

UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS
PRO REITORIA DE PESQUISA E APOIO E POS-
GRADUAÇÃO
DEPARTAMENTO DE APOIO À PESQUISA
PROGRAMA INSTITUCIONAL DE APOIO A PESQUISA

POTENCIAL HÍDRICO FOLIAR E CARACTERÍSTICAS
MORFOFISIOLÓGICAS DE ESPÉCIES FLORESTAIS ENTRE AMBIENTES DE
DOSSEL E SUB-BOSQUE

BOLSISTA: SANDRINA ALMEIDA DE SOUSA

MANAUS-AM

2015

UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS
PRO REITORIA DE PESQUISA E APOIO E POS-
GRADUAÇÃO
DEPARTAMENTO DE APOIO À PESQUISA
PROGRAMA INSTITUCIONAL DE APOIO A PESQUISA

RELATÓRIO FINAL
PIBIC 2014/2015
POTENCIAL HÍDRICO FOLIAR E CARACTERÍSTICAS
MORFOFISIOLÓGICAS DE ESPÉCIES FLORESTAIS ENTRE AMBIENTES
DE DOSSEL E SUB-BOSQUE

BOLSISTA: SANDRINA ALMEIDA DE SOUSA

ORIENTADOR (A): Dr. MARCIEL JOSÉ FERREIRA

MANAUS- AM
2015

SUMÁRIO

| | |
|---|-----------|
| RESUMO | 4 |
| 1. INTRODUÇÃO | 5 |
| 2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA | 6 |
| 3. MATERIAL E MÉTODOS..... | 8 |
| 3.1 Descrição das coletas e localização da área de estudo | 8 |
| 3.2 Determinação do potencial hídrico foliar..... | 8 |
| 3.3 Delineamento Experimental e análises estatísticas..... | 9 |
| 4. RESULTADOS E DISCUSSÃO | 9 |
| 6. CONCLUSÃO..... | 13 |
| CRONOGRAMA DE ATIVIDADES | 14 |
| 7. REFERÊNCIAS..... | 15 |

RESUMO

A água é um dos fatores ambientais determinantes para a sobrevivência dos vegetais. A regulação do status hídrico das plantas está intimamente relacionada às condições do ambiente, a exemplo dos níveis de irradiância. O objetivo deste estudo foi investigar o potencial hídrico e as características morfofisiológicas de espécies florestais crescendo em ambientes contrastantes de irradiância (dossel e sub-bosque). O experimento foi realizado na Estação Experimental de Silvicultura Tropical na estrada ZF2 Km 34, pertencente ao Instituto Nacional e Pesquisas da Amazônia (INPA), localizado no município de Manaus no estado do Amazonas. Os dados foram coletados no período entre 8 e 12 h, utilizando a bomba de pressão tipo Scholander, onde foi aplicada pressão com gás de N até ocorrer a exsudação pelo corte feito no pecíolo da folha e após realizada a leitura dos dados. No ambiente de dossel o potencial hídrico foliar variou de -1,9 MPa à -0,3 MPa, com valores médios de -1,14 MPa, ao passo que no sub-bosque os valores variaram entre -1,2 MPa e -0,1 MPa com média de -0,44 MPa. A condutância estomática variou de 0,034 mol m⁻² s⁻¹ a 0,19 mol m⁻² s⁻¹. A condutância estomática foi positivamente correlacionada com o índice LMA (massa foliar por área), com as espécies no ambiente de dossel exibindo os maiores valores de condutância. O potencial hídrico foliar foi menor nas espécies de dossel, indicando que a variação do gradiente de LMA dentro do perfil vertical florestal pode ter sido influenciada pela redução na pressão de turgescência celular mediante o aumento na altura das árvores.

Palavras-chave: Condutância estomática, massa foliar por área, água, espécies tropicais, Amazônia.

1. INTRODUÇÃO

A água é um dos fatores ambientais determinantes para a sobrevivência dos vegetais, podendo comprometer as funções vitais ou estimular reações adaptativas que capacitem as plantas a sobreviverem por longos períodos de estresse hídrico (Yin et al., 2005). As relações de água na planta são importantes no controle da expansão celular, abertura estomática e fotossíntese, e a manutenção do turgor parece ser um importante mecanismo no controle desses processos fisiológicos (Chaves & Seraphin 2001; Buckley, 2005).

