



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
INSTITUTO DE BIOLOGIA

MANOLO TRINDADE QUINTILHAN

Anéis de crescimento e atributos químicos e estruturais de árvores
neotropicais ao longo de gradientes edafoclimáticos

CAMPINAS
(2024)

MANOLO TRINDADE QUINTILHAN

**Anéis de crescimento e atributos químicos e estruturais de árvores
neotropicais ao longo de gradientes edafoclimáticos**

*Tese apresentada ao Instituto de Biologia da
Universidade Estadual de Campinas como
parte dos requisitos exigidos para a obtenção
do Título de Doutor em Ecologia.*

Orientador: PETER STOLTENBORG GROENENDYK

Co-Orientador: DEMÉTRIUS LIRA-MARTINS

ESTE ARQUIVO DIGITAL CORRESPONDE À
VERSÃO FINAL DA TESE DEFENDIDA PELO
ALUNO MANOLO TRINDADE QUINTILHAN E
ORIENTADA PELO PETER STOLTENBORG
GROENENDYK.

CAMPINAS

(2024)

Ficha catalográfica
Universidade Estadual de Campinas
Biblioteca do Instituto de Biologia
Mara Janaina de Oliveira - CRB 8/6972

Q45a Quintilhan, Manolo Trindade, 1993-
Anéis de crescimento e atributos químicos e estruturais de árvores Neotropicais ao longo de gradientes edafoclimáticos / Manolo Trindade Quintilhan. – Campinas, SP : [s.n.], 2024.

Orientador: Peter Stoltenborg Groenendyk.
Coorientador: Demétrius Lira Martins.
Tese (doutorado) – Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.

1. Solos - Propriedades. 2. Madeira - Anatomia. 3. Nutrientes. I. Groenendyk, Peter Stoltenborg, 1984-. II. Martins, Demétrius Lira. III. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. IV. Título.

Informações Complementares

Título em outro idioma: Tree rings and chemical and structural traits of Neotropical trees along edaphoclimatic gradients

Palavras-chave em inglês:

Soil properties

Wood - Anatomy

Nutrients

Área de concentração: Ecologia

Titulação: Doutor em Ecologia

Banca examinadora:

Peter Stoltenborg Groenendyk [Orientador]

Simone Aparecida Vieira

Rafael Silva Oliveira

Giuliano Maselli Locosselli

Ana Carolina Maioli Campos Barbosa

Data de defesa: 07-05-2024

Programa de Pós-Graduação: Ecologia

Identificação e informações acadêmicas do(a) aluno(a)

- ORCID do autor: <https://orcid.org/0000-0002-3632-3683>

- Currículo Lattes do autor: <https://lattes.cnpq.br/2871313152223840>

Campinas, 07 de maio de 2024.

COMISSÃO EXAMINADORA

Prof. Dr. Peter Stoltenborg Groenendyk

Profa. Dra. Simone Aparecida Vieira

Prof. Dr. Rafael Silva Oliveira

Prof. Dr. Giuliano Maselli Locosselli

Profa. Dra. Ana Carolina Maioli Campos Barbosa

Os membros da Comissão Examinadora acima assinaram a Ata de Defesa, que se encontra no processo de vida acadêmica do aluno.

A Ata da defesa com as respectivas assinaturas dos membros encontra-se no SIGA/Sistema de Fluxo de Dissertação/Tese e na Secretaria do Programa de Pós-Graduação em Ecologia do Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas.

Aos que servem à Vida e ao meu filho Josué, minha estrela-guia, dedico.

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente ao Pai Celestial e às forças da Natureza e Criação pelo dom da vida, pela harmonia e pelo privilégio de poder investigar seus mistérios.

Agradeço aos meus familiares, em especial, à minha mãe, Ruth de Sousa Trindade e ao meu pai, Manoel C. Quintilhan Neto (in memoriam). Mãe, seu amor, dedicação, exemplo e sacrifício permitiram-me chegar até aqui. Obrigado.

Agradeço ao meu filho Josué, pelo amor, pelos desafios e pelos ensinamentos. Com você a vida faz mais sentido. Obrigado por guiar-me nessa existência. Tornar-me seu pai é o maior desafio que vivo, seu amor é o que me nutre mais forte.

Agradeço à mãe do nosso filho, Kheyti Lopes, pelo apoio, amor e superação.

Agradeço aos meus avós, Carmosina e Inocência (in memoriam), pelo suporte, amor e dedicação.

Agradeço à minha irmã Melissa e sua esposa Vyvyanne, pelo amor e senso de família. Nossos acampamentos, conversas e idas às cachoeiras de Nova Xavantina, sempre me nutriram e renovaram, dando-me forças para seguir.

