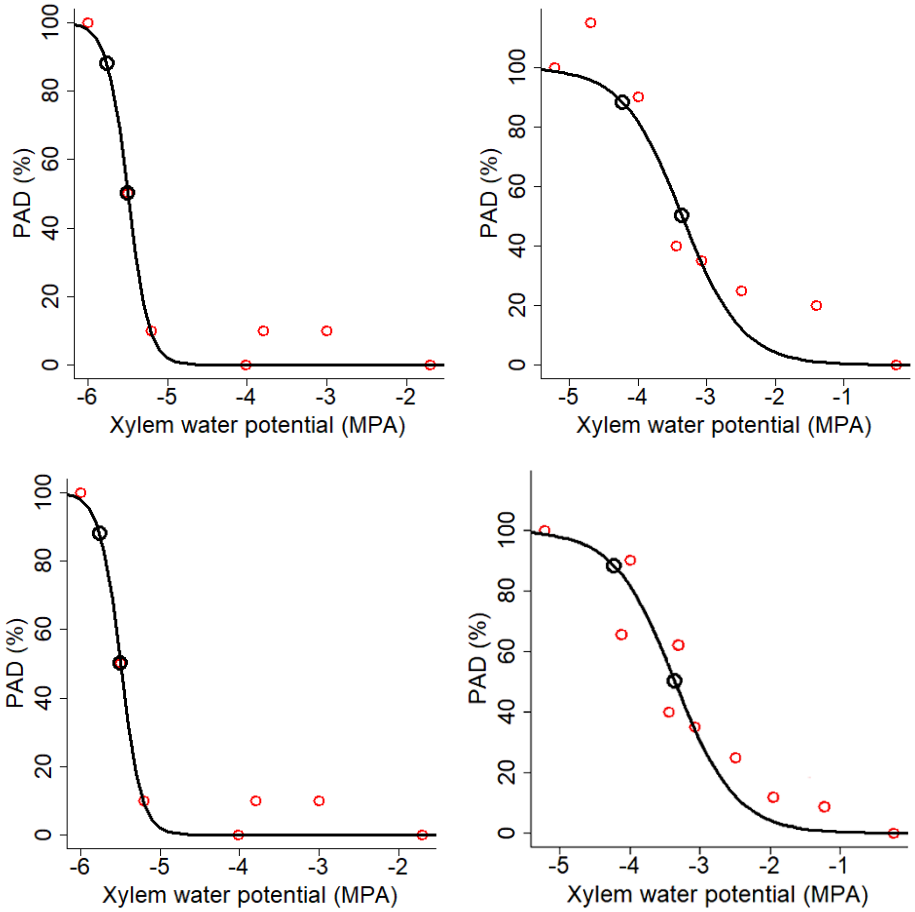


Fig. S12 Curvas de vulnerabilidade do xilema de *Cheiloclinium cognatum* baixa 5-10m crescendo no Sul da Amazônia.

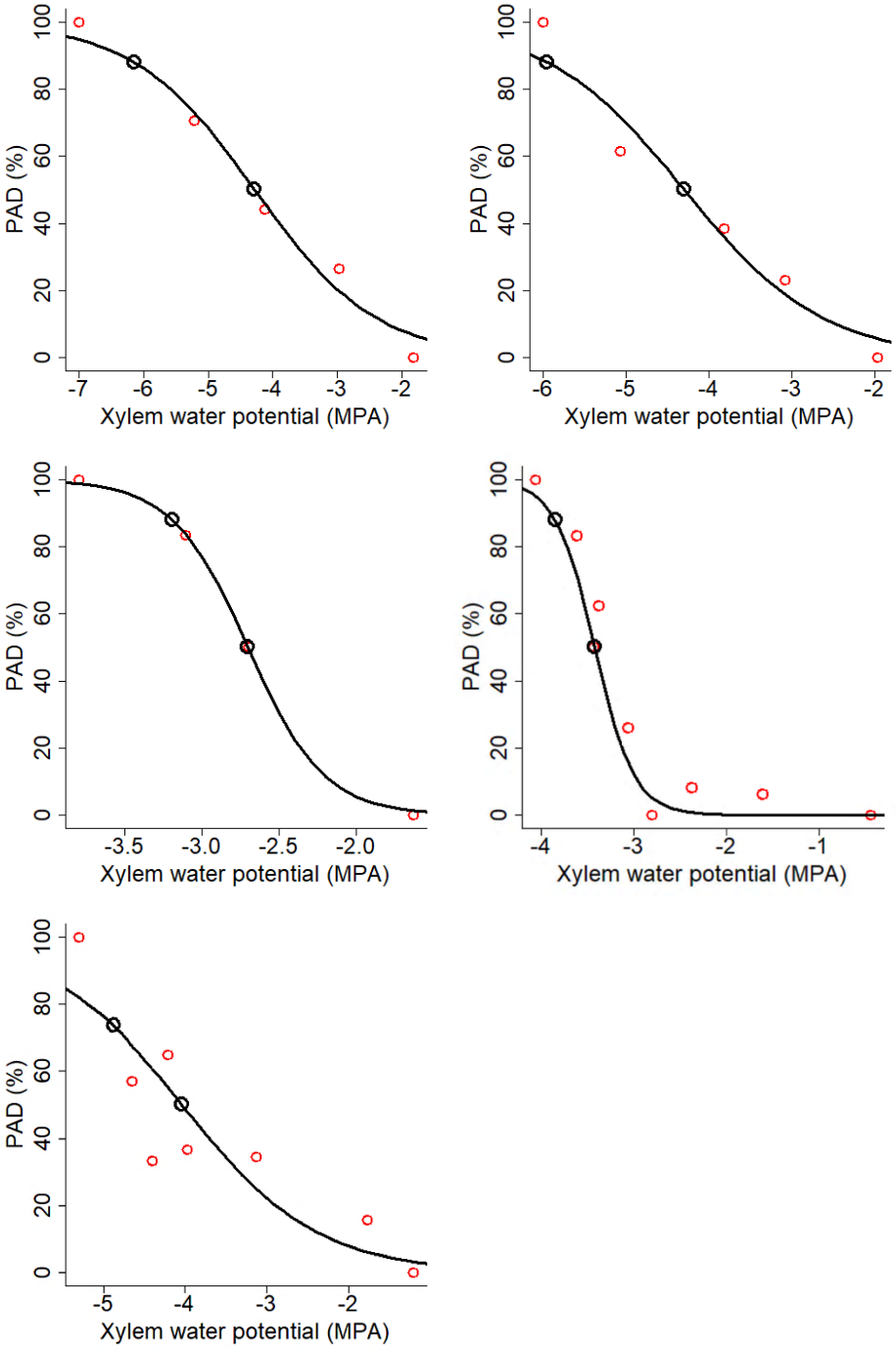


Fig. S13 Curvas de vulnerabilidade do xilema de *Cheiloclinium cognatum* mudas < 1m crescendo no Sul da Amazônia.

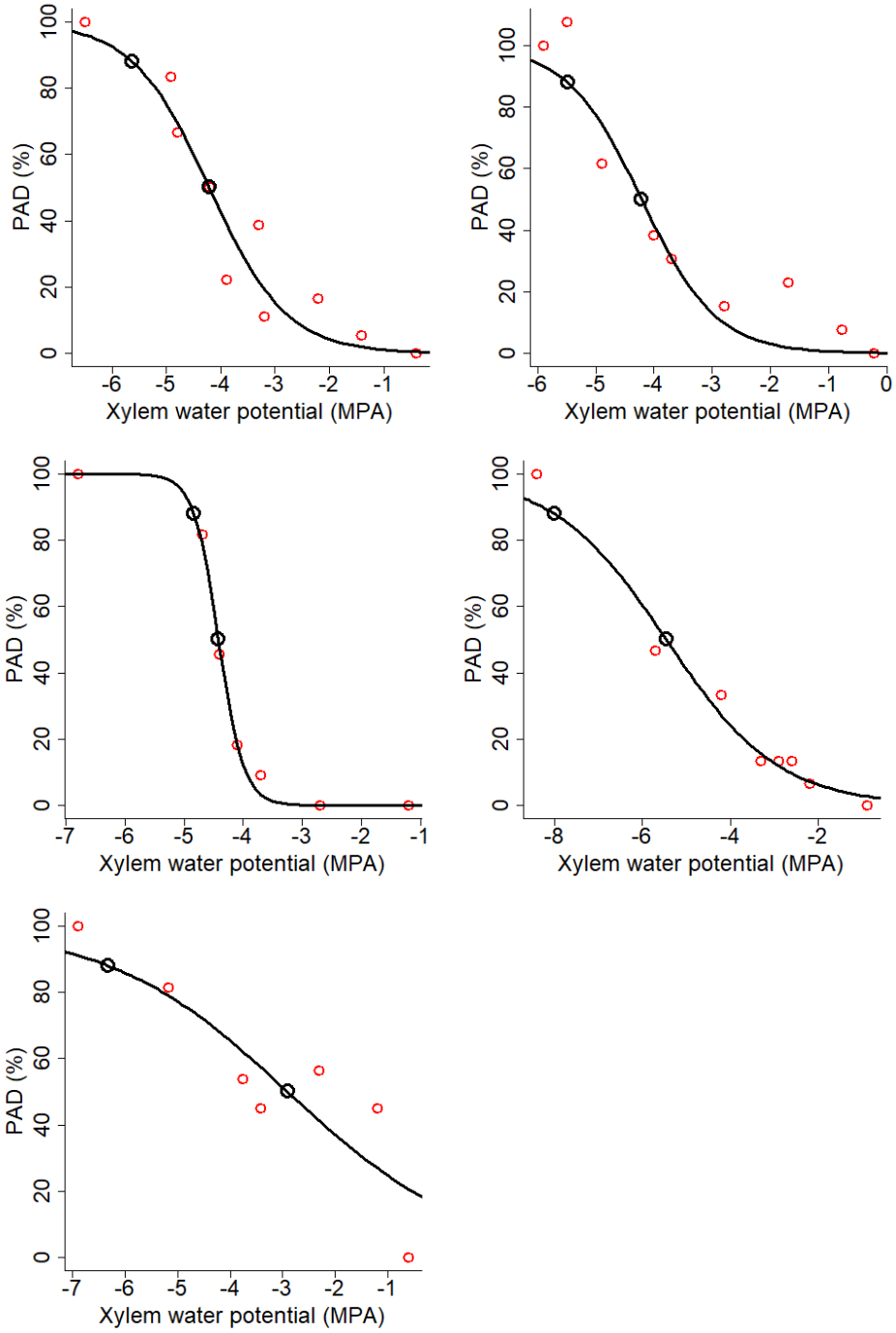


Fig. S14 Curvas de vulnerabilidade do xilema de *Protium altissimum* altas >15m crescendo no Sul da Amazônia.

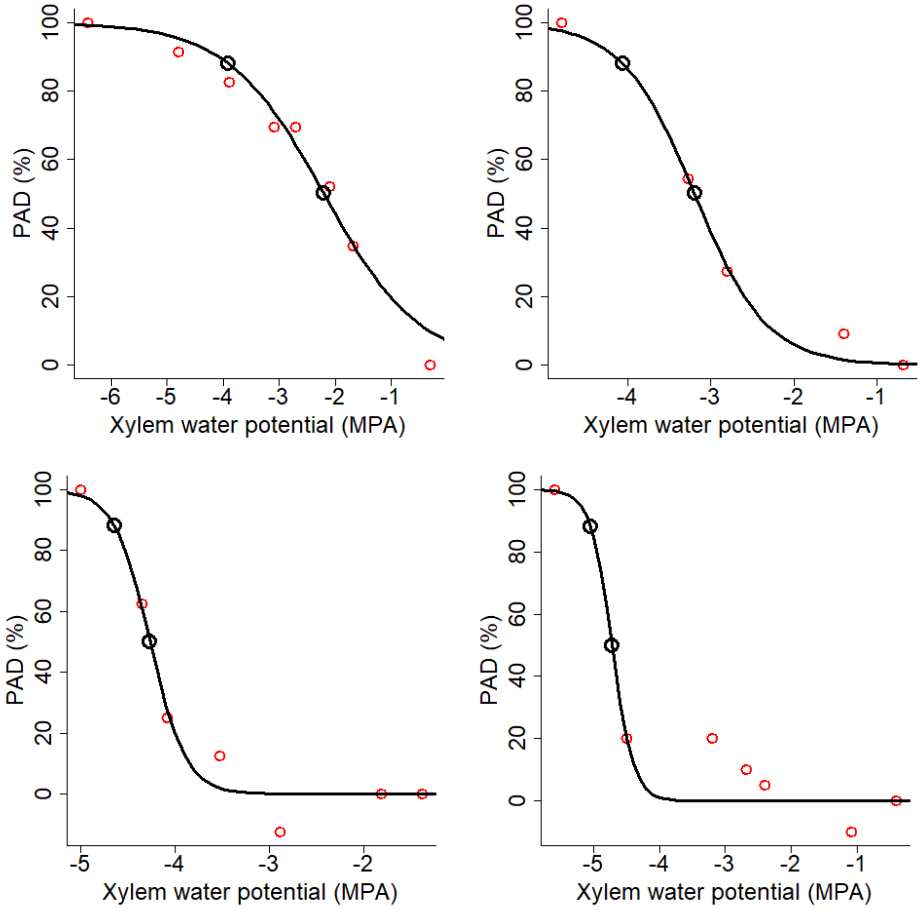


Fig. S15 Curvas de vulnerabilidade do xilema de *Protium altissimum* intermediário 10-15m crescendo no Sul da Amazônia.