A regulação do status hídrico das plantas está intimamente relacionada às condições do ambiente, como os níveis de irradiância, o déficit de pressão de vapor, a temperatura, a velocidade do vento, a disponibilidade de água no solo (Silva et al., 2000; Bunce, 2006; DaMatta & Ramalho, 2006; Silva et al., 2008).

A baixa disponibilidade de água no solo afeta os processos fisiológicos e metabólicos das plantas, com destaque para o crescimento celular, síntese de proteínas, transporte de fotoassimilados, transporte de nutrientes e o desempenho fotossintético, podendo limitar o crescimento e o acúmulo de biomassa nos vegetais (Farquhar, 1982; Flexas et al., 2006; Rouhi et al., 2007).

O fechamento dos estômatos em plantas sob condições de déficit hídrico é um dos mecanismos desenvolvidos como tentativa de manter o seu status hídrico. A redução da abertura do ostíolo, porém, restringe as trocas gasosas entre a atmosfera e o interior da folha, causando redução na concentração intercelular de CO₂, gerando decréscimos na assimilação de CO₂, no rendimento quântico do fotossistema II e conseqüentemente na fotossíntese (Larcher, 2003).

Nas florestas as folhas que se desenvolvem na camada superior do dossel estão expostas a níveis de irradiância mais elevados como temperatura do ar e velocidade dos ventos, as mesmas devem lidar com as condições microclimáticas que potencialmente levam a dessecação, porém as folhas localizadas no estrato inferior do dossel estão submetidas às condições mais brandas, como escassez de irradiância, temperatura constante e maior humidade (Kenzo et al., 2014). Diante deste contexto, o objetivo do presente estudo foi investigar o potencial hídrico e algumas características morfofisiológicas de espécies florestais em dois ambientes, dossel e sub-bosque.

2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

Alterações nos fatores abióticos afetam sobre maneira a atividade fisiológica das plantas em suas diferentes fases de crescimento. Fatores como alta irradiância e baixa disponibilidade hídrica ou nutricional tornam mais difíceis o sucesso no estabelecimento das plantas na fase juvenil (Gonçalves et al., 2005; Liberato et al., 2006; Santos Junior et al., 2006).

O déficit hídrico tem efeito em diversos processos fisiológicos das plantas, visto que o estresse geralmente aumenta a resistência difusiva ao vapor de água, mediante fechamento dos estômatos, reduzindo a transpiração e, conseqüentemente, o suprimento de CO₂ para a fotossíntese. Muitos desses efeitos refletem mecanismos de adaptação das plantas ao ambiente (Nogueira, 1997).

A absorção da água pelas raízes, transporte através dos vasos no caule e ramos e finalmente a perda por transpiração nos estômatos presentes nas folhas fazem parte da rota da água através do contínuo solo-planta-atmosfera. Contudo, antes que a água seja difundida para atmosfera ela exerce diversas funções no metabolismo vegetal. A participação no alongamento celular, reações do metabolismo fotossintético, tamponamento da temperatura e movimento estomático são algumas das funções da água na planta.

A regulação entre a perda de água e absorção de CO₂ pelas folhas é feita pelo movimento estomático. Uma elevada taxa fotossintética é dependente de um elevado grau de abertura dos estômatos, em contrapartida uma elevada quantidade de água será perdida para atmosfera. Em condições de baixa disponibilidade de água no solo as plantas fecham os estômatos e evitam a perda excessiva de água. Nessa situação, uma baixa concentração de CO₂ difundirá para dentro da folha e, conseqüentemente, poucas moléculas chegaram aos sítios ativos da rubisco, enzima catalizadora do processo de carboxilação do metabolismo fotossintético. Diante da situação de conflito entre a transpiração e a difusão de CO₂, plantas que utilizam a água mais eficientemente são capazes de se manterem em locais com expressivo déficit de água no solo (Taiz & Zeiger, 2013).

A quantidade de água nos tecidos dos vegetais, *status hídrico*, não é somente influenciada pela disponibilidade de água no solo, como também pelo déficit de saturação de vapor no ar, temperatura e intensidade da radiação solar. A camada de ar limítrofe ao redor do limbo foliar também impõem restrições à transpiração e está associada à velocidade do vento. Da mesma forma, as taxas de assimilação de CO₂ não somente são controladas pelo grau de abertura dos estômatos, mas também

pelas condições de estado nutricional, disponibilidade de radiação fotossinteticamente ativa, temperatura e fatores endógenos à planta (Kerbaudy, 2004).