Aos amigos do Instituto Gnosis Brasil, Carlos, Paty, Gabi, Fernanda, Patrick, Carol, Maria Ignácia, Alice, Fernando, Sérgio, Lina, Jairo, Kely, Aryane, Maria, Marcos, Mauro, Rafael, Gabriel, Sylvio. Luana, Lucas, Rodrigo, Laís, Amanda e Marcel, Claudinha, Débora, Neilon, Raphael, Bárbara, Angela, Ricardo, Sidnei, Thiago, Tiba, Diego, Cleber e Conrado, dentre tantos outros. Obrigado pelas palavras de alento, apoio e sabedoria.

Aos grandes amigos e colegas do Dendrolab que fiz nesses quase 5 anos de doutorado, Nelson, Ton, Bruna, Victor (Creminho!), Carol, Vini, Leal, Jenn, Isa e Cauê. Em especial, ao Beto, que cedeu-me sua casa diversas vezes, sendo um dos meus principais apoios ao longo do doutorado, desde o meu ingresso, às coletas de campo, processamento de amostras (e cervejinhas), além de análise de dados.

Também aos meus amigos do LAIM em Piracicaba, Cido, Alejo, Roger, Leif, Alci e Claudião. Em especial, ao Ricardo (Japonês!) pelo contínuo apoio e referência; e ao Luiz Santini, pela amizade e parceria em todos os momentos. Passamos por várias juntos, obrigado, irmão.

Aos amigos “das antigas”, Lelo, Léo, Misael, Johninho, Fefê e Léo, Rodrigo, Ale. Sempre bom ter notícias e relembrar os tempos em que a vida era mais simples.

Agradeço aos grandes amigos, colegas e organizações que me apoiaram nos trabalhos de campo e laboratório. A Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” – USP, por meio do Prof. Mario Tommasiello, grande parceiro e orientador. À Universidade Federal do Ceará, por meio da Profa. Francisca Araújo e Prof. Bruno Menezes. À Universidade Estadual de Mato Grosso, por meio da Profa. Beatriz Marimon e Prof. Ben Hur Marimon Jr., amigos de longa data. À Universidade de Brasília, por meio do Prof. Augusto Franco. À Universidade de Leeds, por meio do Prof. David Galbraith e a Caroline Signori-Müller, por me possibilitarem analisar o rico material do projeto TREMOR. À Universidade Federal do Oeste do Pará, por meio da Profa. Luciana Sousa e Prof. Leandro Giacomini. Em especial, aos amigos que fiz nesse percurso: Osiel-Curiólogo, em Sete Cidades-PI; e Jefferson, Mayda, Deliane, Gleicy, Caio, Monique, Magali e Juliene na Floresta Nacional do Tapajós-PA; Raiane e pessoal da UNEMAT, além do Grande Paiaco em Gaúcha do Norte! Como também a Profa. Marina Hirota, da UFSC, pelo carinho e suporte, especialmente no tempo em que morei em Florianópolis.

Agradeço à Universidade de Campinas (UNICAMP), ao Instituto de Biologia, ao PPG-Ecologia e ao Coletivo Educador Ambiental Unicamp, pela estrutura, oportunidade e suporte no meu desenvolvimento. Em especial ao Luiz e a Norma, da Biblioteca do IB-UNICAMP, pela gentileza e cuidado.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001, via processos 88887.423560/2019-00 e 88887.817253/2023-00. Assim, agradeço a CAPES e à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), pelas oportunidades e apoio financeiro.

Agradeço aos membros do Comitê de Acompanhamento do meu doutorado, Prof. Giuliano Locosselli e Prof. David Lapolla, pelas reuniões, exemplos e conselhos.

Agradeço a Comissão Examinadora da análise prévia da minha tese, Paulo Bittencourt, Paulo Bernardino e Anna Abrahão, pelas valiosas correções, sugestões e insights.

Agradeço aos amigos do IBAMA, Allan e Yanka, por fazerem dessa nova fase pós-doutorado um período mais leve e ao mesmo tempo de grande desafio e realização profissional.

Agradeço ao meu co-orientador, Demétrius (Dema!) pela amizade, paciência e super apoio. Seu entusiasmo, organização e conhecimento estatístico me inspiram e me salvaram diversas vezes.

E, agradeço a você, Peter (Chefito!), em meio às minhas limitações e desafios, seu cuidado, compreensão e apoio me possibilitaram avançar e me superar. Você sempre veio em meu suporte, independentemente das dificuldades, inclusive das suas. Nossas infindáveis conversas (estatística, ecologia e vida!), cervejinhas, e lugares incríveis que pudemos compartilhar irão sempre me inspirar. Não existem palavras para descrever meus agradecimentos a você e à sua família. Seu amor e sua amizade são parte das experiências mais lindas que pude viver. Obrigado por tanto, meu irmão.