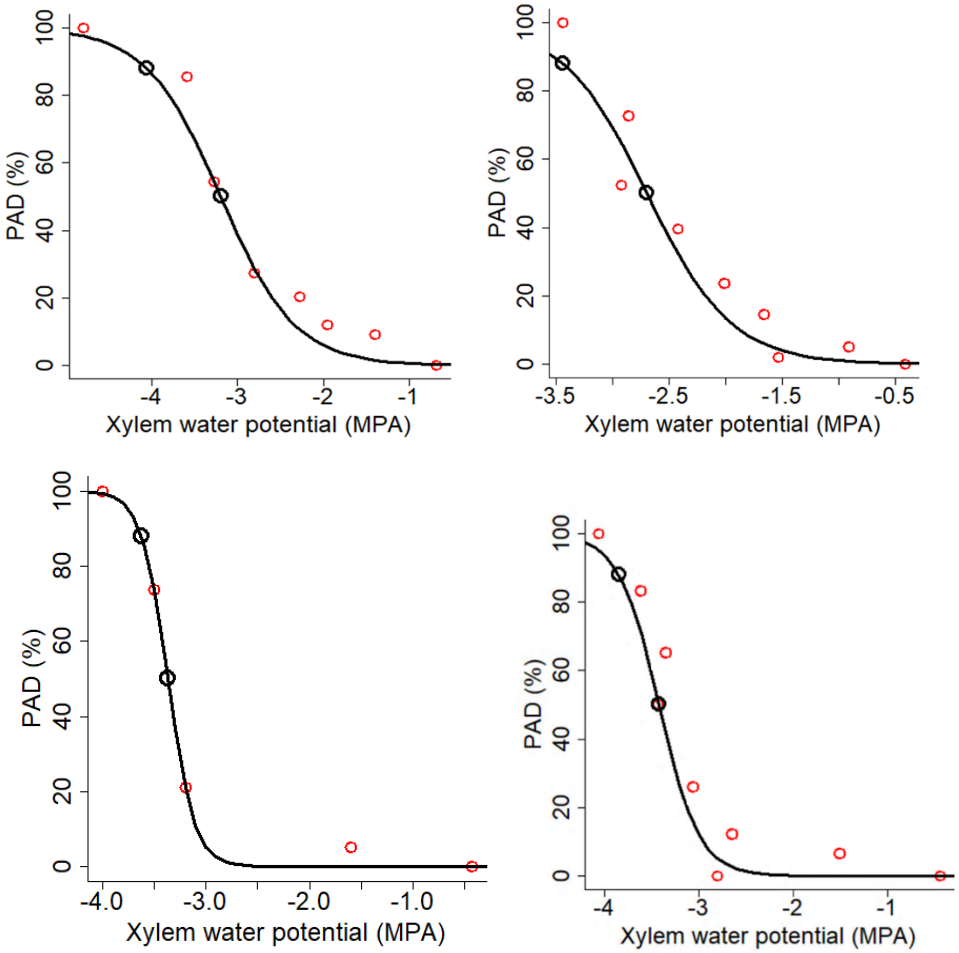


Fig. S16 Curvas de vulnerabilidade do xilema de *Protium altissimum* baixo 5-10m crescendo no Sul da Amazônia.

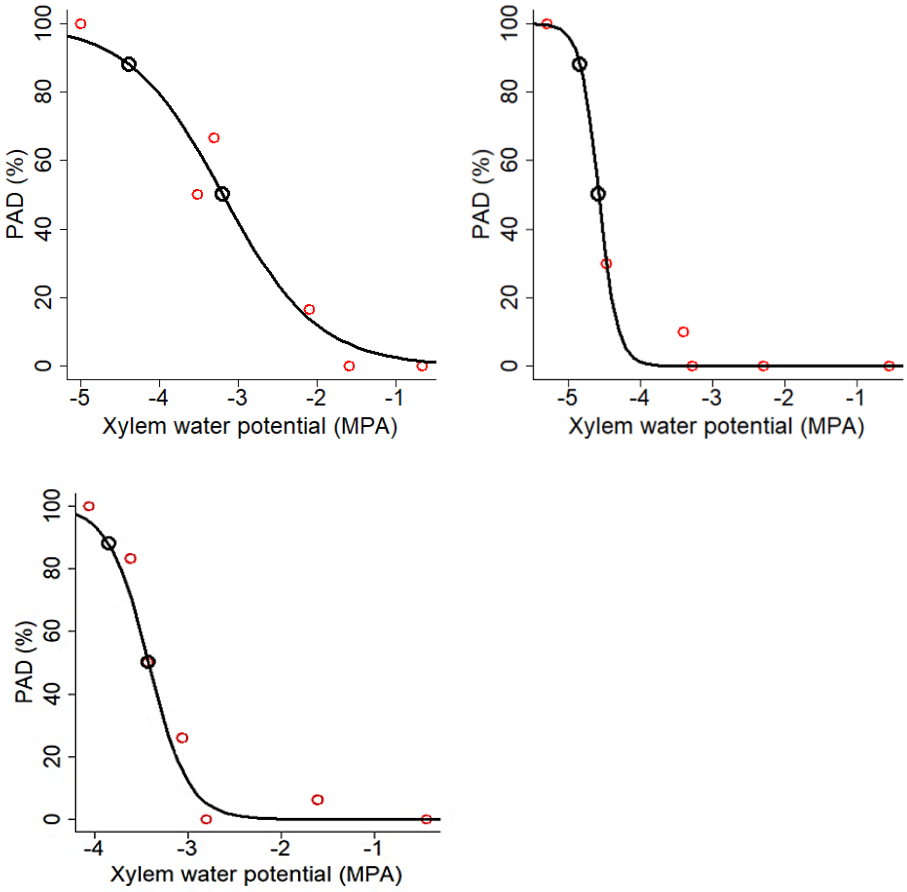


Fig. S17 Curvas de vulnerabilidade do xilema de *Protium altissimum* mudas < 1m crescendo no Sul da Amazônia.

CAPÍTULO 2 – EVIDÊNCIA LIMITADA DE CONTROLES DE CARACTERÍSTICAS FUNCIONAIS NO CRESCIMENTO DO DIÂMETRO DAS ÁRVORES EM UMA FLORESTA NO SUL DA AMAZÔNIA

A ser submetido para publicação no periódico: *Plant, Cell & Environment*

RESUMO

A abordagem das características funcionais postula que as características das plantas afetam diretamente seu desempenho, interações e respostas ao ambiente. No entanto, testar esta abordagem em ecossistemas complexos e diversos, como a floresta amazônica, é um desafio. Aqui investigamos os padrões de crescimento e se as características funcionais predizem o crescimento do diâmetro em níveis individuais e de espécie. Combinamos dados de dez características funcionais ligadas à estrutura, metabolismo e hidráulica da planta, com medidas de taxa anual de crescimento em diâmetro, sazonalidade de crescimento e variação interanual no crescimento para >150 indivíduos de árvores de dez espécies dominantes no sul da Amazônia. Embora tenha havido uma variação considerável no crescimento do diâmetro entre espécies e indivíduos, descobriu-se que as características funcionais das plantas não são boas preditores do crescimento médio do diâmetro e da variação sazonal/interanual no crescimento tanto ao nível individual como ao nível da espécie. Nossos resultados sugerem que as relações observadas entre as características funcionais e desempenho da planta nem sempre se alinham com as previsões teóricas e podem ser fortemente dependentes do contexto local. Além disso, as fracas correlações entre as características das plantas comumente medidas e a resposta do crescimento às variações climáticas apresentam um enigma para abordagens baseadas em características para prever a resposta das árvores tropicais às mudanças climáticas.

Palavras-chave: Floresta tropical, características das plantas, relações ecológicas, sensibilidade climática.

ABSTRACT

The functional trait approach postulates that plant traits directly affect their performance, interactions, and responses to the environment. However, testing this approach in complex and diverse ecosystems such as the Amazon rainforest is a challenge. Here we investigated growth patterns and whether functional traits predict diameter growth at individual and species levels. We combined data from ten functional traits linked to plant structure, metabolism, and hydraulics, with measurements of annual diameter growth rate, seasonality of growth, and interanual variation in growth for >150 individuals of trees from ten dominant species in the southern Amazon. Although there was considerable variation in diameter growth across species and individuals, plant functional traits were found to be poor predictors of mean diameter growth and seasonal/interanual variation in growth at both the individual and the species level. Our results suggest that the observed relationships between trait and plant performance do not always align with theoretical predictions and may be strongly dependent on local context. Moreover, the poor correlations between commonly measured plant traits and growth response to climate variation presents a conundrum for trait-based approaches to predict the response of tropical trees to changing climate.

Keywords: Tropical forest, plant traits, ecological relationships, climate sensitivity.

1. INTRODUÇÃO

As características funcionais das plantas, que abrangem uma ampla gama de atributos associados à morfologia, fisiologia e comportamento de um organismo, emergiram como um conceito fundamental na pesquisa ecológica (Wright et al. 2004). A noção fundamental subjacente à importância das características funcionais é a sua capacidade de influenciar o desempenho de um organismo dentro do seu ecossistema (Violle et al. 2007), incluindo aquisição e utilização de recursos, produtividade e capacidade competitiva e aptidão (Wright et al. 2004; Baraloto et al. 2010; Reich 2014; Díaz et al. 2016; Araújo et al. 2022). Nos últimos anos, uma infinidade de estudos ecológicos foram publicados descrevendo características funcionais das plantas e suas inter-relações em diversos ecossistemas e táxons (Wright et al. 2010; Aiba et al. 2020; Delhaye et al. 2020; Araújo et al. 2021a). No entanto, apesar do reconhecimento teórico da sua importância, as avaliações empíricas da sua capacidade de prever o desempenho da árvore inteira permanecem relativamente escassas na literatura científica (por exemplo, Poorter et al. 2018), apesar do fato de um número crescente de modelos de ecossistemas baseados em processos agora são impulsionados por características funcionais das plantas (por exemplo, Fyllas et al. 2014; Christoffersen et al. 2016; Rius et al. 2023). Avaliação observacional detalhada das ligações entre métricas de desempenho em nível individual (por exemplo, crescimento do caule) e características funcionais das plantas para fornecer confiança nas previsões de tais modelos sobre como os ecossistemas florestais responderão às mudanças ambientais.

A maioria dos estudos que avaliam a relação entre o crescimento do caule e as características funcionais geralmente se concentram nas características que abrangem os espectros econômicos da folha e da madeira (Poorter et al. 2008; Chave et al. 2009). Geralmente, descobriu-se que essas características são preditores fracos do crescimento das árvores em larga escala (Wright et al. 2010; Paine et al. 2015). Estudos em locais amazônicos também destacaram a fraca dependência do crescimento das características das folhas e da madeira. Por exemplo, Poorter et al. (2018) não encontraram nenhuma relação entre características e crescimento ao nível do indivíduo, mas identificaram relações fracas ao nível da espécie. Ao nível de parcela, Tavares et al. (2023) também destacam a falta de relação entre as médias ponderadas pela comunidade e massa foliar por área (LMA) e a densidade da madeira e o acúmulo de biomassa na escala da parcela. No entanto, existem algumas evidências de que as características metabólicas e

hidráulicas podem desempenhar um papel mais proeminente na formação dos padrões de crescimento. Por exemplo, um estudo experimental de seca de longa duração na Amazónia brasileira, mostrou que 20-30% da variação na taxa média de crescimento é prevista pelas características das plantas, especialmente métricas relacionadas com o metabolismo das plantas (fotossíntese e respiração) e o estado hidráulico (por exemplo, P_{50}). Em contraste, descobriu-se que características comumente associadas ao espectro econômico da folha, como a concentração de nutrientes nas folhas e a massa foliar por área, têm pouco poder explicativo na previsão do crescimento do diâmetro entre as espécies (Rowland et al. 2021). Estudos em outros sistemas, incluindo florestas Atlânticas no Brasil (Eller et al. 2018) e plantações de *Hevea* na Malásia (Hazir et al. 2022) descobriram que características hidráulicas (por exemplo, P_{50}, HSM_{50} e P_{MIN}) são bons preditores das taxas de acumulação de biomassa das espécies (Eller et al. 2021) e a variação no crescimento do caule entre clones de *Hevea* (Hazir et al. 2022). Em ambos os estudos, espécies/clones com xilema menos resistente (P_{50} menos negativo) apresentaram maior crescimento. Na escala da bacia, Tavares et al. (2023) destacaram a influência das margens de segurança hidráulica (ou seja, HSM_{50}) no acúmulo de biomassa nas florestas amazônicas e descobriram que florestas com maior crescimento e maior rotatividade estavam geralmente associadas a margens de segurança hidráulica mais baixas. Os resultados destacados nestes estudos estão alinhados com as expectativas teóricas de que espécies com estratégias mais aquisitivas apresentam maior risco hidráulico (ou seja, menores margens de segurança hidráulica) do que árvores com uma estratégia mais conservadora (menores taxas de crescimento) (Oliveira et al. 2021).

Quase todos os estudos de crescimento de características até o momento se concentraram na relação entre as características funcionais das plantas e a taxa média de crescimento (por exemplo, taxa média de crescimento anual). Embora haja um número muito pequeno de exceções notáveis (por exemplo, Rowland et al. 2014), pouca atenção tem sido dada até o momento sobre como as características podem influenciar a sazonalidade ou a variação interanual no crescimento das árvores. Estas facetas do crescimento podem ser influenciadas por características de forma diferente da taxa média de crescimento anual. Por exemplo, pode-se esperar que as características hidráulicas sejam melhores preditores da variação sazonal e interanual na taxa de crescimento, que estão mais ligadas à disponibilidade temporal de água, do que às taxas médias de crescimento anual. No Sul da Amazônia, uma região caracterizada por alta sazonalidade de chuvas e variação interanual no clima (Marimon et al. 2020; Haghtalab

et al. 2020) e onde há um acoplamento mais estreito entre disponibilidade de água e dinâmica florestal do que em outras regiões (Reis et al. 2020), seria razoável esperar uma regulação hidráulica mais rígida do crescimento do que em regiões mais mésicas da Amazônia.

Aqui avaliamos as relações características-crescimento para 10 espécies de árvores em uma das florestas mais ao sul da Amazônia, considerando características estruturais (por exemplo, densidade da madeira), características foliares (por exemplo, LMA, N_{foliar} e A_{opt}) e características hidráulicas (por exemplo, P_{50} e P_{MIN}) (Tabela 1). Exploramos a importância de cada um desses grupos de características para três métricas diferentes de crescimento de diâmetro, tanto em nível individual quanto de espécie: a) taxa anual de crescimento em diâmetro, b) a variação interanual na taxa de crescimento em diâmetro e c) a sazonalidade do crescimento em diâmetro. Com este conjunto de dados, abordamos as seguintes questões de pesquisa: (1) Qual é o comportamento de crescimento das árvores no sul da Amazônia e como a luz do ambiente influencia os parâmetros de crescimento? (2) As árvores de crescimento rápido são mais vulneráveis a falhas hidráulicas do que as árvores de crescimento lento? e (3) As características funcionais ligadas à estrutura, metabolismo e hidráulica das plantas são bons preditores dos parâmetros de crescimento das árvores no sul da Amazônia?