Contudo, o potencial hídrico (Ψ_w) é um fator dominante que controla o movimento osmótico, se (Ψ_w) diminui até certo limite crítico, os estômatos fecham-se dominando os demais fatores do meio, mesmo em condições adequadas de luz, CO₂ e temperatura.

A resposta fisiológica de espécies arbóreas tropicais a seca sazonal pode ser variável em parte devido à diferença na forma de crescimento, fenologia e dossel. As árvores do dossel estão expostas as mais elevadas condições de luz e temperatura do que árvores de sub-bosque (Choat et al., 2006). Um aumento no comprimento do caminho para a água se deslocar para alcançar as folhas a partir do solo e com o aumento potencial gravitacional, pode aumentar o estresse hídrico no dossel superior (Kenzo et al., 2014). As características funcionais foliares relacionam-se fortemente com a massa foliar por área (LMA, g m⁻²), a razão de massa por área foliar. Dentro das espécies, porém, os padrões entre LMA e função fisiológica dentro do perfil do dossel pode ser completamente oposto. Por exemplo, LMA e fotossíntese por unidade de área foliar tendem a ser positivamente correlacionados (Cavaleri et al., 2010).

3. MATERIAL E METÓDOS

3.1 Descrição das coletas e localização da área de estudo

O trabalho de campo consistiu da coleta de amostras foliares de árvores de espécies florestais em dois ambientes (dossel e sub-bosque) (tabela 1). As coletas foram realizadas na Estação Experimental de Silvicultura Tropical na entrada ZF2 km 34, pertencente ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) e localizada no Município de Manaus no Estado do Amazonas (2.61 S, 60.21W).

Tabela 1 – Espécies florestais estudadas nos ambientes de sub-bosque e dossel.

| Espécie | Família | Hábito |
|------------------------------|------------------|------------|
| <i>Vantanea</i> sp. | Humiriaceae | Dossel |
| <i>Swartzia</i> sp. | Fabaceae | Dossel |
| <i>Blepharocalyx</i> sp. | Myrtaceae | Dossel |
| <i>Mezilaurus</i> sp. | Lauraceae | Dossel |
| N.l. | Fabaceae | Dossel |
| <i>Humiriastrum</i> sp. | Humiriaceae | Dossel |
| <i>Licania</i> sp. | Chrysobalanaceae | Dossel |
| <i>Matayba</i> sp. | Sapindaceae | Dossel |
| <i>Scleronema micranthum</i> | Malvaceae | Dossel |
| <i>Duguetia</i> sp. | Anonaceae | Sub-bosque |
| <i>Unonopsis</i> sp. | Anonaceae | Sub-bosque |
| <i>Mabea speciosa</i> | Euphorbiaceae | Sub-bosque |
| <i>Inga</i> sp. | Fabaceae | Sub-bosque |
| <i>Endlicheria</i> sp. | Lauraceae | Sub-bosque |
| <i>Duguetia</i> sp. | Anonaceae | Sub-bosque |
| <i>Minquartia guianensis</i> | Olacaceae | Sub-bosque |
| <i>Duguetia</i> sp. | Anonaceae | Sub-bosque |

3.2 Determinação do potencial hídrico foliar

O potencial hídrico foliar (Ψ_w) foi determinado no campo no período entre 8 e 12 h, utilizando a bomba de pressão (Scholander et al., 1965). A determinação consistiu na coleta da amostra foliar em bom estado fitossanitário, a qual foi colocada na bomba de pressão tipo Scholander, onde foi aplicada pressão com gás de N até ocorrer a exsudação pelo corte feito no pecíolo da folha, sendo neste momento registrada a leitura da pressão aplicada (Turner, 1981).

3.3 Condutância estomática

A determinação da condutância estomática (gs) foi realizada por meio de um analisador de gás infravermelho (IRGA) portátil, de sistema aberto, modelo LI-COR

6400, (Li-Cor, Nebraska, USA), conforme metodologia descrita por Santos Jr. et al., (2006). Os dados foram coletados entre 8 e 12 h, em folhas exposta a pleno sol nas espécies de dossel, com aspecto fitossanitário adequado.

As medições foram realizadas aleatoriamente sendo a leitura dos dados sempre realizada em diferentes horários a fim de minimizar os erros por tendência. Para obtenção das variáveis o aparelho foi ajustado com uma densidade de fluxo de fótons saturante (PPFD) $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, fluxo de CO_2 de $400 \mu\text{mol s}^{-1}$, concentração de CO_2 em torno 400 ± 4 , temperatura de 31 ± 1 e vapor de H_2O com $21 \pm 1 \text{ mmol mol}^{-1}$.