Súplica do Caminhante do Sendeiro da Vida

Meu Deus,

Sou um caminhante que viaja pelo caminho que o destino me traçou.

Em cada passo que dê, ajuda-me a dá-lo em terra firme.

Faz-me levantar os pés para não tropeçar.

Se encontro obstáculos, que não sejam os que eu mesmo me pus; e, se existem, prepara-me para vencê-los.

Retira de minha mente o pessimismo; enche meu coração de fé.

Dá-me palavras de alento para os que encontrem o Caminho.

Dá-me forças para alentá-los e ajudá-los.

Não permitas que meus sentimentos sejam manchados pelo ódio.

Dá-me alegria para saudar o dia.

Dá-me paz para receber a noite.

Retira de meus lábios a maledicência e a mentira; ajuda-me a dizer sempre a verdade. A paz que me dás, concede-me compartilhá-la com os que me rodeiam.

Dá-me sabedoria para ensinar.

Dá-me palavras adequadas para corrigir.

Permita-me, Senhor, que tudo o que me rodeia: as plantas, os animais e a humanidade vejam em mim um companheiro de viagem, um irmão e, sobretudo, um amigo. Permita-me, Senhor, que aonde eu chegue ou onde esteja, também chegue e esteja a paz.

Permita-me, Senhor, que meus olhares, minhas palavras e meus atos não sejam para ferir a ninguém, senão para consolar, para animar e, sobretudo, para ensinar. Que não tenham motivos para dizer que eu fui seu destrutor.

Permita-me, Senhor, que em meu caminho meu pé não resvale, que esteja firme, que deixe uma pegada impregnada de segurança, de altruísmo e de fé.

Eu sei que no Céu e em minha Consciência tenho um Pai que me ama, uma Mãe que me guia e um Cristo que me salva.

Deus

V.M. Lakshmi

RESUMO

As vegetações tropicais são os principais sistemas terrestres que regulam o clima e os ciclos biogeoquímicos globais. Esses ecossistemas são moldados pela interação espaço-temporal entre clima, solo e biota, sendo as árvores as principais fontes da biomassa florestal. Para tatear essa complexa interação, avaliamos no Capítulo 1 como as propriedades do solo afetaram o crescimento e a vulnerabilidade do xilema de uma espécie arbórea longeva e de ampla distribuição tropical – *Hymenaea courbaril* L. – em duas fitosionomias distintas: Cerrado (Denso-Típico) e Floresta Perene (Estacional Sempre Verde). Diferenças significativas foram observadas: as árvores do Cerrado apresentaram menor longevidade, diâmetro e altura média, em comparação com as da Floresta Perene, porém, maior taxa de crescimento em árvores juvenis. Isso, possivelmente se deve à menor competição por luz em relação a Floresta Perene, resultando em características da madeira de maior eficiência e segurança hidráulica. Essas diferenças emergiram, ainda, balanços entre taxa de crescimento e longevidade. Além disso, solos mais arenosos resultaram em menor crescimento e redução da vulnerabilidade do xilema, enquanto solos mais ácidos, alumínicos e com maior conteúdo de matéria orgânica promoveram aumento do crescimento. No Capítulo 2, aprofundamos a análise dos solos ao avaliarmos, em alta resolução (a nível de indivíduo), como gradientes extremos do solo alteraram a composição de nutrientes de árvores perenifólias na Amazônia. Relações significativas entre maior teor de nutrientes nas folhas, madeira e solos foram observadas. Contudo, curiosamente, a estrutura hidráulica do xilema não apresentou mudanças significativas em resposta a variações de textura e nutrição dos solos. Finalmente, no Capítulo 3, ampliamos a escala e a análise química da madeira ao avaliarmos como nutrientes minerais e carboidratos não estruturais do xilema de mais de 100 espécies arbóreas são modulados por fatores taxonômicos, de solo e de clima ao longo de um amplo gradiente edafoclimático na Amazônia (11 florestas). Observamos associação positiva entre osmólitos minerais e orgânicos da madeira (K, Na e açúcares solúveis) e entre maior capacidade de armazenamento de água e nutrientes da madeira (i.e., menor densidade da madeira). Solos com maior teor de K e Ca, resultaram em sua maior concentração na madeira. Ainda, maior déficit de pressão de vapor (VPD) esteve associado com menores concentrações de açúcares solúveis e amido. Apesar disso, as variações de VPD não alteraram significativamente as concentrações de carboidratos não estruturais totais, que se mantiveram em equilíbrio homeostático. Os resultados evidenciam o papel da capacidade de armazenamento de nutrientes da madeira e a influência do ambiente nas estratégias funcionais e no metabolismo arbóreo. O presente trabalho reforça a importância da análise integrada dos ajustes funcionais e do crescimento das árvores tropicais, diferenciando o efeito da diversidade genética e das variações ambientais. Essa abordagem oferece novos avanços na ecologia de espécies arbóreas e ecossistemas neotropicais, com especial foco no papel e alocação dos nutrientes em múltiplas escalas. A integração desses dados pode aprimorar modelos estatísticos que preveem os impactos das mudanças globais em florestas tropicais e, portanto, podem auxiliar na construção de estratégias de manejo, conservação e mitigação mais eficazes.