Tabela 1. Abreviações e descrições

Categoria de característica	Abreviações	Unidade	Nome do atributo
Estrutural	Altura	m	Altura da árvore
	WD	$g\ cm^{-3}$	Densidade da madeira
Foliar	LMA	$g\ cm^{-2}$	Massa foliar por área
	A_{opt}	$\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$	Taxa ótima de fotossíntese
	R_{25}	$\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$	Taxa de respiração à temperatura foliar de 25°C
	N_{folha}	$g\ cm^{-2}$	Nitrogênio foliar
	P_{folha}	$g\ cm^{-2}$	Fósforo foliar
Hidráulico	P_{50}	MPa	Resistência à embolia do xilema; isto é, potenciais hídricos nos quais o tecido perde 50% de sua condutividade
	P_{MIN}	MPa	Potencial hídrico foliar mínimo
	HSM_{50}	MPa	Margem de segurança hidráulica; a diferença entre P_{MIN} - P_{50}

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 *Área de estudo e espécies*

Realizamos a pesquisa em um fragmento de floresta amazônica na área de reserva legal da Fazenda Vera Cruz (14º49'32'' S e 52º06'20'' W), Nova Xavantina, Mato Grosso, Brasil. A vegetação está localizada na maior transição do planeta entre a Amazônia e o Cerrado (Marimon et al. 2014; Marques et al. 2020). É uma floresta de transição pré-amazônica (Marimon et al. 2014) onde > 80% são espécies amazônicas, mas também possui algumas espécies típicas do Cerrado, que são comuns em áreas de contato entre savana e floresta (Ratter et al. 1973; Morandi et al. 2016). A vegetação florestal é estruturada por árvores altas que podem atingir mais de 25 m de altura. Todas as medições foram feitas em uma parcela de 1 ha subdividida em 25 subparcelas de 20x20m, estabelecida em 2003 e monitorada a partir de então pelos projetos PELD/RAINFOR (Rede Amazônica de Inventários Florestais).

O clima da região é fortemente sazonal, Aw, com dois períodos bem definidos, um chuvoso (outubro a março) e um seco (abril a setembro) segundo a classificação de Köppen (Alvares et al. 2013). A precipitação média anual é de 1.369 mm/ano (média recente de 20 anos). O pico do período seco corresponde à época mais quente do ano, onde as temperaturas máximas do ar excedem regularmente os 40°C (Tiwari et al. 2020) e as espécies são sensíveis às alterações climáticas atuais e futuras (Araújo et al. 2021b). A altitude é de aproximadamente 200 m acima do nível do mar, com solos pintossólicos, distróficos, álicos e de textura média (Mews et al. 2012; Marimon et al. 2014).

Selecionamos 10 espécies de árvores dominantes, que são *Amaioua guianensis* Aubl. (Rubiaceae), *Brosimum rubescens* Taub. (Moraceae), *Terminalia tetraphylla* (Aubl.) Gere & Boatwr. (Combretaceae), *Chaetocarpus echinocarpus* (Baill.) Ducke (Peraceae), *Cheiloclinium cognatum* (Miers) A. C. Sm. (Celastraceae), *Ephedranthus parviflorus* S.Moore (Annonaceae), *Hymenaea courbaril* L. (Fabaceae), *Mouriri apiranga* Spruce ex Triana (Melastomataceae), *Ocotea dispersa* (Nees & Mart.) Mez (Lauraceae) e *Protium altissimum* (Aubl.) Marchand (Burseraceae). Juntas, estas espécies representam 64% da área basal da parcela (Mews et al. 2011). Informações detalhadas sobre as espécies podem ser encontradas na Tabela 2.

Tabela 2. Descrição das espécies arbóreas avaliadas em uma floresta do Sul da Amazônia.

Espécies	Altura (m) média±sd	Posição da copa	Hábito foliar
Amaioua guianensis Aubl.	13.96 ± 2.13	sub-dossel	perene
Brosimum rubescens Taub.	19.46 ± 2.57	dossel	perene
Chaetocarpus echinocarpus (Baill.) Ducke	12.96 ± 4.82	sub-dossel	perene
Cheiloclinium cognatum (Miers) A. C. Sm.	12.4 ± 0.69	sub-dossel	perene
Ephedranthus parviflorus S.Moore	15.8 ± 0.78	dossel	perene
Hymenaea courbaril L.	26.3 ± 1.85	dossel	brevi-decídua
Mouriri apiranga Spruce ex Triana	11.23 ± 0.90	sub-dossel	perene
Ocotea dispersa (Nees & Mart.) Mez	17.76 ± 6.30	dossel	perene
Protium altissimum (Aubl.) Marchand	15.03 ± 4.98	dossel	perene
Terminalia tetraphylla (Aubl.) Gere & Boatwr.	11.5 ± 1.41	sub-dossel	decídua

2.2 Medições dendrômetros

Utilizamos bandas dendrométricas (12,7 mm x 0,15 mm) puxadas por uma mola de aço inoxidável (100 mm x 8 mm) para medir o incremento do diâmetro, seguindo o protocolo descrito em www.geog.leeds/projectos/RAINFOR. As bandas dendrométricas foram instaladas em agosto de 2020 em 159 árvores > 10 cm de diâmetro à altura do peito (DAP), abrangendo nossas 10 espécies focais (Figura S2 a) e incrementos de

circunferência medidos a cada dois meses a partir de então até outubro de 2021, medindo o deslocamento das bandas do dendrômetro com paquímetro digital. O primeiro incremento, feito dois meses após a instalação da banda, foi descartado por poder ser sensível a erros de ajuste de banda (RAINFOR).

2.3 Parâmetros de crescimento de árvores

Taxa anual de crescimento do diâmetro das bandas do dendrômetro

A taxa anual de crescimento em diâmetro (AGR_{dendro}) foi calculada para todas as 159 árvores para as quais tivemos medições dendrométricas entre outubro de 2020 e outubro de 2021 da seguinte forma:

$$AGR_{dendro} = \frac{\Delta C}{t \cdot \pi}$$

onde ΔC (mm ano^{-1}) é o incremento da circunferência (deslocamento da banda do dendrômetro) da árvore na altura do peito entre a primeira e a última medição e t é o tempo em anos entre a primeira e a última medição (o tempo entre a primeira e a última medição foi aproximadamente, mas não exatamente, um ano).

Crescimento anual do diâmetro a partir de inventários florestais de longo prazo

Também calculamos o crescimento médio anual do diâmetro (AGR_{dbh}) de longo prazo para árvores individuais a partir de medições repetidas do diâmetro do caule à altura do peito (DAP) realizadas como parte de censos regulares de parcelas feitos desde a instalação da parcela em 2003. Essas medições abrangeram um período de 15 anos e cinco períodos de intervalos de crescimento separados: 1) 2003-2008, 2) 2008-2011, 3) 2011-2013, 4) 2013-2015) e 5) 2015-2018). A taxa anual de crescimento em diâmetro foi calculada para cada árvore para cada intervalo ($\Delta dbh_{interval}$) como:

$$\Delta dbh_{interval} = \frac{dbh_{end} - dbh_{start}}{t}$$

onde $\Delta dbh_{intervalo}$ (mm ano^{-1}) é o incremento da circunferência da árvore entre a primeira e a última medição e t é o número total em anos entre a primeira e a última medição.

A taxa média de crescimento do diâmetro anual baseada no inventário (AGR_{dbh}) foi então calculada tomando a média de todos os valores específicos do intervalo:

$$AGR_{dbh} = \text{mean}\left(\Delta dbh_{interval}\right)$$

Variação do coeficiente de crescimento

Para avaliar a variação interanual no crescimento do diâmetro, calculamos a variação do coeficiente de crescimento ($CV_{crescimento}$) ao longo de 15 anos de medições de todas as árvores (cinco intervalos de 2003-2018 do banco de dados *ForestPlot*). O $CV_{crescimento}$ foi determinado para cada árvore. O $CV_{crescimento}$ foi calculado da seguinte forma, com base nos valores de $\Delta dbh_{interval}$ específicos da árvore.

$$CV_{growth} = \frac{\sigma_{\Delta dbh_{interval}}}{\mu_{\Delta dbh_{interval}}} * 100$$

onde σ é o desvio padrão do incremento anualizado do diâmetro (mm ano^{-1}) em todos os intervalos, e μ é o incremento médio anualizado do diâmetro (mm ano^{-1}) em todos os intervalos.

Índice de sazonalidade de crescimento

Desenvolvemos um índice de sazonalidade de crescimento normalizado (GSI) adaptado de Rowland et al. (2014), para avaliar a sazonalidade do incremento do diâmetro por árvore usando nossos dados de banda do dendrômetro. Para fazer isso, dividimos os seis intervalos de crescimento em intervalos de período seco (abril-setembro) e período chuvoso (outubro-março). O GSI foi então calculado para cada árvore para a qual tínhamos dados de diâmetro da seguinte forma:

$$GSI \equiv \frac{\max\left(G_{dendro,rain}\right) + 1}{\max\left(G_{dendro,dry}\right) + 1}$$

onde max $G_{dendro,chuva}$ é o incremento máximo mensal de diâmetro (mm $mês^{-1}$) no período chuvoso (outubro-março), e $G_{dendro,seco}$ é o incremento máximo mensal de diâmetro (mm $mês^{-1}$) no período seco (abril- setembro) para cada árvore.

2.4 Índice de iluminação da copa

Estimamos o nível de incidência de luz nas copas utilizando o índice de iluminação da copa (CII), que atribui valores de iluminação da seguinte forma: 1 = sem luz direta, 2a = baixa, 2b = média e 2c = alta luz lateral - pouca luz; 3a = alguma luz vertical (<50%) e 3b = alta luz vertical (>50%) - luz média; 4 = copa totalmente exposta

à luz vertical e 5 = copa totalmente exposta à luz vertical e lateral - luz alta baseada em protocolos propostos por (Clark & Clark, 1992; Keeling & Phillips, 2007).

3. Atributos estruturais

Altura

Medimos a altura de todas as árvores equipadas com uma banda dendromrética (n = 159) usando um medidor a laser (Leica D510). Geralmente, para árvores posicionadas na copa, um escalador profissional sobe até a árvore para realizar a medição real da árvore com fita laser, seguindo o protocolo descrito em www.geog.leeds/projectos/RAINFOR.

Densidade da madeira

Coletamos uma amostra (2,5 cm) da base de um galho superior da copa (ou seja, o mesmo galho usado para gerar as curvas de vulnerabilidade hidráulica descritas abaixo) de cada indivíduo para determinar a densidade da madeira dos galhos em laboratório. As amostras foram imersas em água por 12 horas e em seguida tiveram a casca retirada. Calculamos a densidade da madeira medindo o volume fresco das amostras de madeira pelo método de deslocamento de massa (Williamson & Wiemann, 2010). As amostras foram submersas em um recipiente com água em uma balança digital. Estimamos o volume da amostra através do peso da água deslocada (assumindo que 1_g equivale a 1 cm^3 de água deslocada). Em seguida, as amostras foram secas a 60 °C por 72 horas em estufa e determinada sua massa seca (Dm) com balança. Calculamos então a densidade da madeira como:

$$WD = M_{seca}/V$$

onde WD = densidade da madeira (g cm^{-3}), M_{seca} = massa seca (g) e V = volume deslocado (cm^3).

4. Atributos foliares

Massa foliar por área e análise de nutrientes

Os dados de nutrientes para as espécies deste estudo foram obtidos de Araújo et al. (2023). No período chuvoso (fevereiro), um alpinista treinado colheu para cada espécie 1-2 ramos da copa totalmente expostos ao sol para minimizar o efeito das

variações de luz causadas pelo sombreamento ao longo do dia. Coletamos folhas das partes menos sombreadas do galho para as espécies abaixo da copa. Em seguida, colocamos os galhos dentro de sacos plásticos e lacramos a ponta para não haver contato com o ambiente externo. Mantivemos os sacos plásticos com as amostras dentro de refrigeradores durante o transporte até o laboratório, que fica bem próximo da área estudada, e no mesmo dia digitalizamos as folhas.

No laboratório, selecionamos aleatoriamente cinco folhas totalmente expandidas e saudáveis (sem evidência de danos) de cada ramo. As folhas frescas foram escaneadas e a área foliar foi determinada com o software ImageJ (Abràmoff et al. 2004). As folhas foram então colocadas em sacos de papel em estufa a 60 °C por 72 horas, após determinamos sua massa seca. A massa foliar por área (LMA, g cm^{-2}) foi calculada como a razão entre a massa seca das folhas e a área foliar fresca (Perez-Harguindeguy et al. 2016). Amostras secas foram enviadas ao laboratório do Departamento de Solos da Universidade Federal de Viçosa (UFV, MG, Brasil) para análises de concentração de nutrientes. O teor de nitrogênio (N_{folha}) foi determinado pelo procedimento de digestão e destilação Kjeldahl. O fósforo (P_{folha}) foi determinado por espectroscopia UV-Vis.

Taxa ótima de fotossíntese e taxa de respiração na temperatura foliar de 25°C

As taxas ótimas de fotossíntese (A_{opt}) e taxa de respiração foliar a 25 °C (R_{25}) para as espécies deste estudo foram obtidas em Docherty (2023a). Esses dados foram coletados no início do período seco, entre 25 de abril e 30 de maio de 2019. Curvas de resposta de temperatura para fotossíntese e respiração foram realizadas em pelo menos três indivíduos por espécie em folhas de ramos expostos ao sol. Usando uma tesoura telescópica, um alpinista treinado extirpou os galhos superiores da copa totalmente expostos (~1 m de comprimento) entre 07:00 e 09:00 h. Ao chegar ao solo, os galhos colhidos foram imediatamente cortados debaixo d'água para manter a conectividade hidráulica no xilema. Os ramos da fotossíntese permaneceram em um balde de água em uma clareira na floresta (~20 minutos) antes das medições. As folhas selecionadas para medidas de respiração foram cobertas com papel alumínio e os ramos de respiração foram mantidos em baldes com água à sombra antes de serem transferidos de volta ao laboratório para medições (~4-13 horas após a coleta). Para todas as medidas foram selecionadas folhas saudáveis totalmente expandidas, evitando herbivoria e fungos. Para mais detalhes sobre os modelos utilizados para extrair A_{opt} e R_{25} veja (Docherty et al. 2023b).