3.4 Índice LMA (razão de massa foliar)

Para obtenção do índice LMA foram coletadas três folhas por espécie e feito a leitura de área foliar com um escâner portátil (CI-202 Portable laser leaf area meter Bio-Science). Posteriormente essas folhas foram secas em estufa a 70°C até peso constante. A partir da relação entre massa seca e área foliar foi calculado o índice LMA.

3.5 Delineamento experimental e análises estatísticas

A normalidade dos dados foi aferida pelo teste de Kolmogorov-Smirnov e homocedasticidade pelo teste Hartley (Zar, 1999). Para o potencial hídrico os dados foram divididos em categorias e realizados um Teste t para verificar se existiam diferenças entre espécies de dossel e sub-bosque. Com as variáveis independente altura e índice LMA foram realizadas análise de regressão linear em função da condutância estomática. As análises foram realizadas no programa Statistica versão 9.0 para Windows.

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

O potencial hídrico mínimo encontrado para as espécies de dossel foi de -1.9 MPa . Nas espécies de sub-bosque o menor valor medido foi de -1.2 MPa . Em média os valores entre os ambientes de dossel e sub-bosque são diferentes (figura 1), ($p < 0.01$; $t = 1.6 \cdot 10^{-9}$). O potencial hídrico máximo para espécies de dossel foi de -0.05 MPa para *Licania* sp. e *Blepharocalyx* sp.

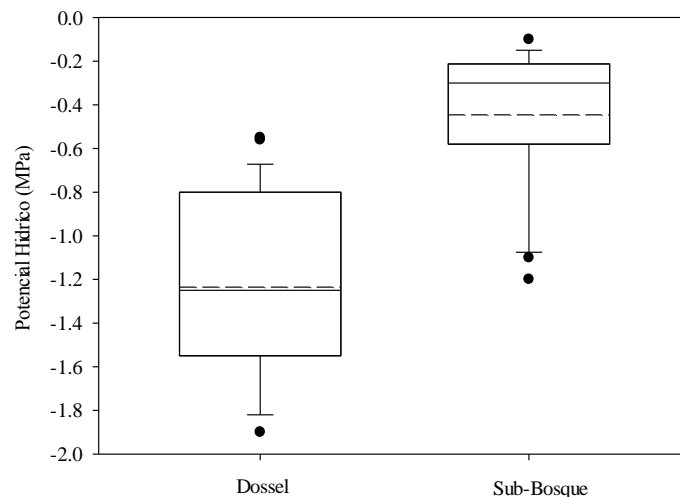


Figura 1. Potencial hídrico foliar em diferentes espécies de dossel e sub-bosque florestal. As linhas contínuas e pontilhadas no interior do box indicam mediana e média, respectivamente. Área do box-plot = 50% dos dados, com barras de erro exibindo valores do 5° e 95° percentis. Círculos fechados outliers.

A estratégia das plantas para superar a deficiência hídrica envolve ações complexas relacionadas à sensibilidade e a tolerância a outros estresses. O ambiente de dossel é caracterizado por espécies que possuem maior estresse hídrico devido as condições de exposição a níveis de irradiância mais elevados, maiores temperaturas do ar, velocidade do vento, ao passo que o sub-bosque exibe situações climáticas mais brandas, com maior umidade e temperatura constante (Kenzo et al., 2014).

A condutância estomática máxima oscilou de $0.034 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ a $0.19 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para *Endlicheria* sp. e *Licania* sp., respectivamente, e foi positivamente correlacionada com o índice LMA ($R^2= 0.39$; $p>0.009$). O LMA aumentou linearmente com a altura das árvores ($R^2=0.46$; $p>0.025$) (figura 2).

Em condições de campo a condutância estomática é influenciada por um número de variáveis ambientais que se sobrepõe, sendo difícil determinar padrões predominantes que explicam a maior variação no comportamento estomático. Nosso estudo abrangendo 15 espécies tropicais revelou relações entre os parâmetros de controle estomático e o índice LMA. No entanto, não se pode excluir a influência os níveis de irradiância nem o déficit de saturação de vapor de ar que possuem forte influência na regulação estomática das plantas (KRÖBER et al., 2012; KRÖBER; HEKLAU; BRUELHEIDE, 2015).