Palavras-chave: propriedades do solo, anatomia da madeira, nutrientes.

ABSTRACT

Tropical vegetations are the primary terrestrial systems that regulate climate and global biogeochemical cycles. These ecosystems are shaped by the spatiotemporal interaction between climate, soil, and biota, with trees being the main sources of forest biomass. To probe this complex interaction, in Chapter 1, we assessed how soil properties affected the growth and xylem vulnerability of a long-lived and widely distributed tropical tree species – *Hymenaea courbaril* L. – in two distinct physiognomies: Cerrado and Evergreen Forest. Significant differences were observed: trees in the Cerrado exhibited shorter longevity, smaller diameter, and average height compared to those in the Evergreen Forest, yet they had a higher growth rate in juvenile trees. This is possibly due to lesser competition for light relative to the Evergreen Forest, resulting in wood characteristics of higher efficiency and hydraulic safety. These differences also highlighted trade-offs between growth rate and longevity. Additionally, sandier soils resulted in reduced growth and decreased xylem vulnerability, while more acidic, aluminous soils with higher organic matter content promoted increased growth. In Chapter 2, we deepened our soil analysis by evaluating, at a high resolution (on an individual level), how extreme soil gradients altered the nutrient composition of perennial trees in the Amazon. We observed significant relationships between higher nutrient content in leaves, wood, and soils; however, curiously, the hydraulic structure of the xylem showed no significant changes in response to variations in soil texture and nutrition. Finally, in Chapter 3, we expanded the scale and chemical analysis of wood by assessing how mineral nutrients and non-structural carbohydrates in the xylem of over 100 tree species are modulated by taxonomic, soil, and climate factors along a broad edaphoclimatic gradient in the Amazon – across 11 forests. We noted a positive association between mineral and organic osmolytes in the wood (K, Na, and soluble sugars) and greater water and nutrient storage capacity in the wood (i.e., lower wood density). Soils with higher contents of K and Ca resulted in their higher concentration in the wood. Moreover, a higher vapor pressure deficit (VPD) was associated with lower concentrations of soluble sugars and starch. Despite this, VPD variations did not significantly alter the total non-structural carbohydrate concentrations, which remained in homeostatic balance. The results underscore the role of nutrient storage capacity in wood and the environment influence on functional strategies and tree metabolism. The present study highlights the importance of an integrated analysis of the functional adjustments and growth of tropical trees, distinguishing the effects of genetic diversity and environmental variations. This approach offers new advances in the ecology of tree species and Neotropical ecosystems, with a particular focus on the role and allocation of nutrients across multiple scales. The integration of these data can enhance statistical models that predict the impacts of global changes on tropical forests and, therefore, can help in developing more effective management, conservation, and mitigation strategies.

Keywords: soil properties, wood anatomy, nutrients.