5. Atributos hidráulicos

Vulnerabilidade hidráulica do xilema

Procedimento de campo

As curvas de vulnerabilidade do xilema foram construídas entre fevereiro e maio de 2022, durante o período chuvoso, momento em que as plantas estavam totalmente hidratadas. Colhemos dois ramos em pleno sol com 50 cm a 1 m de comprimento na parte superior da copa entre 5h e 6h para cada indivíduo e espécie. Os galhos foram identificados com um código de coleta (nome da espécie, número do galho e número individual) e acondicionados em sacos plásticos pretos, envoltos com pano úmido na base e adicionados 20 ml de água para manter o galho hidratado durante o transporte até o laboratório (uma hora de distância em veículo).

Preparação e manuseio de amostras em laboratório

Utilizamos o parâmetro P_{50}, o potencial hídrico associado a uma perda de 50% de condutividade hidráulica como indicador da vulnerabilidade do xilema à embolia. Utilizamos a porcentagem de descarga de ar (PAD) do xilema como proxy para a porcentagem de perda de condutividade do xilema (PLC). Medimos o PAD utilizando o aparelho pneumático proposto por Pereira et al. (2016). No laboratório, preparamos as conexões para cada ramo e as cobrimos com um saco plástico preto por uma hora para permitir que o potencial hídrico da folha se equilibrasse com o potencial hídrico do xilema do ramo. Induzimos a cavitação usando o método de desidratação de bancada (Sperry et al. 1988) e medimos simultaneamente o potencial hídrico foliar (PX) com uma câmara de pressão (Scholander et al. 1965) e o PAD em intervalos frequentes durante o ciclo de desidratação dos ramos (usamos pelo menos cinco pontos para ajustar cada curva). Calculamos P_{50} (ou seja, potenciais hídricos nos quais o tecido perde 50% de sua condutividade) para cada indivíduo usando a equação de Pamenter & Willigen, (1998):

$$PAD = \frac{100}{1 + e^{[\frac{S}{25}(P_x - P_{50})]}}$$

onde PAD (porcentagem de descarga de ar) e PX (potencial hídrico do xilema, MPa) são valores medidos e P_{50} (potencial hídrico do xilema quando PAD é igual a

50%) e S (inclinação da curva, % PDA MPa^{-1}) são extraídos dos melhores ajustes do modelo.

Medições do potencial hídrico foliar

Determinamos o potencial hídrico mínimo nas folhas do dossel (P_{MIN}) em agosto de 2021 (pico do período seco) entre 12h e 14h. Para cada indivíduo amostrado, foram colhidos de 1 a 3 pequenos galhos terminais totalmente expostos ao sol, com folhas totalmente expandidas e livres de patógenos. Medimos o potencial hídrico foliar das folhas em campo, com intervalo de tempo máximo entre a coleta dos galhos e a medição do potencial hídrico de 1-2 minutos. Para cada indivíduo, medimos o potencial hídrico foliar em três folhas saudáveis selecionadas aleatoriamente, usando uma câmara de pressão Scholander (PMS Instruments Co., Albany, EUA; modelo: 1505D-EXP; Scholander et al. 1965) e tomamos a média dos três para representar o P_{MIN} para cada indivíduo.

Margem de segurança hidráulica

Consideramos a margem de segurança hidráulica (HSM) em relação ao P_{50} como uma estimativa de vulnerabilidade à seca, que calculamos como: $HSM_{50} = P_{MIN} - P_{50}$ (Brodribb et al. 2017) onde P_{50} é derivado da curva de vulnerabilidade para cada indivíduo e P_{MIN} é o potencial hídrico foliar mínimo medido em campo para o mesmo indivíduo.

6. Análise de dados

Primeiro verificamos a consistência entre os dados de dendrômetro e os dados de crescimento baseados em inventário, AGR_{dendro} e AGR_{dbh} por meio de regressão de eixo principal padronizado (SMA) aplicada por meio do pacote *SMATR* (Warton et al. 2012). Os dois conjuntos de dados foram significativamente relacionados com uma inclinação de 0,87 (0,62|1,23). Além disso, também testamos a análise de regressão bivariada entre AGR_{dendro} e outras métricas de crescimento (ou seja, $CV_{crescimento}$ e GSI).

Avaliamos como a taxa de crescimento anual do diâmetro das bandas do dendrômetro e dos inventários de longo prazo (AGR_{dendro} e AGR_{dbh}), o coeficiente de variação do crescimento anual ($CV_{crescimento}$) e o índice de sazonalidade de crescimento (GSI) variaram entre as espécies arbóreas. Também testamos as diferenças entre espécies de dossel e sub-dossel usando um teste t de permutação com o pacote *RVAideMemoire* (Hervé 2021). Também testamos o efeito do nível de luz nos

parâmetros de crescimento por meio de análise de regressão bivariada com índice de iluminação da copa como variável preditora.

Avaliamos as relações entre as características funcionais e as métricas de crescimento por meio de regressões SMA bivariadas usando dados em nível individual e nível de espécie. Para análises em nível de espécie, tomamos os valores médios de características de todos os indivíduos amostrados para nossas 10 espécies selecionadas (normalmente três medidas de características por espécie). Antes de realizar a análise, testamos a normalidade e homocedasticidade dos dados por meio dos testes Shapiro-Wilk e Levene (Levene 1960; Shapiro-Wilk 1965), e realizamos todas as análises no software R versão 4.3.1 (R Core Team 2023).

7. RESULTADOS

7.1 Variação nos parâmetros de crescimento

Descobrimos que a maioria das espécies de árvores geralmente apresentam taxas de crescimento de diâmetro anual baixas (< 1 mm ano^{-1}) (Tabela S1). Por outro lado, apenas *H. courbaril* apresenta altas taxas anuais de crescimento em diâmetro de AGR_{dendro} (4,17 ± 1,83 mm ano^{-1}), enquanto *A. guianensis* apresenta menor taxa de AGR_{dendro} (-0,27±1,74 mm ano^{-1}) (Figura 1a e Tabela S1). Como esperado, nossos dados indicam que as espécies do dossel têm valores mais elevados de taxa de crescimento anual do diâmetro do que as espécies do sub-dossel (T = -9,24, P = 0,002; Figura 1a) e isso é observável para AGR_{dbh}, bem como para AGR_{dendro} (Figura 1a e Figura S1a).

Em geral, as espécies arbóreas apresentaram valores semelhantes de $CV_{crescimento}$, exceto *H. courbaril*, que apresentou a menor variação (Figura 1b). Por outro lado, observamos que as espécies arbóreas do sub-dossel tiveram maior $CV_{crescimento}$ do que as espécies de dossel (T = 2,45, P = 0,01; Figura 1b). Para mais detalhes sobre o coeficiente de variação de crescimento, consulte (Figura S1b). Além disso, descobrimos que a sazonalidade do crescimento (GSI) não varia amplamente entre as espécies (Figura 1c) e não difere entre espécies dossel e sub-dossel (T = -1,52, P = 0,12; Figura 1c).

7.2 Relações entre parâmetros de crescimento

Mostramos que a taxa anual de crescimento em diâmetro do AGR_{dendro} foi positivamente relacionada com a taxa anual de crescimento em diâmetro do AGR_{dbh}, mas não está relacionada com o coeficiente de variação de crescimento do $CV_{crescimento}$ e a sazonalidade de crescimento do GSI (Tabela S2).

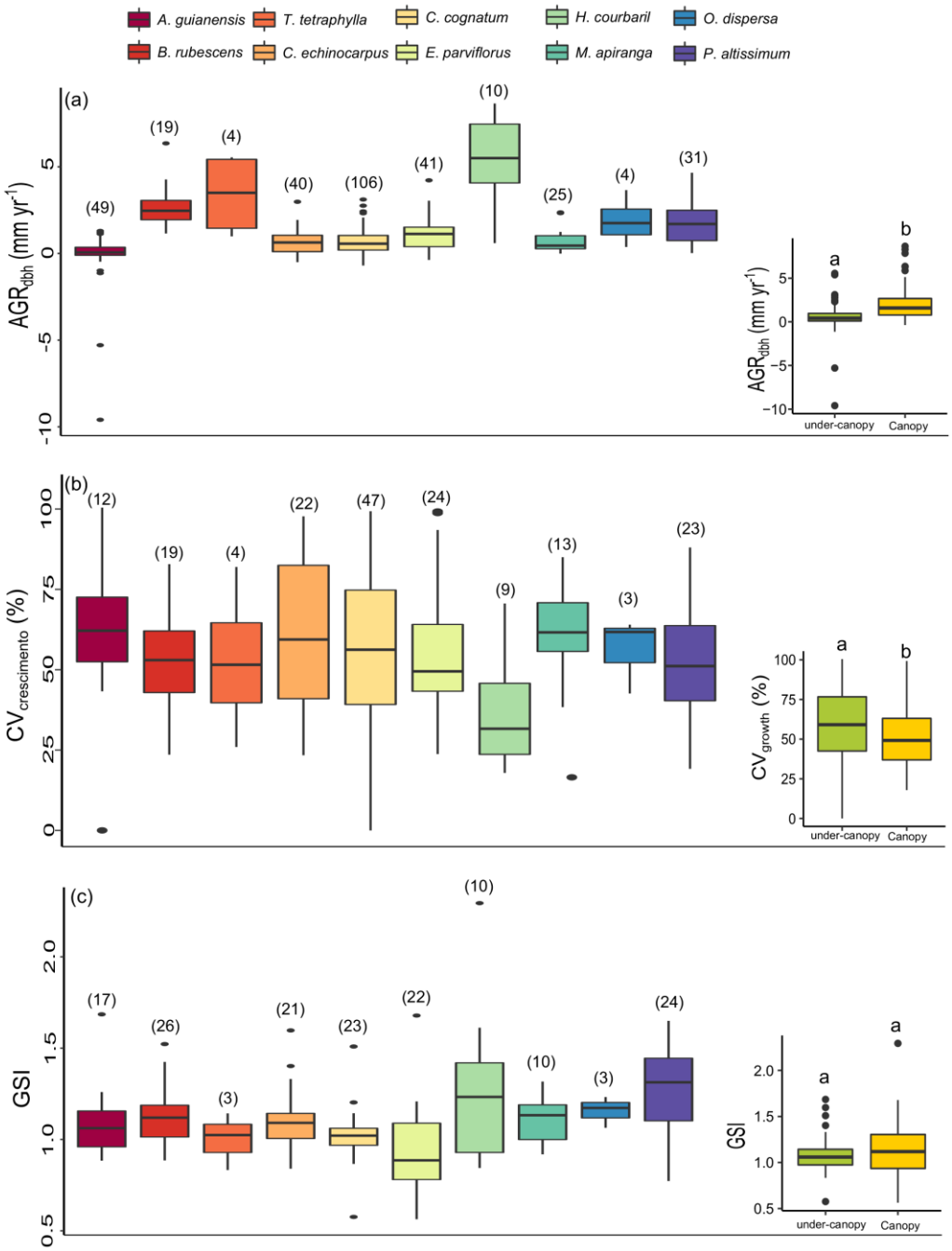


Figura 1. Distribuição da taxa anual de crescimento em diâmetro - AGR_{dbh} (a), coeficiente de variação de crescimento - $CV_{crescimento}$ (b), índice de sazonalidade de crescimento - GSI (c) e suas respectivas comparações entre dossel e sub-dossel para

espécies arbóreas no sul da Amazônia. O número de indivíduos de cada espécie está entre parênteses.

7.3 Relação entre parâmetros de crescimento e características funcionais

A altura das árvores foi a única variável significativamente relacionada com a taxa anual de crescimento em diâmetro, exibindo relações positivas com o AGR_{dendro} tanto em análises em nível individual quanto em nível de espécie (Figura 2a, b; Tabela 3 e Tabela S3). Embora não seja uma característica funcional da planta por si só, o índice de iluminação da copa também foi positivamente relacionado com AGR_{dendro} e AGR_{dbh} (Tabela S4). Verificou-se também que estava negativamente relacionado com o $CV_{crescimento}$ na análise baseada em espécies, de modo que se descobriu que as árvores mais altas exibiam menor variação interanual no crescimento (Figura 2d e Tabela S3). Geralmente, as relações entre os parâmetros de crescimento (isto é, taxa anual de crescimento do diâmetro e variação do coeficiente de crescimento) e a altura das árvores são mais fortes ao nível da espécie do que ao nível individual (Figura 2a, b, c, d). A única outra característica além da altura que foi considerada um preditor estatisticamente significativo de qualquer métrica de crescimento foi a taxa de respiração basal da folha (R_{25}), que foi considerada negativamente relacionada ao $CV_{crescimento}$ no nível da espécie (Tabela S3). Embora não seja estatisticamente significativo, descobriu-se que três características têm relações mais fortes com o $CV_{crescimento}$ em nível individual do que as outras características investigadas: Altura (R^2 = 0,11; P = 0,06), R_{25} (R^2 = 0,13; P = 0,05) e P_{MIN} (R^2 = 0,12; P = 0,06) ver Tabela S1. Nenhuma das características funcionais avaliadas está relacionada ao índice de sazonalidade de crescimento (GSI), independentemente do nível de análise (espécie versus nível individual) (Figura 2e, f; Tabela 3 e Tabela S3).