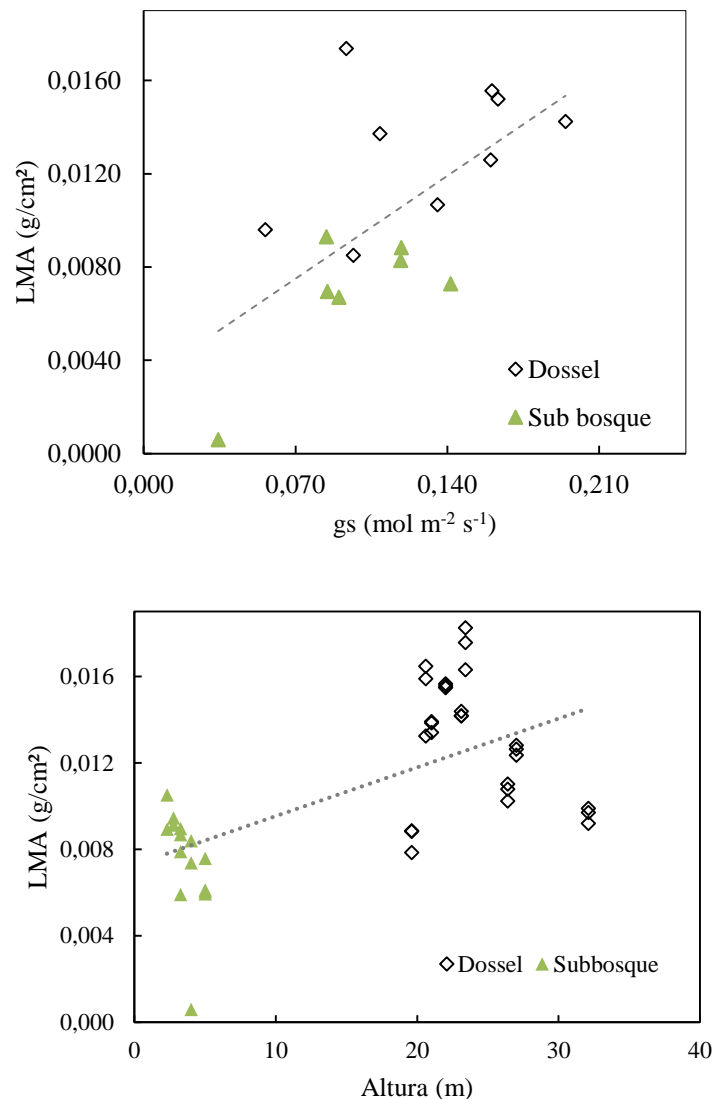


Figura 2. Relações entre o índice LMA e os valores de condutância estomática (gs) e altura em árvores presentes no dossel e sub-bosque florestal.

Segundo Willmer e Fricher (1996) a regulação da condutância estomática é um processo que envolve fatores do ambiente e da própria planta, onde os fatores do ambiente afetam diretamente as taxas de transpiração pelo seu efeito direto no déficit de pressão de vapor (DPV). A irradiância solar, a umidade e a temperatura do ar, também concorrem para a regulação estomática, pois estes fatores afetam o funcionamento das células guardas. Embora o índice LMA possa mudar ontogeneticamente, independente da luz ou do potencial de água na folha, existem evidências que a altura total das árvores em florestas tropicais podem influenciar esse padrão de mudanças (CAVALERI et al., 2010). Isso porque, com o aumento de 1 metro de altura nas árvores há um aumento de 0.01 Mpa de pressão no xilema como

resultado do aumento do potencial gravitacional (KOCH et al., 2004), dificultando o transporte de água para as partes mais altas das plantas e aumentando o risco de cavitação nos vasos. Ademais, a redução do potencial hídrico foliar pode ocorrer devido à redução de disponibilidade de água do solo que também pode provocar um declínio na turgescência das células vegetais que é necessário para o crescimento celular e expansão foliar.

Diferenças de LMA mediante variações em altura total das árvores já foram encontradas em florestas tropicais e de coníferas (NIINEMETS; TENHUNEN, 1997; KENZO et al., 2006). A estrutura anatômica e morfológica da folha afeta a transpiração e a tolerância das plantas à deficiência de água no ambiente. Em geral, plantas com folhas finas, baixo LMA, são mais vulneráveis ao estresse hídrico do que aquelas com folhas mais espessas (LI et al., 2009). Um maior LMA faz com que a folha perca menos água, o que remete a uma maior eficiência no uso da água para esses grupos.