RESUMEN

Las vegetaciones tropicales son los principales sistemas terrestres que regulan el clima y los ciclos biogeoquímicos globales. Estos ecosistemas están moldeados por la interacción espacio-temporal entre el clima, el suelo y la biota, siendo los árboles las principales fuentes de biomasa forestal. Para investigar esta compleja interacción, en el Capítulo 1, evaluamos cómo las propiedades del suelo afectaron el crecimiento y la vulnerabilidad del xilema de una especie arbórea longeva y ampliamente distribuida – *Hymenaea courbaril* L. – en dos fitofisnomías distintas: Cerrado (Denso-Típico) y Bosque Perennifolio (Estacional Siempre Verde). Se observaron diferencias significativas: los árboles en el Cerrado mostraron una longevidad menor, un diámetro y una altura promedio menores en comparación con los del Bosque Perennifolio, aunque presentaron una mayor tasa de crecimiento en árboles juveniles. Esto se debe posiblemente a una menor competencia por la luz en relación con el Bosque Perennifolio, resultando en características de la madera de mayor eficiencia y seguridad hidráulica. Estas diferencias también destacaron compensaciones entre la tasa de crecimiento y la longevidad. Además, los suelos más arenosos resultaron en un crecimiento reducido y una disminución de la vulnerabilidad del xilema, mientras que los suelos más ácidos, aluminicos y con mayor contenido de materia orgánica promovieron un aumento del crecimiento. En el Capítulo 2, profundizamos nuestro análisis del suelo evaluando, a alta resolución (a nivel individual), cómo los gradientes extremos del suelo alteraron la composición de nutrientes de árboles perennes en la Amazonía. Observamos relaciones significativas entre un mayor contenido de nutrientes en hojas, madera y suelos; sin embargo, curiosamente, la estructura hidráulica del xilema no mostró cambios significativos en respuesta a las variaciones en la textura y la nutrición del suelo. Finalmente, en el Capítulo 3, ampliamos la escala y el análisis químico de la madera evaluando cómo los nutrientes minerales y los carbohidratos no estructurales en el xilema de más de 100 especies arbóreas son modulados por factores taxonómicos, de suelo y climáticos a lo largo de un amplio gradiente edafoclimático en la Amazonía, a través de 11 bosques. Observamos una asociación positiva entre osmólitos minerales y orgánicos en la madera (K, Na y azúcares solubles) y una mayor capacidad de almacenamiento de agua y nutrientes en la madera (es decir, menor densidad de la madera). Los suelos con mayor contenido de K y Ca resultaron en su mayor concentración en la madera. Además, un mayor déficit de presión de vapor (VPD) se asoció con menores concentraciones de azúcares solubles y almidón. A pesar de esto, las variaciones de VPD no alteraron significativamente las concentraciones totales de carbohidratos no estructurales, que se mantuvieron en equilibrio homeostático. Los resultados subrayan el papel de la capacidad de almacenamiento de nutrientes en la madera y la influencia del ambiente en las estrategias funcionales y el metabolismo de los árboles. El presente trabajo destaca la importancia del análisis integrado de los ajustes funcionales y el crecimiento de los árboles tropicales, diferenciando los efectos de la diversidad genética y las variaciones ambientales. Este enfoque ofrece nuevos avances en la ecología de especies arbóreas y ecosistemas neotropicales, con un enfoque especial en el papel y la asignación de nutrientes a múltiples escalas. La integración de estos datos puede mejorar los modelos estadísticos que predicen los impactos de los cambios globales en los bosques tropicales y, por lo tanto, puede ayudar en la creación de estrategias de manejo, conservación y mitigación más eficaces.

Palabras clave: propiedades del suelo, anatomía de la madera, nutrientes.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL.....	14
<u>CAPÍTULO 1 – PROPRIEDADES DO SOLO MEDIAM O CRESCIMENTO E A VULNERABILIDADE DO XILEMA DE <i>Hymenaea courbaril</i> L. EM FITOSIONOMIAS CONTRASTANTES.....</u>	<u>20</u>
INTRODUÇÃO	27
MATERIAL E MÉTODOS	31
RESULTADOS.....	41
DISCUSSÃO.....	49
CONCLUSÕES.....	56
REFERÊNCIAS	57
<u>CAPÍTULO 2 – GRADIENTES EXTREMOS DO SOLO AFETAM A COMPOSIÇÃO DE NUTRIENTES DOS RAMOS SEM ALTERAR A ESTRUTURA HIDRÁULICA DO XILEMA DE ÁRVORES PERENIFÓLIAS NA BORDA SUL DA AMAZÔNIA.....</u>	<u>68</u>
INTRODUÇÃO	70
MATERIAL E MÉTODOS	73
RESULTADOS	80
DISCUSSÃO.....	90
CONCLUSÕES.....	99
REFERÊNCIAS	100
<u>CAPÍTULO 3 – NUTRIENTES E CARBOIDRATOS NÃO ESTRUTURAIS DO XILEMA SÃO MODULADOS PELAS ESPÉCIES, SOLO E CLIMA AO LONGO DE UM GRADIENTE EDAFOCLIMÁTICO NA BACIA AMAZÔNICA</u>	<u>111</u>
INTRODUÇÃO	113
MATERIAL E MÉTODOS	117
RESULTADOS.....	122
DISCUSSÃO.....	133
CONCLUSÕES.....	143
REFERÊNCIAS	144
CONCLUSÃO GERAL.....	158
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS GERAIS	160
LISTA DE ANEXOS	182