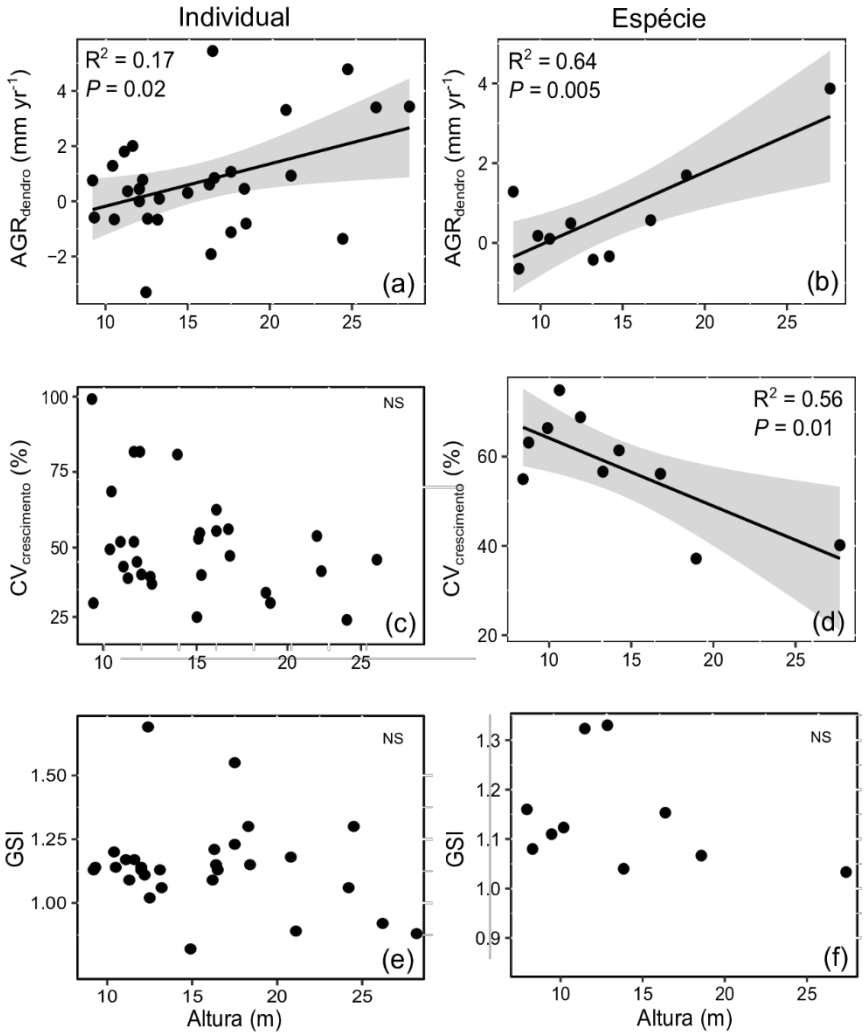


Figura 2. Relações bivariadas entre altura das árvores e AGR_{dendro}, $CV_{crescimento}$, GSI em nível individual (a, c, e) e nível de espécie (b, d, f). NS = Sem relação significativa. As linhas de melhor ajuste denotam inclinações de regressão do eixo principal padrão (SMA).

Tabela 3. Resultados das regressões padrão dos eixos principais (SMA) da abordagem baseada em indivíduo entre taxa de crescimento em diâmetro anual (AGR_{dendro}), coeficiente de variação de crescimento ($CV_{crescimento}$), índice de sazonalidade de crescimento (GSI) e características funcionais de árvores no sul da Amazônia. Número de indivíduos (N). Os IC inferior e superior representam os intervalos de confiança inferior e superior de 95% para a inclinação. Destacado em negrito demonstra as relações significativas.

Modelo	N	AGR_{dendro}		Declive	$CV_{crescimento}$		Declive	GSI		Declive
		R^2	*P*	IC (inferior| superior)	R^2	*P*	IC (inferior| superior)	R^2	*P*	IC (inferior| superior)
Altura	29	**0,17**	**0,02**	0,37(0,26|0,52)	0,11	0,06	-4,61(-6,62|-3,20)	0,05	0,24	-0,03(-0,04|-0,02)
WD	29	0,04	0,25	23,68(16,25|34,51)	0,01	0,51	-294,13(-431,14|-200,67)	0,02	0,36	-2,13(-3,12|-1,46)
LMA	29	0,003	0,77	-43,21(-63,49|-29,41)	0,01	0,50	-536,63(-786,43|-366,18)	0,01	0,53	-3,89(-5,71|-2,65)
A_{opt}	29	0,08	0,10	0,81(0,56|1,16)	0,0003	0,91	0,41(0,28|0,61)	0,006	0,66	0,11(0,08|0,17)
R_{25}	29	0,07	0,14	6,62(4,57|9,59)	0,13	0,05	-3,40(-4,87|-2,37)	0,0002	0,93	0,95(0,64|1,40)

N_{folha}	18	0,004	0,78	-5,01(-8,32|-3,02)	0,02	0,49	-75,76(-125,00|-45,91)	0,00006	0,97	0,53(0,31|0,88)
P_{folha}	18	0,02	0,54	-163,80(-270,72|-99,11)	0,04	0,40	2474,64(1504,88|4069,3)	0,0002	0,94	17,35(10,44|28,82)
P_{50}	29	0,02	0,44	1,80(1,23|2,63)	0,03	0,30	-22,37(-32,65|-15,33)	0,006	0,67	0,16(0,11|0,23)
P_{MIN}	29	0,08	0,12	1,43(0,99|2,07)	0,12	0,06	-17,83(-25,61|-12,41)	0,01	0,50	-0,12(-0,18|-0,08)
HSM_{50}	29	0,01	0,52	1,02(0,69|1,49)	0,01	0,48	-12,69(-18,59|-8,66)	0,01	0,47	-0,09(-0,13|-0,06)

8. DISCUSSÃO

Padrões de crescimento para uma comunidade arbórea no sul da Amazônia

Nossos resultados mostram que a maioria das árvores nas florestas do sul da Amazônia apresentam baixa taxa de crescimento anual em diâmetro (média para todas as espécies de AGR_{dendro} 0,82±1,88 mm ano^{-1}). Estas taxas de crescimento são semelhantes às relatadas por Poorter et al. (2018) na Amazônia central, onde o crescimento individual variou de -0,33 a +1,33 mm ano^{-1}. Além disso, nossos resultados são apoiados por um estudo em larga escala na Bacia Amazônica, com um incremento médio de apenas ≈1 mm/ano em diâmetro (Vieira et al. 2005).

Além disso, nossos resultados mostraram que as espécies do dossel apresentam maiores valores de taxa de crescimento anual em diâmetro do que as espécies que ocupam o sub-dossel. Esse resultado pode ser atribuído ao acesso à luz, onde as árvores do dossel que ocupam a camada mais alta da floresta e onde recebem luz direta e abundante podem otimizar a absorção de luz e, portanto, podem aumentar a eficiência fotossintética e investir no crescimento (van den Berg et al. 2012). Nossos dados confirmam a ideia de que as espécies de dossel apresentam maiores taxas anuais de crescimento em diâmetro (AGR_{dendro} e AGR_{dbh}) à medida que se tornam maiores e suas copas têm melhores condições de luz (Tabela S4). Por outro lado, as árvores sub-dossel apresentam maior variação interanual na taxa de crescimento do diâmetro ($CV_{crescimento}$) do que as árvores do dossel, o que acreditamos pode ser impulsionado pelo aumento das lacunas de luz causadas por variações sazonais do dossel que impactam o crescimento de ano para ano (Tang & Dubayah, 2017). Nesta floresta, lacunas na copa, que resultam da queda de árvores de grande porte (por exemplo*, Hymenaea courbaril*), podem criar mudanças repentinas na disponibilidade de luz no sub-bosque. Essas lacunas podem estimular o rápido crescimento de algumas árvores do sub-dossel que estavam previamente sombreadas, levando ao aumento do crescimento, como observado em nosso estudo (por exemplo, *Cheiloclinium cognatum*, *Chaetocarpus echinocarpus* e *Amaioua guianensis*) que apresentaram a maior variação interanual média na taxa de crescimento em diâmetro ($CV_{crescimento}$: Tabela S1) e, consequentemente, contribuem para o padrão observado.

A capacidade das características funcionais de prever o crescimento das árvores

Atributos estruturais

Encontramos uma relação fraca no nível individual e moderadamente forte no nível da espécie (Figura 2a, b) entre a altura da árvore e a taxa anual de crescimento do diâmetro. Isto é consistente com trabalhos anteriores realizados em florestas tropicais de terra firme (Poorter et al. 2018), florestas tropicais no Panamá (Rüger et al. 2012) e três outras florestas neotropicais (Poorter et al. 2008). Este resultado foi atribuído ao fato de a luz não ser apenas um recurso altamente limitante, mas também porque foi medida diretamente ao nível de cada árvore. Esta medição a nível individual estabeleceu uma ligação mais forte com o desempenho de cada árvore, uma vez que a relação entre a taxa anual de crescimento do diâmetro e a luz direta (conforme indicado pelo nosso índice de abertura da copa) foi significativamente correlacionada (Tabela S4). Dentro da categoria de variáveis relacionadas à estrutura, a altura das árvores emergiu como um preditor de crescimento mais preciso quando comparado à densidade da madeira, conforme indicado em nosso estudo (Tabelas 3 e S3). Esta descoberta provavelmente decorre do fato de que a altura das plantas é um indicador confiável do tamanho geral das plantas e do acesso das plantas à luz difusa dentro do gradiente de luz vertical presente na copa da floresta (Poorter et al. 2018). Assim, o estudo também observou que as árvores do dossel mais expostas à luz apresentam maior taxa de crescimento anual em diâmetro do que as espécies do sub-bosque (Figura 1a). Este resultado é consistente com outras literaturas (por exemplo, Thomas 1996; Poorter et al. 2008; Rüger et al. 2012). Isto pode ocorrer porque as árvores mais altas têm mais acesso à luz e uma área fotossintética maior (Sterck et al. 2003). Ao atingir a copa, muitas espécies (por exemplo, *Hymenaea courbaril*) podem espalhar a sua copa para aumentar ainda mais a captura de luz e maximizar o crescimento (Poorter et al. 2006). Ao mesmo tempo, muitas espécies de pequena estatura podem permanecer no sub-bosque sombreado (por exemplo, *Cheiloclinium cognatum*) durante todo o seu ciclo de vida. Estas descobertas sublinham a importância da disponibilidade de luz, especialmente ao nível das árvores individuais, na influência dos padrões de crescimento das árvores. Além disso, esta relação tem implicações importantes para o armazenamento de carbono a longo prazo desta comunidade. Um estudo recente no mesmo local constatou que árvores mais altas, justamente aquelas com maiores taxas de crescimento anual, são mais vulneráveis a

falhas hidráulicas (Araújo, *primeiro capítulo*). Portanto, esta comunidade arbórea pode alterar significativamente o seu funcionamento e composição florística à medida que a seca avança.

Surpreendentemente, descobrimos no local de estudo que a densidade da madeira não está ligada aos parâmetros de crescimento das árvores. Estes resultados contrastam com outros estudos em florestas tropicais que relataram que o crescimento diminui com maior densidade de madeira (Poorter et al. 2008; Wright et al. 2010; Rüger et al. 2012). No entanto, a relação entre a densidade da madeira e o crescimento das árvores é altamente dependente do contexto e pode ser influenciada por vários fatores ecológicos e evolutivos (Chave et al. 2009). A falta de efeito da densidade da madeira no crescimento pode estar associada à natureza específica do nosso local de estudo, que é um ambiente com recursos limitados, e as árvores podem investir mais em madeira densa para aumentar a utilização dos recursos. Além deste fator, é plausível considerar que as árvores devem alocar recursos entre funções como suporte estrutural, defesa e sobrevivência, mas pode custar menos recursos para um crescimento rápido (Poorter et al. 2008; Wright et al. 2010; Rüger et al. 2012). Embora possam ser identificadas algumas tendências gerais, os resultados podem variar com base nas características únicas do ecossistema, bem como nas espécies presentes; por exemplo, um estudo de árvores na Amazônia mostrou que a relação entre a densidade da madeira e o crescimento das árvores é fraca e pode desaparecer quando as espécies exigentes de clareiras são removidas da análise (Nascimento et al. 2005). É, portanto, essencial reconhecer que as relações ecológicas são complexas e dependentes do contexto.

Atributos foliares

Encontramos uma relação negativa entre a taxa de respiração foliar e a variação interanual na taxa de crescimento do diâmetro ao nível da espécie (Tabela S3). As possíveis razões para esta relação não são claras, especialmente porque não houve relação entre a respiração foliar e as taxas anuais de crescimento do caule. Em linha com outros estudos, descobrimos que as características das folhas (LMA, A_{opt} e teor de nutrientes N e P nas folhas) não afetaram os parâmetros de crescimento das árvores. Relações moderadamente fortes entre SLA ou LMA e taxas de crescimento têm sido frequentemente encontradas para mudas, mas essas relações não são mais fortes ou não existem para árvores grandes que crescem no campo (Poorter et al. 2008; Wright et al.

2010; Hérault et al. 2011), bem como a concentração de nutrientes foliares que não conseguiram explicar as métricas comuns de crescimento das árvores em Caxiuanã, na Amazônia oriental (Rowland et al. 2021), são consistentes com nossos resultados. Algumas ideias plausíveis explicam estas relações inerentemente fracas ou inexistentes para árvores maduras: I) Perspectiva ontogenética - características funcionais como LMA/SLA podem ter vários graus de importância em diferentes fases do ciclo de vida de uma espécie. Embora o LMA/SLA possa ser um impulsionador significativo do crescimento das plântulas, influenciando a área foliar total (Poorter 1999), o seu impacto no crescimento de árvores grandes torna-se menos pronunciado à medida que as árvores amadurecem e se tornam maiores, e a importância do LMA/SLA na condução o crescimento diminui (Lambers & Poorter, 1992; Reich et al. 1992; Poorter et al. 2009). Isto provavelmente se deve a uma mudança nos fatores que influenciam o crescimento geral, como o número de meristemas ativos, que afeta a produção de novas folhas, galhos e caules, contribuindo coletivamente para o crescimento de árvores grandes, em vez da variação na LMA/SLA. (Sterck & Bongers, 2001). Este conceito sublinha a natureza dinâmica do desenvolvimento das plantas e a mudança no significado de diferentes características ao longo da vida de uma espécie. II) LMA, uma característica "suave" - Geralmente, em florestas de dossel fechado, certas características foliares "duras", como longevidade das folhas, densidade do tecido foliar, concentração de nitrogênio nas folhas, capacidade fotossintética e taxas de respiração no escuro, podem estar mais intimamente ligadas as taxas de crescimento do que ao LMA "suave" (Poorter & Bongers, 2006; Wright et al. 2010; Kitajima & Poorter, 2010). Estas características estão melhor ligadas mecanicamente à economia de carbono de uma planta e podem fornecer informações mais precisas sobre como as plantas respondem ao seu ambiente e alocam recursos.