Em campo, geralmente ao meio-dia, é quando ocorre a maior tensão no xilema, quando o gradiente de transpiração e evaporação são elevados, e quando a planta está exposta ao maior risco de cavitação. A diferença entre o potencial mínimo e o ponto no potencial de perda de 50% de condutividade hidráulica representa a margem de segurança que a planta opera. Esta margem de segurança quantifica o grau de conservadorismo na estratégia hidráulica de uma planta, indicando que plantas com baixa margem de segurança experimentam grandes quantidades de embolismo e, por conseguinte, apresentam maior risco de morte (CHOAT et al., 2012). Nossos resultados evidenciam que as plantas de dossel possuem o menor potencial hídrico do xilema. Domingues et al. (2014) encontraram valores de potencial hídrico mínimo foliar próximo a -2 MPa para o período de menor disponibilidade hídrica no ambiente.

Com o aumento da seca, o fechamento dos estômatos retarda mas não interrompe a queda de pressão no xilema. Se a água do solo não for reabastecida pode ocorrer cavitação generalizada dos vasos causando a desidratação da planta podendo levar a morte (TYREE, 2003). A redução da condutância estomática pode diminuir o risco de cavitação e perda de turgor, contudo também limita fotossíntese (MIRANDA et al., 2005; STAHL et al., 2013; DOMINGUES et al., 2014) Mesmo diante da plasticidade fisiológica foliar na floresta as grandes árvores que dominam o dossel na Amazônia, quando expostas em situação de seca ambiental, estão sujeitas às tensões negativas no xilema correndo risco de embolismo generalizado com perdas em crescimento, afetando a sobrevivência desse grupo (NEPSTAD et al., 2007; MCDOWELL et al., 2008; PHILLIPS et al., 2010; MCDOWELL; SEVANTO, 2010; BRIENEN et al., 2015).

5. CONCLUSÃO

A condutância estomática foi positivamente correlacionada com o índice LMA, com as espécies no ambiente de dossel exibindo os maiores valores de condutância. O potencial hídrico foliar foi menor nas espécies de dossel, indicando que a variação do gradiente de LMA dentro do perfil vertical florestal pode ter sido influenciada pela redução na pressão de turgescência celular mediante o aumento na altura das árvores.

6. REFERÊNCIAS

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

BOND, B. J. et al. Foliage physiology and biochemistry in response to light gradients in conifers with varying shade tolerance. *Oecologia*, v. 120, n. 2, p. 183–192, 1999.

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

BUCKLEY, T. N. The control of stomata by water balance *New Phytologist*, 2005.

BUCKLEY, TN. 2005. The control of stomata by water balance. *New Phytologist*, 168: 275 – 292.

BUNCE, J. A. How do leaf hydraulics limit stomatal conductance at high water vapour pressure deficits? *Plant, Cell and Environment*, v. 29, n. 8, p. 1644–1650, 2006.

BUNCE, JA. 2006. How do leaf hydraulics limit stomatal conductance at high water vapour pressure deficits? *Plant, Cell and Environment*, 29: 1644-1650.

CAIRO, P.A.R.; *Cursos básicos de relações hídricas de plantas*. Vitória da Conquista: UESB, 1995.p 32.

CARNEIRO, V. M. C. *Composição florística e análise estrutural da floresta de terra firme na região de Manaus, Estado do Amazonas, Brasil*. [s.l.] Universidade Federal do Amzaonas, 2004.

CAVALERI, M. A. et al. Height is more important than light in determining leaf morphology in a tropical forest. *Ecology*, v. 91, n. 6, p. 1730–1739, 2010.

CAVALERI, M.A.; OBERBAUER, S.F.; CLARK, D.B.; CLARK, D.A.; RYAN, M.G.; 2010. Height is more important than light in determining leaf morphology in a tropical forest. *Ecology*. The ecological society of America. 1730-1739.

CHAMBERS, J. Q. et al. Respiration a tropical forest ecosystem: partitioning of sources and low carbon use efficiency. *Ecological Applications*, v. 14, n. 4, p. 72–88, 2004.

CHAVES, JTF&SERAPHIN, ES. 2001. Alteração no potencial osmótico e teor de carboidratos solúveis em plantas jovens de lobeira (*Solanum lycocarpum* ST. Hill) em resposta ao estresse hídrico. *Rev. Bras. Bot.*24 (2): 199-204.

CHOAT, B. et al. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature*, v. 491, n. 2, p. 4–8, 2012.

CHOAT, B.; BALL, M.C; LULY, J.G.; DONELLY, C.F.; HOLTUM, J.A.M.; 2006. Seasonal patterns of leaf gas exchange and water relations in dry rain forest trees of contrasting leaf phenology. *Tree Physiology*. Heron Publishing-Victoria, Canada. 26, 657-664.