INTRODUÇÃO GERAL

Florestas tropicais, apesar de cobrirem apenas cerca de 8% da superfície terrestre global, armazenam aproximadamente 25% do carbono total do planeta e são responsáveis por 25% da absorção anual de CO₂ atmosférico (Bonan, 2008; Clark et al., 2003; Powers and Marín-Spiotta, 2017). Elas regulam o clima, a produtividade primária e os ciclos biogeoquímicos globais (Russell and Parton, 2020). Além disso, fornecem inúmeros serviços ecossistêmicos, abrigam vasta biodiversidade e sustentam comunidades indígenas e tradicionais (Levis et al., 2020). Entretanto, esses complexos ecossistemas ainda são pouco compreendidos, especialmente em relação ao seu crescimento e funcionamento sob diferentes condições de clima e solo, ou seja, ao longo de gradientes edafoclimáticos (Báez et al., 2022; Lloyd et al., 2015; Muller-Landau et al., 2021). Portanto, a investigação dos mecanismos e processos relacionados a formação da madeira (xilema secundário), a principal fonte de biomassa florestal, faz-se necessária para a avaliação mais acurada do papel das florestas no globo (Lira-Martins et al., 2019). A estrutura anatômica da madeira, sua composição química e a taxa de crescimento do tronco das árvores (que podem ser acessados pelos anéis de crescimento) armazenam importante sinal ecológico (Kotowska et al., 2020; Lira-Martins et al., 2019; van der Sleen et al., 2015). Esses estudos, no entanto, são escassos, apesar de revelarem mecanismos relacionados a mortalidade e funcionamento de florestas e, portanto, suas respostas às mudanças do clima (Fonti et al., 2010; Santini Jr et al., 2024; Signori-Müller et al., 2021)

As mudanças climáticas têm efeitos a longo prazo e são distribuídas em uma ampla faixa espacial e temporal (Ciemer et al., 2019). Para avaliá-las de forma robusta, é necessário utilizar registros de alta resolução temporal das flutuações climáticas (Islam et al., 2019a). A formação de anéis de crescimento anuais no xilema permite avaliar o histórico do desenvolvimento das árvores em longas séries temporais (Fritts, 1976). Essas informações são críticas para entender a capacidade de ciclagem de água e nutrientes dos sistemas terrestres e as variações em sua produtividade (Rahman et al., 2019; Zuidema et al., 2022, 2013). Estudos recentes demonstraram que as árvores tropicais responderam ao aumento de CO₂ através do aumento da eficiência do uso da água, embora sem impacto significativo no crescimento anual (Groenendijk et al., 2015; van der Sleen et al., 2015).

Múltiplos indicadores – *proxies* – obtidos pelos anéis de crescimento, permitem uma maior compreensão de mecanismos adaptativos do xilema ao longo do tempo (Locosselli et al., 2013). Além disso, permitem explorar como diferentes fases ontogenéticas de árvores (van der Sleen et al., 2015) são influenciadas pelo clima e solo, o que não é possível por meio de avaliações de ramos. Nesse sentido, avaliações de anéis de crescimento ao longo de diferentes condições edafoclimáticas e com espécies de ampla longevidade e distribuição geográfica tropical devem ajudar a elucidar o efeito do clima sobre a variação do seu crescimento em gradientes ambientais (Babst et al., 2017; Locosselli et al., 2019; López et al., 2019) (cf. Capítulo I). Este conhecimento proporcionará importantes informações sobre as respostas funcionais de longo prazo de árvores e ecossistemas tropicais (Babst et al., 2017), elucidando como a variação das estratégias funcionais, por exemplo, mudanças de crescimento, atributos de vasos e densidade da madeira, ocorrem à medida que o clima muda e a atmosfera é enriquecida com CO₂ (Gaitan-Alvarez et al., 2019; Islam et al., 2019b; Rahman et al., 2019). Tal abordagem é fundamental e inovadora, especialmente considerando a ausência de consenso acerca do efeito da fertilização de CO₂ sobre o funcionamento de árvores tropicais (Feeley et al., 2007; Lewis et al., 2004; van der Sleen et al., 2015). Essas avaliações combinadas com outros atributos funcionais, como a composição química do xilema apresentam amplo potencial para se investigar como ao longo de diferentes condições ambientais e composição taxonômica estratégias funcionais emergem (Heineman et al., 2016).

A dinâmica de nutrientes é responsável tanto pela estruturação de ecossistemas, como pela regulação do seu funcionamento e taxas de mudanças (Fyllas et al., 2009; Patiño et al., 2012; Quesada et al., 2010). As plantas obtêm elementos como nitrogênio (N), fósforo (P), potássio (K) e cálcio (Ca) principalmente por meio do seu substrato, o solo (Baligar et al., 2001). Estes elementos são fundamentais para o funcionamento fisiológico, produtividade e alocação de recursos de plantas (Jobbágy and Jackson, 2004). Portanto, entender como as plantas respondem a variações na disponibilidade de nutrientes é um tema central sobre o efeito da disponibilidade de recursos no crescimento das árvores e, com isso, na deposição de carbono e nutrientes na forma de lenho (Cummings et al., 2002; Ingestad and Agren, 1991). Apesar dos nutrientes possuírem importante papel na divisão celular e atividade cambial de árvores, poucos são os trabalhos que quantificaram seu teor no xilema (Heineman et al., 2016; Lira-Martins et al., 2019). Propriedades químicas do solo e folhas, entretanto, foram amplamente avaliadas em trabalhos que quantificaram o teor de nutrientes de ecossistemas