No entanto, também medimos a concentração foliar de nutrientes e a taxa ideal de fotossíntese. Ainda assim, não mostramos qualquer relação com os parâmetros de crescimento das árvores, o que pode ser explicado por: III) Diferentes caminhos de investimento - as árvores podem alocar recursos de carbono para crescimento vertical (aumento de altura) para competir pelo acesso à luz solar. Por outro lado, algumas árvores podem investir mais carbono ao crescimento lateral e expansão foliar para aumentar a sua área foliar, aumentando a sua capacidade de capturar luz (Sterck et al. 2003; Poorter & Bongers, 2006); árvores que crescem em sombra profunda, onde a disponibilidade de luz é reduzida, o investimento no armazenamento de carbono pode

tornar-se uma prioridade (Clark & Clark, 2001); as árvores que crescem em solos pobres em nutrientes podem atribuir mais carbono ao crescimento das raízes para explorar maiores volumes de solo para acesso aos nutrientes (Poorter et al. 2006; Hérault et al. 2011; Rüger et al. 2012). No entanto, esta floresta ocorre em solos pobres em recursos e possui uma rocha semiconcrecionária laterítica hidromórfica (Marimon-Junior et al. 2020) que pode restringir o acesso às raízes das árvores. Isto pode levar a pouca ou nenhuma relação entre as características e o crescimento porque as árvores lentas nesta floresta podem estar alocando os seus recursos limitados, principalmente carbono derivado da fotossíntese, de diferentes maneiras para se adaptarem às suas condições ambientais específicas e otimizarem a sua sobrevivência e, portanto, as características podem ser melhores preditores de sobrevivência do que de crescimento.

Atributos hidráulicos

Nossos resultados mostraram que as características hidráulicas (P_{50}, P_{MIN} e HSM_{50}) não afetam os parâmetros de crescimento das árvores, tanto em nível individual quanto em nível de espécie. O padrão observado está de acordo com o experimento de exclusão contínua da parcela controle de Caxiuanã na Amazônia oriental, mas também contrasta com as observações da parcela seca (Rowland et al. 2021) e também contrasta com outros estudos em florestas tropicais (por exemplo, Eller et al. 2018) e plantio de clones de *Hevea brasiliensis* na Malásia (Hazir et al. 2022). Esta relação foi proposta recentemente com base no *trade-off* que sugere que plantas com altas taxas de crescimento tendem a ter margens de segurança hidráulica mais estreitas, tornando-as mais suscetíveis a falhas hidráulicas. Em comparação, as espécies com taxas de crescimento mais lentas têm margens mais estreitas e estruturas de segurança mais amplas, tornando-as mais resilientes a tais falhas (Oliveira et al. 2021), o que não é consistente com o nosso estudo. Ao contrário do que Rowland et al. (2021) sugerem que características relacionadas ao metabolismo da planta e às características hidráulicas são eficazes na previsão do crescimento, nosso estudo mostra evidências claras de que não é tão simples e pode ser explicado por: I) Notavelmente, em nosso estudo, podemos vincular este resultado a o número limitado de amostras; as características hidráulicas são mais complexas de medir e, portanto, permanecem pouco amostradas globalmente (Eller et al. 2018; Hazir et al. 2022; Tavares et al. 2023). Além disso, as observações feitas por Poorter et al. (2018) podem estar envolvidos, em menor grau, na compreensão

de quais características não são boas preditores do crescimento das plantas no sul da Amazônia. II) Considerar as mudanças nas condições ambientais, especificamente o estresse hídrico em cenários climáticos futuros, vincular o crescimento das plantas aos seus mecanismos fisiológicos é fundamental para uma interpretação mais realista, conforme observado por Rowland et al. (2021) que as características hidráulicas estão relacionadas ao crescimento em condições mais severas de estresse hídrico. Portanto, as mudanças ambientais podem alterar os principais mecanismos que controlam o crescimento das plantas. Esta floresta está localizada em uma região climaticamente sensível (Jiménez-Muñoz et al. 2013; Duffy et al. 2015), e uma extensão do período de seca foi documentada (Haghtalab et al. 2020) e corroborada por observações de campo (Marimon et al. 2020). Um estudo recente, do qual nossa floresta faz parte, mostra que as florestas no sul da Amazônia têm as margens de segurança hidráulica mais baixas de todas as florestas amazônicas (Tavares et al. 2023). Além disso, este estudo mostra que a margem de segurança prevê melhor a mortalidade das árvores. Outros estudos mostraram que as florestas desta região apresentam a maior taxa de mortalidade de todas as regiões amazônicas (Esquivel-Muelbert et al. 2020; Reis et al. 2022). Portanto, isso nos leva a acreditar que as características hidráulicas podem estar mais ligadas à mortalidade do que ao crescimento desta floresta, uma vez que as espécies desta floresta estão próximas dos seus limites fisiológicos (Tiwari et al. 2020). Desta forma, investigar a existência deste compromisso entre mortalidade e segurança hidráulica tem implicações ecológicas importantes para a compreensão da dinâmica e resiliência do armazenamento de carbono a longo prazo nesta comunidade arbórea. Nosso estudo destaca que vincular características funcionais ao crescimento pode ser mais complexo em regiões ecologicamente sensíveis às mudanças climáticas, como as florestas no sul da Amazônia. Portanto, permanece uma incerteza considerável na previsão das respostas destas florestas às alterações climáticas.

9. AGRADECIMENTOS

Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) Proc. Da Conservação da Biodiversidade a Biotecnologia: uma proposta para o fortalecimento da ciência na UNEMAT e uso sustentável da terra em Mato Grosso - 88887.586792/2020- 00) e do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq Proc. SWE - 200576/2022-4) bolsa para Igor Araújo. Agradecemos

à equipe do Laboratório de Ecologia Vegetal da UNEMAT (Universidade do Estado de Mato Grosso) em Nova Xavantina pelo auxílio na coleta de dados de campo. Agradecemos também a Emma M. Docherty por fornecer os dados R_{25} e A_{opt}. Esta pesquisa recebeu apoio financeiro de diversos projetos, incluindo ARBOLES (NERC grant NE/SO11811/1), the (For a Climate Resilient Amazon – FORAMA - Royal Society ICA/R1/180100), Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), bolsas PELD-TRAN 441244/2016-5 e 441572/2020-0, e Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Mato Grosso (FAPEMAT), bolsa 0346321/2021. Agradecemos ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade do Estado de Mato Grosso - UNEMAT.

10. REFERÊCIAS

Abràmoff, M. D., Magalhães, P. J., & Ram, S. J. (2004). Image processing with ImageJ. *Biophotonics international*, *11*(7), 36-42.

Aiba, M., Kurokawa, H., Onoda, Y., & Nakashizuka, T. (2020). Trait–abundance relationships in tree communities along temperature and successional gradients. *Journal of Vegetation Science*, *31*(4), 551-560.

Alvares, C. A., Stape, J. L., Sentelhas, P. C., Gonçalves, J. D. M., & Sparovek, G. (2013). Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische zeitschrift*, *22*(6), 711-728.

Amthor, J. S. (1984). The role of maintenance respiration in plant growth. *Plant, Cell & Environment*, *7*(8), 561-569.

Araújo, I., Marimon, B. S., Scalon, M. C., Cruz, W. J., Fauset, S., Vieira, T. C., ... & Gloor, M. U. (2021a). Intraspecific variation in leaf traits facilitates the occurrence of trees at the Amazonia–Cerrado transition. *Flora*, *279*, 151829.

Araújo, I., Marimon, B. S., Scalon, M. C., Fauset, S., Junior, B. H. M., Tiwari, R., ... & Gloor, M. U. (2021b). Trees at the Amazonia-Cerrado transition are approaching high temperature thresholds. *Environmental Research Letters*, *16*(3), 034047.

Araújo, I., Morandi, P. S., Müller, A. O., Mariano, L. H., Alvarez, F., da Silva, I. V., ... & Marimon, B. S. (2022). Leaf functional traits and monodominance in Southern Amazonia tropical forests. *Plant Ecology*, 1-16.

Araújo, I., Scalon, M. C., Amorim, I., Menor, I. O., Cruz, W. J., Reis, S. M., ... & Marimon, B. S. (2023). Morpho-anatomical traits and leaf nutrient concentrations vary between plant communities in the Cerrado–Amazonia transition?. *Flora*, *306*, 152366.

Baraloto, C., Timothy Paine, C. E., Poorter, L., Beauchene, J., Bonal, D., Domenach, A. M., ... & Chave, J. (2010). Decoupled leaf and stem economics in rain forest trees. *Ecology letters*, *13*(11), 1338-1347.

Brodribb, T. J., Carriqui, M., Delzon, S., & Lucani, C. (2017). Optical measurement of stem xylem vulnerability. *Plant Physiology*, *174*(4), 2054-2061.

Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S. L., Swenson, N. G., & Zanne, A. E. (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology letters*, *12*(4), 351-366.

Christoffersen, B. O., Gloor, M., Fauset, S., Fyllas, N. M., Galbraith, D. R., Baker, T. R., ... & Meir, P. (2016). Linking hydraulic traits to tropical forest function in a size-structured and trait-driven model (TFS v. 1-Hydro). *Geoscientific Model Development*, *9*(11), 4227-4255.

Clark, D. A., & Clark, D. B. (1992). Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological monographs*, *62*(3), 315-344.

Clark, D. A., & Clark, D. B. (2001). Getting to the canopy: tree height growth in a neotropical rain forest. *Ecology*, *82*(5), 1460-1472.

Delhaye, G., Bauman, D., Séleck, M., Ilunga wa Ilunga, E., Mahy, G., & Meerts, P. (2020). Interspecific trait integration increases with environmental harshness: A case study along a metal toxicity gradient. *Functional Ecology*, *34*(7), 1428-1437.

Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J. H., Wright, I. J., Lavorel, S., Dray, S., ... & Gorné, L. D. (2016). The global spectrum of plant form and function. *Nature*, *529*(7585), 167-171.

Docherty, E.M, (2023a). Towards a better understanding of South American forest thermal sensitivity. (PhD). University of Leeds (School of Geography).

Docherty, E. M., Gloor, E., Sponchiado, D., Gilpin, M., Pinto, C. A., Junior, H. M., ... & Galbraith, D. (2023b). Long- term drought effects on the thermal sensitivity of Amazon forest trees. *Plant, Cell & Environment*, *46*(1), 185-198.

Duffy, P. B., Brando, P., Asner, G. P., Field, C. B. (2015). Projections of future meteorological drought and wet periods in the Amazon. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(43), 13172-13177.

Eller, B., C. de V. Barros, F., RL Bittencourt, P., Rowland, L., Mencuccini, M., & S. Oliveira, R. (2018). Xylem hydraulic safety and construction costs determine tropical tree growth. *Plant, Cell & Environment*, *41*(3), 548-562.

Esquivel-Muelbert, A., Phillips, O. L., Brienen, R. J., Fauset, S., Sullivan, M. J., Baker, T. R., Galbraith. D. (2020). Tree mode of death and mortality risk factors across Amazon forests. *Nature communications*, 11(1), 1-11.

Falster, D. S., Duursma, R. A., & FitzJohn, R. G. (2018). How functional traits influence plant growth and shade tolerance across the life cycle. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *115*(29), E6789-E6798.

Fyllas, N. M., Gloor, E., Mercado, L. M., Sitch, S., Quesada, C. A., Domingues, T. F., ... & Lloyd, J. (2014). Analysing Amazonian forest productivity using a new individual and trait-based model (TFS v. 1). *Geoscientific Model Development*, *7*(4), 1251-1269.

Grace, J., Lloyd, J., McIntyre, J., Miranda, A. C., Meir, P., Miranda, H. S., ... & Gash, J. (1995). Carbon dioxide uptake by an undisturbed tropical rain forest in southwest Amazonia, 1992 to 1993. *Science*, *270*(5237), 778-780.

Haghtalab, N., Moore, N., Heerspink, B. P., Hyndman, D. W. (2020). Evaluating spatial patterns in precipitation trends across the Amazon basin driven by land cover and global scale forcings. *Theoretical and Applied Climatology*, 1-17.

Hazir, M. H. M., Gloor, E., & Galbraith, D. (2022). Hydraulic traits predict stem growth across *Hevea brasiliensis* clones in a Malaysian climatically marginal area. *Forest Ecology and Management*, *504*, 119864.

Hérault, B., Bachelot, B., Poorter, L., Rossi, V., Bongers, F., Chave, J., ... & Baraloto, C. (2011). Functional traits shape ontogenetic growth trajectories of rain forest tree species. *Journal of ecology*, *99*(6), 1431-1440.

Hervé, M., & Hervé, M. M. (2020). Package 'RVAideMemoire'. *See https://CRAN. R-project. org/package= RVAideMemoire*, 0-9.

Hubau, W., Lewis, S. L., Phillips, O. L., Affum-Baffoe, K., Beeckman, H., Cuní-Sanchez, A., ... & Zemagho, L. (2020). Asynchronous carbon sink saturation in African and Amazonian tropical forests. *Nature*, *579*(7797), 80-87.

Jiménez- Muñoz, J. C., Sobrino, J. A., Mattar, C., & Malhi. Y. (2013). Spatial and temporal patterns of the recent warming of the Amazon Forest. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 118(11), 5204-5215.

Jung, M., Reichstein, M., Schwalm, C. R., Huntingford, C., Sitch, S., Ahlström, A., ... & Zeng, N. (2017). Compensatory water effects link yearly global land CO2 sink changes to temperature. *Nature*, *541*(7638), 516-520.

Keeling, H. C., & Phillips, O. L. (2007). A calibration method for the crown illumination index for assessing forest light environments. *Forest Ecology and Management*, *242*(2-3), 431-437.

Kitajima, K., & Poorter, L. (2010). Tissue- level leaf toughness, but not lamina thickness, predicts sapling leaf lifespan and shade tolerance of tropical tree species. *New phytologist*, *186*(3), 708-721.

Lacointe, A. (2000). Carbon allocation among tree organs: a review of basic processes and representation in functional-structural tree models. *Annals of Forest Science*, *57*(5), 521-533.

Lambers, H. A. N. S., & Poorter, H. (1992). Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. In *Advances in ecological research* (Vol. 23, pp. 187-261). Academic Press.

Levene, H. (1960). Robust tests for the equality of variance In: Olkin, I., Contributions to Probability and Statistics: Essays in Honor of Harold Hotelling.

Liu, X., Trogisch, S., He, J. S., Niklaus, P. A., Bruelheide, H., Tang, Z., ... & Ma, K. (2018). Tree species richness increases ecosystem carbon storage in subtropical forests. *Proceedings of the Royal Society B*, *285*(1885), 20181240.

Marimon, B. S., Marimon-Junior, B. H., Feldpausch, T. R., Oliveira-Santos, C., Mews, H. A., Lopez-Gonzalez, G., ... & Phillips, O. L. (2014). Disequilibrium and hyperdynamic tree turnover at the forest–cerrado transition zone in southern Amazonia. *Plant Ecology & Diversity*, 7(1-2), 281-292.