DAMATTA, FM; RAMALHO, JD. C. 2006. Impacts of drought and temperature stress on coffee physiology and production: a review. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 18: 55-81.

DOMINGUES, T. F.; MARTINELLI, L. A.; EHLERINGER, J. R. Seasonal patterns of leaf-level photosynthetic gas exchange in an eastern Amazonian rain forest. *Plant Ecology & Diversity*, v. 7, n. 1-2, p. 189–203, 3 abr. 2014.

FARQUHAR, GD; SHARKEY, TD. 1982. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*, 33: 317-345.

FLEXAS, J; BOTA, J; GALMÉS, J; MEDRANO, H; RIBAS-CARBÓ, M. 2006. Keeping a positive carbon balance under adverse conditions: responses of

photosynthesis and respiration to water stress. *Physiologia Plantarum*, 127: 343-352.

GONÇALVES, J.F.C.; BARRETO, D.C.S.; SANTOS JUNIOR, U.M.; FERNANDES, A.V.; SAMPAIO, P.T.B.; BUCKERIDGE, M.S. Growth, photosynthesis and stress indicators in young rosewood plants (*Aniba rosaeodora* Ducke) under different light intensities. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, v.17, p.325- 334, 2005.

HIKOSAKA, K.; TERASHIMA, I.; KATOH, S. Effects of leaf age, nitrogen nutrition and photon flux density on the distribution of nitrogen among leaves of a vine (*Ipomoea tricolor* Cav.) grown horizontally to avoid mutual shading of leaves. *Oecologia*, v. 97, n. 4, p. 451–457, 1994.

HSIAO, T.C. 1973. Plant responses to water stress. *Annual Review of plant physiology*, 24: 519-570.

KENZO, T. et al. Changes in photosynthesis and leaf characteristics with tree height in five dipterocarp species in a tropical rain forest. *Tree physiology*, v. 26, n. 7, p. 865–873, 2006.

KENZO, T.; INOUE, Y.; YOSHIMURA, M.; YAMASHITA, M.; TANAKA-ODA, A.; ICHIE, T.; 2014. Height- related changes in leaf photosynthetic traits in diverse bornean tropical rain forest trees. *Physiological ecology*. 177: 191-202

KENZO, T.; INOUE, Y.; YOSHIMURA, M.; YAMASHITA, M.; TANAKA-ODA, A.; ICHIE, T.; 2014. Height- related changes in leaf photosynthetic traits in diverse bornean tropical rain forest trees. *Physiological ecology*. 177: 191-202

KERBAUY, G. B. 2004. *Fisiologia vegetal*. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan.

KOCH, G. W. et al. The limits to tree height. *Nature*, v. 428, p. 851–854, 2004.

KRÖBER, W. et al. Leaf trait-environment relationships in a subtropical broadleaved forest in South-East China. PLoS ONE, v. 7, n. 4, 2012.

KROBER, W. et al. Linking Xylem Hydraulic Conductivity and Vulnerability to the Leaf Economics Spectrum — A Cross-Species Study of 39 Evergreen and Deciduous Broadleaved Subtropical Tree Species. PLoS ONE, v. 9, n. 11, p. 1–24, 2014.

KRÖBER, W.; HEKLAU, H.; BRUELHEIDE, H. Leaf morphology of 40 evergreen and deciduous broadleaved subtropical tree species and relationships to functional ecophysiological traits. Plant Biology, v. 17, n. 2, p. 373–383, 2015.

LARCHER, W. 2003. Physiological Plant Ecology: Ecophysiology and Stress Physiology of Functional Groups. Springer. 513 pp.

LI, W. D. et al. Photosynthetic responses to chromosome doubling in relation to leaf anatomy in *Lonicera japonica* subjected to water stress. Functional Plant Biology, v. 36, n. 9, p. 783–792, 2009.

LIBERATO, M.A.R.; GONÇALVES, J.F.C.; CHEVREUIL, L.R.; NINA JUNIOR, A.R.; FERNANDES, A.V.; SANTOS JUNIOR, U.M. Leaf water potential, gas exchange and chlorophyll a fluorescence in *acariquara* seedlings (*Minuartia guianensis* Aubl.) under water stress and recovery. Brazilian Journal of Plant Physiology, v.18, p.315-323, 2006.