(Fyllas et al., 2009; Ostertag, 2010; Reed et al., 2012; Townsend et al., 2007). A concentração de nutrientes no xilema de plantas lenhosas é muito inferior ao encontrado em folhas e floema, mas por a madeira ser o principal contribuinte à biomassa florestal (Lloyd et al., 2015), o xilema pode estocar 69-98% do total de nutrientes da floresta (Bond, 2010). Diferentes nutrientes contidos no xilema (e.g. Ca, K, P, Mg e N) são essenciais ao funcionamento fisiológico de plantas e variam ambientalmente (Báez et al., 2022; Heineman et al., 2016), influenciando desde a sua sensibilidade à seca, a alterações na sua estrutura e funcionamento (e.g., condutância hidráulica e divisão celular (Battie-Laclau et al., 2014; Fromm, 2010; Oulehle et al., 2023).

Fatores edáficos e climáticos são fundamentais na formação dos ecossistemas terrestres, tanto na Amazônia quanto globalmente (Joswig et al., 2022; Ordoñez et al., 2009; Quesada et al., 2012). Esses fatores modulam o funcionamento metabólico das plantas, seu crescimento e sua composição química (Bauters et al., 2022; Blumstein et al., 2023; Heineman et al., 2016). Enquanto a composição física e química do solo é a principal responsável pelo teor de minerais presentes no xilema das plantas (Bauters et al., 2022; Heineman et al., 2016; Lira-Martins et al., 2022a), a composição de carboidratos não estruturais, como amido e açúcares solúveis, é fortemente influenciada pelas variações climáticas (Blumstein et al., 2023; Dickman et al., 2019; Signori-Müller et al., 2021). Esses carboidratos, fundamentais para o metabolismo vegetal e armazenamento de energia, são produzidos principalmente pela fotossíntese e desempenham papéis importantes, por exemplo: respiração e transporte de solutos entre órgãos (Hartmann and Trumbore, 2016). Maior precipitação, comumente resulta no aumento da síntese desses compostos, especialmente da fração do amido (Blumstein et al., 2023; Newell et al., 2002; Signori-Müller et al., 2021). Enquanto o amido funciona como uma reserva de energia principal, os açúcares solúveis atuam como uma fonte de energia de rápida disponibilidade, influenciando o equilíbrio hídrico celular, o crescimento reprodutivo e a regulação da temperatura foliar (Dickman et al., 2019; Hartmann and Trumbore, 2016; O'Brien et al., 2020). Globalmente, eles são essenciais para a adaptação das plantas a estresses como temperaturas extremas, baixa disponibilidade hídrica e altos valores de déficit de pressão de vapor (VPD) (Blumstein et al., 2023). Na Amazônia – ao longo de amplo gradiente edafoclimático – a conversão de amido em açúcares solúveis desempenha um papel chave na resposta das florestas ao estresse hídrico sazonal (Signori-Müller et al., 2021).

Solos amazônicos por apresentarem ampla diversidade na sua composição física e nutricional (Quesada et al., 2010), modulam a relação planta-nutrientes-água (Lira-Martins et al., 2015). A textura do solo, relativa à composição de areia, silte e argila, determina a capacidade de retenção de água e nutrientes para a vegetação (Lavergne et al., 2020). Em condições de maior, ou menor disponibilidade hídrica, espera-se que os ajustes funcionais das plantas ocorram principalmente no seu sistema hidráulico, gerando mudanças tanto na densidade da madeira, como no tamanho e arquitetura dos seus vasos (Hacke and Sperry, 2001). A variação da disponibilidade de nutrientes no solo, por sua vez, afeta principalmente os atributos nutricionais das plantas, nos revelando variadas estratégias entre as espécies (Lira-Martins et al., 2019; Yan et al., 2016; Zhao et al., 2020). Essa interação vegetação-solo é o principal fator a explicar a dinâmica e a ciclagem de nutrientes de sistemas florestais em múltiplas escalas (Inagawa, 2021). Ao mesmo tempo em que a composição de nutrientes de uma floresta modula os ciclos biogeoquímicos locais e regionais (Covey et al., 2021; Dick and Heuertz, 2008; Jobbágy and Jackson, 2004), o teor de nutrientes contidos nas folhas e na madeira fornecem informações fisiológicas dos indivíduos, e sua capacidade de resistirem à estresses abióticos e anomalias climáticas. Condições naturais em que variações extremas do status nutricional dos solos ocorrem com clima similar e espécies coocorrentes são raras, mas essenciais para compreender o efeito dos solos sobre a vegetação e seus atributos funcionais (Cary et al., 2020) - cf. Capítulo II.