Marimon, B. S., Oliveira-Santos, C., Marimon-Junior, B. H., Elias, F., de Oliveira, E. A., Morandi, P. S., ... & Phillips, O. L. (2020). Drought generates large, long-term changes in tree and liana regeneration in a monodominant Amazon forest. *Plant Ecology*, *221*, 733-747.

Marimon-Junior, B. H., Hay, J. D. V., Oliveras, I., Jancoski, H., Umetsu, R. K., Feldpausch, T. R., ... & Marimon, B. S. (2020). Soil water-holding capacity and monodominance in Southern Amazon tropical forests. *Plant and Soil*, *450*, 65-79.

Marques, E. Q., Marimon-Junior, B. H., Marimon, B. S., Matricardi, E. A., Mews, H. A., & Colli, G. R. (2020). Redefining the Cerrado–Amazonia transition: implications for conservation. *Biodiversity and conservation*, 29(5), 1501-1517.

McDowell, N., Allen, C. D., Anderson- Teixeira, K., Brando, P., Brienen, R., Chambers, J., ... & Xu, X. (2018). Drivers and mechanisms of tree mortality in moist tropical forests. *New Phytologist*, *219*(3), 851-869.

Mews, H. A., Marimon, B. S., & Ratter, J. A. (2012). Observations on the vegetation of mato grosso, Brazil. v.* changes in the woody species diversity of a forest in the Cerrado–Amazonian forest Transition zone and notes on the forests of the region. *Edinburgh Journal of Botany*, *69*(2), 239-253.

Mews, H. A., Marimon, B. S., Pinto, J. R. R., & Silvério, D. V. (2011). Dinâmica estrutural da comunidade lenhosa em floresta estacional semidecidual na transição cerrado-floresta amazônica, Mato Grosso, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, *25*, 845-857.

Morandi, P. S., Marimon, B. S., Eisenlohr, P. V., Marimon-Junior, B. H., Oliveira-Santos, C., Feldpausch, T. R., ... & Phillips, O. L. (2016). Patterns of tree species composition at watershed-scale in the Amazon 'arc of deforestation': implications for conservation. *Environmental Conservation*, *43*(4), 317-326.

Nascimento, H. E., Laurance, W. F., Condit, R., Laurance, S. G., D'Angelo, S., & Andrade, A. C. (2005). Demographic and life- history correlates for Amazonian trees. *Journal of Vegetation Science*, *16*(6), 625-634.

Nepstad, D. C., Tohver, I. M., Ray, D., Moutinho, P., & Cardinot, G. (2007). Mortality of large trees and lianas following experimental drought in an Amazon forest. *Ecology*, *88*(9), 2259-2269.

Nepstad, D., Lefebvre, P., Lopes da Silva, U., Tomasella, J., Schlesinger, P., Solórzano, L., ... & Guerreira Benito, J. (2004). Amazon drought and its implications for forest flammability and tree growth: A basin- wide analysis. *Global change biology*, *10*(5), 704-717.

Oliveira, R. S., Eller, C. B., Barros, F. D. V., Hirota, M., Brum, M., & Bittencourt, P. (2021). Linking plant hydraulics and the fast–slow continuum to understand resilience to drought in tropical ecosystems. *New Phytologist*, *230*(3), 904-923.

Paine, C. T., Amissah, L., Auge, H., Baraloto, C., Baruffol, M., Bourland, N., ... & Hector, A. (2015). Globally, functional traits are weak predictors of juvenile tree growth, and we do not know why. *Journal of Ecology*, *103*(4), 978-989.

Pammenter, N. V., & Van der Willigen, C. (1998). A mathematical and statistical analysis of the curves illustrating vulnerability of xylem to cavitation. *Tree physiology*, *18*(8-9), 589-593.

Pereira, L., Bittencourt, P. R., Oliveira, R. S., Junior, M. B., Barros, F. V., Ribeiro, R. V., & Mazzafera, P. (2016). Plant pneumatics: stem air flow is related to embolism–new perspectives on methods in plant hydraulics. *New Phytologist*, *211*(1), 357-370.

Perez-Harguindeguy, N., Diaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., ... & Cornelissen, J. H. C. (2016). Corrigendum to: New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of botany*, *64*(8), 715-716.

Phillips, O. L., Malhi, Y., Higuchi, N., Laurance, W. F., Núnez, P. V., Vásquez, R. M., ... & Grace, J. (1998). Changes in the carbon balance of tropical forests: evidence from long-term plots. *Science*, *282*(5388), 439-442.

Phillips, O. L., Van Der Heijden, G., Lewis, S. L., López- González, G., Aragão, L. E., Lloyd, J., ... & Vilanova, E. (2010). Drought–mortality relationships for tropical forests. *New Phytologist*, *187*(3), 631-646.

Poorter, H., Niinemets, Ü., Poorter, L., Wright, I. J., & Villar, R. (2009). Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta- analysis. *New phytologist*, *182*(3), 565-588.

Poorter, L. (1999). Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. *Functional ecology*, 396-410.

Poorter, L., & Bongers, F. (2006). Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology*, *87*(7), 1733-1743.

Poorter, L., Bongers, L., & Bongers, F. (2006). Architecture of 54 moist- forest tree species: traits, trade- offs, and functional groups. *Ecology*, *87*(5), 1289-1301.

Poorter, L., Castilho, C. V., Schietti, J., Oliveira, R. S., & Costa, F. R. (2018). Can traits predict individual growth performance? A test in a hyperdiverse tropical forest. *New Phytologist*, *219*(1), 109-121.

Poorter, L., Wright, S. J., Paz, H., Ackerly, D. D., Condit, R., Ibarra-Manríquez, G., ... & Wright, I. J. (2008). Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forests. *Ecology*, *89*(7), 1908-1920.

R Core Team (2023). A Language and Environment for Statistical Computing: version 4.3.1, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Ratter, J. A., Richards, P. W., Argent, G., & Gifford, D. R. (1973). Observations on the vegetation of northeastern Mato Grosso: I. The woody vegetation types of the Xavantina-Cachimbo Expedition area. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences*, *266*(880), 449-492.

Reich, P. B. (2014). The world- wide 'fast–slow'plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of ecology*, *102*(2), 275-301.

Reich, P. B., Walters, M. B., & Ellsworth, D. S. (1992). Leaf life- span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological monographs*, *62*(3), 365-392.

Reis, S. M., Marimon, B. S., Esquivel- Muelbert, A., Marimon Jr, B. H., Morandi, P. S., Elias, F., ... & Phillips, O. L. (2022). Climate and crown damage drive tree mortality in southern Amazonian edge forests. *Journal of Ecology*, 110(4), 876-888.

Rius, B. F., Darela Filho, J. P., Fleischer, K., Hofhansl, F., Blanco, C. C., Rammig, A., ... & Lapola, D. M. (2023). Higher functional diversity improves modeling of Amazon forest carbon storage. *Ecological Modelling*, *481*, 110323.

Rowland, L., Malhi, Y., Silva-Espejo, J. E., Farfán-Amézquita, F., Halladay, K., Doughty, C. E., ... & Phillips, O. L. (2014). The sensitivity of wood production to seasonal and interannual variations in climate in a lowland Amazonian rainforest. *Oecologia*, *174*, 295-306.

Rowland, L., Oliveira, R. S., Bittencourt, P. R., Giles, A. L., Coughlin, I., Costa, P. D. B., ... & Mencuccini, M. (2021). Plant traits controlling growth change in response to a drier climate. *New Phytologist*, *229*(3), 1363-1374.

Rüger, N., Wirth, C., Wright, S. J., & Condit, R. (2012). Functional traits explain light and size response of growth rates in tropical tree species. *Ecology*, *93*(12), 2626-2636.

Scholander, P. F., Bradstreet, E. D., Hemmingsen, E. A., & Hammel, H. T. (1965). Sap Pressure in Vascular Plants: Negative hydrostatic pressure can be measured in plants. *Science*, *148*(3668), 339-346.

Shapiro, S. S., & Wilk, M. B. (1965). An analysis of variance test for normality (complete samples). *Biometrika*, *52*(3/4), 591-611.

Sperry, J. S., Donnelly, J. R., & Tyree, M. T. (1988). A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. *Plant, Cell & Environment*, *11*(1), 35-40.

Sterck, F. J., & Bongers, F. (2001). Crown development in tropical rain forest trees: patterns with tree height and light availability. *Journal of Ecology*, *89*(1), 1-13.

Sterck, F. J., Bongers, F. J. J. M., During, H. J., Martinez-Ramos, M., & De Kroon, H. (2003). Module responses in a tropical forest tree analyzed with a matrix model. *Ecology*, *84*(10), 2751-2761.

Sullivan, O. M., Friedlingstein, P., Sitch, S., Anthoni, P., Arneth, A., Arora, V. K., ... & Zaehle, S. (2022). Process-oriented analysis of dominant sources of uncertainty in the land carbon sink. *Nature communications*, *13*(1), 4781.

Tavares, J. V., Oliveira, R. S., Mencuccini, M., Signori-Müller, C., Pereira, L., Diniz, F. C., ... & Galbraith, D. R. (2023). Basin-wide variation in tree hydraulic safety margins predicts the carbon balance of Amazon forests. *Nature*, 1-7.

Tang, H., & Dubayah, R. (2017). Light-driven growth in Amazon evergreen forests explained by seasonal variations of vertical canopy structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *114*(10), 2640-2644.

Thomas, S. C. (1996). Asymptotic height as a predictor of growth and allometric characteristics in Malaysian rain forest trees. *American journal of Botany*, *83*(5), 556-566.

Tiwari, R., Gloor, E., da Cruz, W. J. A., Schwantes Marimon, B., Marimon- Junior, B. H., Reis, S. M., Galbraith. D. (2020). Photosynthetic quantum efficiency in south- eastern Amazonian trees may be already affected by climate change. *Plant, cell & environment*.

van den Berg, E., Chazdon, R., & Corrêa, B. S. (2012). Tree growth and death in a tropical gallery forest in Brazil: understanding the relationships among size, growth, and survivorship for understory and canopy dominant species. *Plant Ecology*, *213*, 1081-1092.

Vieira, S., Trumbore, S., Camargo, P. B., Selhorst, D., Chambers, J. Q., Higuchi, N., & Martinelli, L. A. (2005). Slow growth rates of Amazonian trees: consequences for carbon cycling. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *102*(51), 18502-18507.

Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional!. *Oikos*, *116*(5), 882-892.

Warton, D. I., Duursma, R. A., Falster, D. S., & Taskinen, S. (2012). smatr 3–an R package for estimation and inference about allometric lines. *Methods in ecology and evolution*, *3*(2), 257-259.

Williamson, G. B., & Wiemann, M. C. (2010). Measuring wood specific gravity… correctly. *American Journal of Botany*, *97*(3), 519-524.

Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., ... & Villar, R. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, *428*(6985), 821-827.

Wright, S. J., Kitajima, K., Kraft, N. J., Reich, P. B., Wright, I. J., Bunker, D. E., ... & Zanne, A. E. (2010). Functional traits and the growth–mortality trade- off in tropical trees. *Ecology*, *91*(12), 3664-3674.

Yang, J., Tian, H., Pan, S., Chen, G., Zhang, B., & Dangal, S. (2018). Amazon drought and forest response: Largely reduced forest photosynthesis but slightly increased canopy greenness during the extreme drought of 2015/2016. *Global Change Biology*, *24*(5), 1919-1934.

11. APÊNDICES

Tabela S1. Valores médios ± desvio padrão da taxa anual de crescimento em diâmetro (AGR_{dendro} mm ano^{-1}), coeficiente de variação de crescimento ($CV_{crescimento}$ %) e índice de sazonalidade de crescimento (GSI) para árvores no sul da Amazônia.

Espécies	AGR_{dendro}	$CV_{crescimento}$	GSI
Amaioua guianensis Aubl.	-0,27±1,74	70,41±17,68	1,09±0,30
Brosimum rubescens Taub.	0,79±1,78	51,94±15,43	1,12±0,30
Chaetocarpus echinocarpus (Baill.) Ducke	0,39±1,85	61,59±19,65	1,10±0,32
Cheiloclinium cognatum (Miers) A. C. Sm.	0,13±1,77	61,00±8,72	1,02±0,31
Ephedranthus parviflorus S.Moore	-0,33±1,73	55,25±20,07	0,92±0,29
Hymenaea courbaril L.	4,17±1,83	35,33±14,16	1,27±0,31
Mouriri apiranga Spruce ex Triana	0,30±1,77	59,61±17,21	1,10±0,30

Ocotea dispersa (Nees & Mart.) Mez	0,57±1,65	56,33±6,97	1,15±0,29
Protium altissimum (Aubl.) Marchand	0,09±1,83	52,39±17,55	1,25±0,31
Terminalia tetraphylla (Aubl.) Gere & Boatwr.	-0,20±1,85	52,75±14,85	1,00±0,31

Tabela S2. Relações bivariadas entre taxa de crescimento anual em diâmetro (2020-2021: AGR_{dendro}), taxa de crescimento anual em diâmetro (2003-2018: AGR_{dbh}), coeficiente de variação de crescimento ($CV_{crescimento}$) e índice de sazonalidade de crescimento (GSI) para árvores no sul da Amazônia. Número de indivíduos (N). Os IC inferior e superior representam os intervalos de confiança inferior e superior de 95% para a inclinação. Destacado em negrito demonstra as relações significativas.

Modelo	N	R^2	*P*	Declive IC (inferior | superior)
AGR_{dendro}~AGR_{dbh}	29	**0,22**	**0,008**	0,87 (0,62|1,23)
AGR_{dendro}~ CV_{growth}	29	0,08	0,11	-0,08 -0,11| -0,05)
AGR_{dendro}~ GSI	29	0,10	0,08	-11,09 (-15,98| -7,69)

Tabela S3. Resultados das regressões padrão dos eixos principais (SMA) da abordagem baseada em espécies das relações bivariadas entre taxa de crescimento em diâmetro anual (AGR_{dendro}), coeficiente de variação de crescimento ($CV_{crescimento}$), índice de sazonalidade de crescimento (GSI) e características funcionais de árvores no sul da Amazônia. Número de espécies (N). Os IC inferior e superior representam os intervalos de confiança inferior e superior de 95% para a inclinação. Destacado em negrito demonstra as relações significativas.