LUIZAO, R. C. C. et al. Variation of carbon and nitrogen cycling processes along a topographic gradient in a central Amazonian forest. Global Change Biology, v. 10, n. 5, p. 592–600, maio 2004.

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

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

MEINZER, F. C.; BOND, B. J.; KARANIAN, J. A. Biophysical constraints on leaf expansion in a tall conifer. *Tree physiology*, v. 28, n. 2, p. 197–206, 2008.

MEIR, P.; GRACE, J.; MIRANDA, A. C. Leaf respiration in two tropical rainforests: Constraints on physiology by phosphorus, nitrogen and temperature. *Functional Ecology*, v. 15, n. 3, p. 378–387, 2001.

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

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

NIINEMETS, U.; KULL, O.; NIINEMETS, Ü. Effects of light availability and tree size on the architecture of assimilative surface in the canopy of *Picea abies*: variation in needle morphology. *Tree physiology*, v. 15, n. 5, p. 307–15, 1995.

NIINEMETS, U.; TENHUNEN, J. D. A model separating leaf structural and physiological effects on carbon gain along light gradients for the shade-tolerant species *Acer saccharum*. *Plant, Cell and Environment*, v. 20, n. 7, p. 845–866, 1997.

NOBEL, P. S.; ZARAGOZA, L. J.; SMITH, W. K. Relation between mesophyll surface area, photosynthetic rate, and illumination level during development for leaves of *Plectranthus parviflorus* henckel. *Plant physiology*, v. 55, n. 1, p. 1067–1070, 1975.

NOGUEIRA, R.J.M.C. Expressões fisiológicas da aceroleira (*Malpighia emarginata* D.C.) em condições adversas. São Carlos: Universidade Federal de São Carlos-SP, 1997. 207p. Tese Doutorado. of leaf-level photosynthetic gas exchange in an eastern Amazonian rain forest. *Plant Ecology & Diversity* ed Taylor & Francis.

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

POORTER, L.; BONGERS, F. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology*, v. 87, n. 7, p. 1733–43, jul. 2006.

RESTREPO-COUBE, N. et al. What drives the seasonality of photosynthesis across the Amazon basin? A cross-site analysis of eddy flux tower measurements from the Brasil flux network. *Agricultural and Forest Meteorology*, v. 182-183, n. s.n, p. 128–124, 2013.

ROUHI, V; SAMSON, R; LEMEUR, R.; VAN DAMME, P. 2007. Photosynthetic gas exchange characteristics in three different almond species during drought stress and subsequent recovery. *Environmental and Experimental Botany*, 59: 117-129.

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

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

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

SILVA, C. E. M. D.; GONÇALVES, J. F. D. C.; FELDPAUSCH, T. R. Water-use efficiency of tree species following calcium and phosphorus application on an abandoned pasture, central Amazonia, Brazil. *Environmental and Experimental Botany*, v. 64, n. 2, p. 189–195, 2008.

SILVA, CEM; GONÇALVES, JFC.; FELDPAUSCH, TR. 2008. Water-use efficiency of tree species following calcium and phosphorus application on an abandoned pasture, central Amazonia, Brazil. *Env. Exp. Bot.*, 64: 189-195.

SILVA, W; FERREIRA, LR; SILVA, AA; FIRMINO, L. E. 2000. Taxa transpiratória de mudas de Eucalipto em resposta a novéis de água no solo e à convivência com Braquiária. *Pesq. Agropec. Bras.* 35 (5):923-928.

SMITH, W. K.; NOBEL, P. S. Influence of Irradiation, Soil Water Potential, and Leaf Temperature on Leaf Morphology of a Desert Broadleaf, *Encelia farinosa* Gray (Compositae) *American Journal of Botany*, 1978.

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

STAHL, C. et al. Seasonal variations in stem CO₂ efflux in the Neotropical rainforest of French Guiana. *Annals of Forest Science*, v. 68, n. 4, p. 771–782, 27 maio 2011.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. 2013 *Fisiologia vegetal*. 5a edição, Porto Alegre: Artmed, 918 p.

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

TURNER, NC. 1981. Techniques and experimental approaches for the measurement of plant water status. *Plant and Soil*, 58: 339-366.

TYREE, M. T. Hydraulic limits on tree performance: transpiration, carbon gain and growth of trees. *Trees*, v. 17, n. 2, p. 95–100, 2003.

YIN, C; PENG, Y; ZANG, R; ZHU, Y; LI, C. 2005. Adaptive responses of *Populus kangdingensis* to drought stress. *Physiologia Plantarum*, 123: 445-451.