Modelos	N	AGR_{dendro}		Declive	$CV_{crescimento}$		Declive	GSI		Declive
		R^2	*P*	IC (inferior | superior)	R^2	*P*	IC (inferior | superior)	R^2	*P*	IC (inferior | superior)
Altura	10	**0,64**	**0,005**	0,29(0,18|0,46)	**0,56**	**0,01**	-2,59(-4,33|-1,54)	0,12	0,32	-0,02(-0,04|-0,01)
WD	10	0,16	0,24	19,22(9,64|38,32)	0,01	0,75	-170,66(-357,87|-81,38)	0,06	0,46	-1,52(-3,13|-0,74)
LMA	10	0,02	0,64	-29,98(-62,57|-14,36)	0,007	0,81	-266,17(-559,10|-126,71)	0,00008	0,97	-2,37(-5,00|-1,12)
A_{opt}	10	0,09	0,39	0,97(0,47|1,98)	0,02	0,64	-0,35(-0,74|-0,17)	0,02	0,69	0,09(0,04|0,20)
R_{25}	10	0,07	0,45	7,13(3,46|14,68)	**0,40**	**0,04**	-2,61(-4,74|-1,44)	0,006	0,81	-0,71(-1,51|-0,34)
N_{folha}	6	0,02	0,76	-2,18(-6,70|-0,71)	0,04	0,69	-37,49(-114,12|-12,32)	0,11	0,51	-0,36(-1,07|-0,12)

P_{folha}	6	0,001	0,93	125,91(40,65|389,94)	0,10	0,54	-2161,08(-6419,48|-727,51)	0,31	0,24	-21,01(-56,26|-7,85)
P_{50}	10	0,04	0,55	1,80(0,87|3,75)	0,002	0,88	-16,06(-33,79|-7,63)	0,007	0,80	0,14(0,06|0,30)
P_{MIN}	10	0,21	0,17	1,02(0,52|1,99)	0,31	0,09	-9,06(-17,08|-4,81)	0,04	0,57	-0,08(-0,16|-0,03)
HSM_{50}	10	0,06	0,46	0,76(0,37|1,57)	0,15	0,25	-6,80(-13,59|-3,40)	0,03	0,59	-0,06(-0,12|-0,02)

Tabela S4. Resultados das regressões padrão dos eixos principais (SMA) da relação bivariada entre taxa de crescimento anual em diâmetro (2020-2021: AGR_{dendro}) e taxa de crescimento anual em diâmetro (2003-2018: AGR_{dbh}), coeficiente de variação de crescimento ($CV_{crescimento}$), índice de sazonalidade de crescimento (GSI) e índice de iluminação da coroa em escala individual (CII). Número de indivíduos (N). Os IC inferior e superior representam os intervalos de confiança inferior e superior de 95% para a inclinação. Destacado em negrito demonstra as relações significativas.

Modelos	N	CII		Declive
		R^2	*P*	IC (inferior | superior)
AGR_{dendro}	159	**0,25**	**0,005**	2,21 (1,58|3,09)
AGR_{dbh}	329	**0,27**	**0,003**	2,51 (1,81|3,50)
$CV_{crescimento}$	176	0,07	0,15	-27,50 (-39,88|-18,97)
GSI	159	0,11	0,06	-0,19 (-0,28|-0,13)

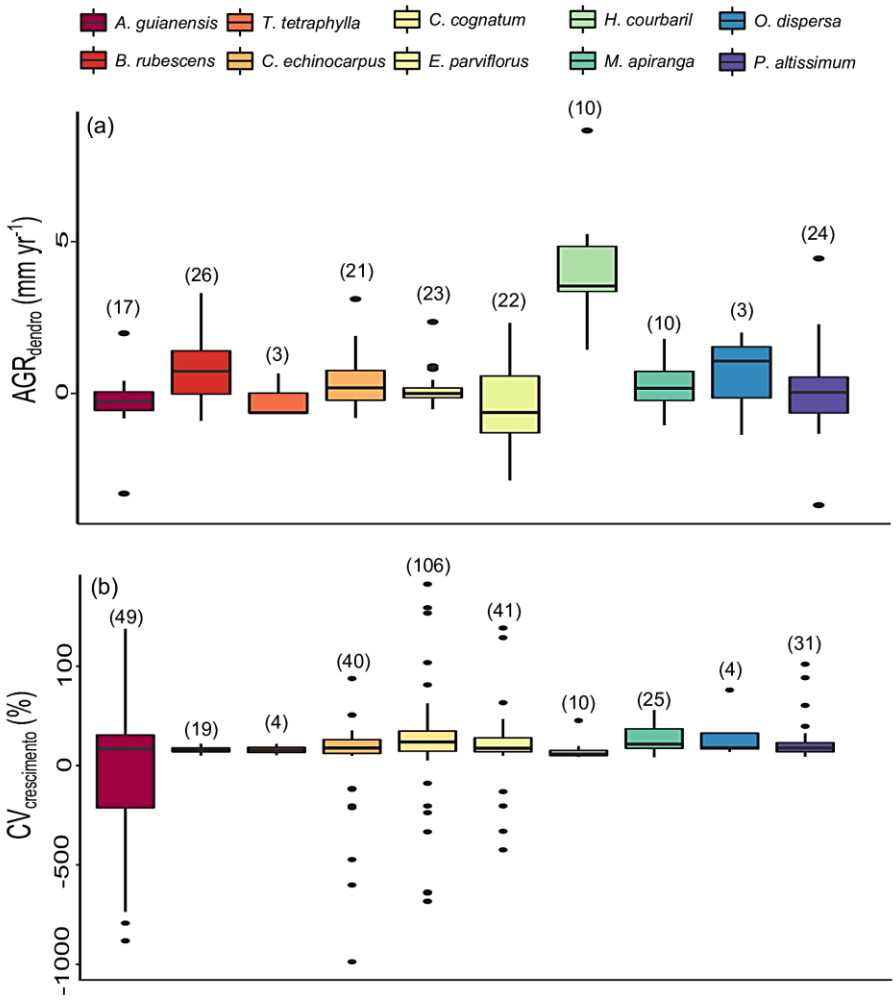


Figura S1. Distribuição da taxa anual de crescimento em diâmetro (2020-2021: AGR_{dendro}) (a) e coeficiente de variação de crescimento ($CV_{crescimento}$) incluindo todos os valores negativos (b) para espécies arbóreas no sul da Amazônia. O número de indivíduos de cada espécie está entre parênteses.

12. CONCLUSÃO GERAL

Essa tese incorporou uma ampla abordagem funcional que nos permitiu mostrar insights importantes sobre o impacto das mudanças climáticas nas florestas do sul da Amazônia. A pesquisa também fornece informações consistentes sobre como os atributos funcionais podem ser empregados na previsão do crescimento das árvores ao mesmo tempo em que destaca o impacto dessas características na estrutura vertical (ou seja, altura) das florestas na região. Ambas as descobertas convergem para aprimorar nossa compreensão da dinâmica e funcionamento das florestas no limite da Amazônia.

No primeiro capítulo, integramos características da arquitetura hidráulica e variáveis de status hidráulico para uma análise abrangente das implicações da altura da planta na condutividade e segurança hidráulica. Este estudo proporcionou as primeiras estimativas intraespecíficas para borda sul da Amazônia. A análise revelou que (1) árvores mais altas dentro das espécies são mais susceptíveis ao embolismo; (2) características hidráulicas estão relacionadas com a altura das plantas, exceto a condutividade hidráulica teórica; e (3) características anatômicas do xilema estão associadas à resistência ao embolismo em algumas espécies. Nossos resultados sugerem que propriedades hidráulicas, como HSM_{50}, podem influenciar a estrutura e o funcionamento da floresta, oferecendo um possível mecanismo para o aumento da mortalidade em árvores mais altas: a redução do P_{50} nos níveis de galhos com a altura. Descobrimos que árvores altas na nossa área de estudo apresentam margens de segurança hidráulica mais baixas, relacionadas ao aumento do diâmetro dos vasos em algumas espécies. Dado que a biomassa florestal se concentra nas maiores árvores dessas florestas, tendências contínuas de aumento do déficit de pressão de vapor e redução das chuvas nesta região têm o potencial de alterar significativamente a estrutura florestal.

No segundo capítulo, examinamos um conjunto de dados de série temporal de crescimento em diâmetro com base em 15 anos de informações provenientes do banco de inventários florestais (*Forestplot*). Adicionalmente, incorporamos métricas de crescimento provenientes de dendrômetros coletados *in situ* para 159 indivíduos de árvores, representando dez espécies dominantes em uma floresta no sul da Amazônia. Combinamos, ainda, características funcionais relacionadas à estrutura, metabolismo e hidráulica das plantas, com o objetivo de compreender a capacidade dessas características em predizer o crescimento do diâmetro em níveis individuais e de espécie. A análise revelou que (1) a maioria das árvores nas florestas do sul da Amazônia apresenta uma baixa taxa de crescimento anual em diâmetro e (2) as características funcionais avaliadas não se mostraram bons preditores das métricas de crescimento para as árvores, com exceção da altura da planta. Nossas descobertas sugerem que vincular características funcionais e crescimento pode ser mais complexo em regiões ecologicamente sensíveis às mudanças climáticas, como as florestas no sul da Amazônia. Assim, permanece uma considerável incerteza na previsão das respostas dessas florestas às alterações climáticas.

A implicação das descobertas

No capítulo 1, os resultados apresentam implicações significativas para a ecologia florestal, especialmente em regiões tropicais. A conexão identificada entre propriedades hidráulicas e altura das plantas destaca a importância dos mecanismos de transporte de água na dinâmica dos ecossistemas. O mecanismo proposto para o aumento da mortalidade em árvores mais altas, especificamente a diminuição do nível P_{50} nos ramos com a altura, fornece informações valiosas sobre a vulnerabilidade dessas árvores. No entanto, uma compreensão mais profunda dos processos biofísicos que determinam a formação e propagação da embolia em nível de nanoescala é crucial para uma compreensão completa da relação diâmetro-vulnerabilidade nas plantas. Além disso, as florestas dessa região possuem as menores margens de segurança hidráulica (Tavares et al., 2023) e estão sujeitas às maiores alterações climáticas entre todas as florestas amazônicas. Uma implicação notável é o potencial impacto na distribuição global da biomassa florestal na Amazônia, dado que a concentração nas árvores maiores destaca sua importância ecológica. A constatação de que árvores altas enfrentam margens de segurança hidráulica mais baixas implica maior vulnerabilidade à medida que a seca avança na região. A relação entre margens de segurança hidráulica reduzidas e aumento do diâmetro dos vasos para algumas espécies sugere um caminho potencial para investigações mais aprofundadas sobre respostas específicas às mudanças nas condições ambientais. Tendências contínuas no aumento do déficit de pressão de vapor e na redução das chuvas na região adicionam urgência às implicações deste estudo, apontando para a necessidade de estratégias de conservação.

Apesar destas descobertas significativas, existem lacunas importantes no conhecimento que justificam uma investigação mais aprofundada. Uma análise mais detalhada das variações específicas das espécies nas propriedades hidráulicas e suas respostas aos fatores ambientais proporcionaria uma compreensão mais clara da dinâmica florestal. O estudo poderia ser expandido para incluir o monitoramento a longo prazo da resiliência de diferentes espécies de árvores às alterações climáticas, além de explorar as consequências mais amplas da alteração da estrutura florestal, como os impactos na biodiversidade e no sequestro de carbono. A integração de dados de diferentes florestas também aumentaria a robustez das conclusões do estudo. Portanto, esta pesquisa oferece insights valiosos sobre as complexas relações entre propriedades hidráulicas e estrutura florestal na Amazônia. Abordar as lacunas identificadas no conhecimento por meio de mais pesquisa pode refinar nossa compreensão dessas interações complexas e fornecer uma base para estratégias de conservação e gestão diante das mudanças ambientais em curso.

No capítulo 2, revelamos que as características funcionais avaliadas não são preditores eficazes de métricas de crescimento, exceto a altura das plantas, levantando considerações importantes sobre como interpretamos e relacionamos dados de características funcionais ao crescimento das árvores. Nossos resultados não estão alinhados com previsões teóricas, enfatizando a profunda interferência do contexto local nessas relações. A ideia de um padrão universal que rege essas relações é questionada, pois fatores como a composição do solo, diferenças de luz e interações bióticas emergem como determinantes essenciais, provocando uma mudança de pensamento em direção a uma compreensão mais específica do contexto. Além disso, a complexidade inerente às interações entre características funcionais e desempenho da planta torna-se aparente em nossas descobertas, como também observado em estudos anteriores (e.g., Poorter et al., 2018). Relações fracas entre características funcionais e crescimento das plantas representam um desafio para abordagens baseadas em características. Esta complexidade exige uma mudança em direção a uma visão mais holística que considere a intricada interação de vários elementos na formação das respostas das plantas. Nosso estudo sugere que o conjunto atual de características comumente medidas pode não capturar toda a gama de fatores que influenciam o crescimento das plantas.

Essas relações fracas também levantam preocupações sobre a confiabilidade dos modelos baseados em características (e.g., Fyllas et al., 2014) na previsão dos impactos das alterações climáticas. Se as características tradicionalmente consideradas não se relacionarem fortemente com as respostas de crescimento, isso implica que os quadros existentes podem não ter a robustez necessária para prever com precisão os efeitos das alterações climáticas nas populações de árvores tropicais. Esta constatação leva a uma reavaliação crítica das características incluídas nos modelos preditivos, enfatizando a necessidade de identificar e incorporar variáveis adicionais que reflitam melhor as complexidades da dinâmica ecológica. Em resposta a esses desafios, nosso estudo ressalta a urgência de mais pesquisas. Uma compreensão mais profunda dos fatores específicos que impulsionam as relações entre as características funcionais e o desempenho das plantas em diferentes contextos locais é crucial. Esta perspectiva diferenciada pode contribuir para melhorar os modelos preditivos, garantindo que sejam mais representativos e capazes de orientar estratégias eficazes de conservação. As implicações de nossas descobertas vão além dos debates teóricos, enfatizando a necessidade de uma mudança de paradigma na pesquisa ecológica em direção a uma abordagem mais integrativa e específica ao contexto

local. À medida que enfrentamos as incertezas de um clima em mudança, esta recalibração torna-se importante para melhorar nossa capacidade de prever e gerir os impactos das alterações climáticas nessas florestas da borda sul da Amazônia.