Os gradientes ambientais estão relacionados a variações nas características do local, sendo os principais intrínsecos ao solo (e.g. fertilidade e umidade) e ao clima (e.g. temperatura e sazonalidade da precipitação) (Grebner et al., 2013). O grande número de variáveis envolvidas nas características locais torna os estudos ecológicos de gradientes ambientais elementares, mas ao mesmo tempo desafiadores. Ao longo desses gradientes, particularmente, o observado na Bacia Amazônica é um dos mais críticos ao funcionamento da Terra (Ciemer et al., 2019; Cummings et al., 2002; Fleischer et al., 2019). Devido à sua extensão, a Floresta Amazônica desempenha papel fundamental na regulação do clima global (Shuttleworth et al., 1984), na ciclagem de nutrientes (Quesada et al., 2010) e nos estoques de carbono terrestre (Cummings et al., 2002). Nesse sentido, a avaliação inédita da integração de diferentes atributos químicos do xilema de árvores, como: minerais e carboidratos não estruturais, ao longo de gradientes ambientais da Bacia Amazônica deve gerar importante conhecimento sobre como a composição química do xilema é influenciada por atributos de capacidade de armazenamento de água e nutrientes (e.g., densidade da madeira) (Lira-

Martins et al., 2022b). Além disso, como essa composição é moldada pelas diferenças entre as espécies e pelas condições ambientais de solo e clima (Heineman et al., 2016) (cf. Capítulo III). Essas informações são fundamentais para elucidar os mecanismos associados ao transporte de água e nutrientes, as estratégias nutricionais das espécies e a vulnerabilidade das florestas à seca e extremos climáticos, indicando quais florestas estão mais sujeitas aos efeitos das mudanças climáticas.

Poucos foram os trabalhos que avaliaram como o teor de nutrientes (Lira-Martins et al., 2019) e carboidratos não estruturais do xilema (Signori-Müller et al., 2021) de árvores amazônicas variam em amplas escalas. Assim, compreender como os ajustes químicos, estruturais e funcionais de indivíduos arbóreos variam em diferentes escalas (de órgãos à ecossistema) auxiliarão na definição e delimitação de áreas de maior risco climático de forma mais robusta (Ciemer et al., 2019). Esses atributos deverão gerar importante insumo para modelos, como modelos dinâmicos de vegetal global de superfície terrestre, visto que trabalhos recentes utilizando atributos hidráulicos do xilema têm apresentado alto poder preditivo (superando anteriores) na resposta de ecossistemas florestais à seca e variações climáticas (Eller et al., 2020; Sabot et al., 2020; Tavares et al., 2023). Os estudos aqui apresentados são de vanguarda e fundamentais para compreensão do funcionamento de árvores e florestas tropicais ao longo de diferentes condições ontogenéticas, taxonômicas e ambientais. Nossos resultados avançam sobre o grande potencial ainda pouco explorado dos anéis de crescimento; da composição estrutural do xilema; e dos seus compostos químicos para desvelar as estratégias funcionais de árvores e florestas distribuídas ao longo do Neotrópico. Por meio do estudo da complexa interação entre vegetação, clima e solo, os parâmetros aqui investigados fornecem importantes subsídios à construção de medidas de manejo e conservação mais confiáveis.

REFERÊNCIAS

- Babst, F., Poulter, B., Bodesheim, P., Mahecha, M.D., Frank, D.C., 2017. Improved tree-ring archives will support earth-system science. *Nature Ecology and Evolution*. <https://doi.org/10.1038/s41559-016-0008>
- Báez, S., Fadrique, B., Feeley, K., Homeier, J., 2022. Changes in tree functional composition across topographic gradients and through time in a tropical montane forest. *PLOS ONE* 17, e0263508. <https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PONE.0263508>
- Baligar, V.C., Fageria, N.K., He, Z.L., 2001. Nutrient use efficiency in plants. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*. <https://doi.org/10.1081/CSS-100104098>

- Battie-Laclau, P., Laclau, J.-P., Domec, J.-C., Christina, M., Bouillet, J.-P., de Cassia Piccolo, M., de Moraes Gonçalves, J.L., Moreira, R.M. e, Krusche, A.V., Bouvet, J.-M., Nouvellon, Y., 2014. Effects of potassium and sodium supply on drought-adaptive mechanisms in *Eucalyptus grandis* plantations. *New Phytologist* 203, 401–413. <https://doi.org/10.1111/nph.12810>
- Bauters, M., Grau, O., Doetterl, S., Heineman, K.D., Dalling, J.W., Prada, C.M., Griepentrog, M., Malhi, Y., Riutta, T., Scalon, M., Oliveras, I., Inagawa, T., Majalap, N., Beeckman, H., Van den Bulcke, J., Perring, M.P., Dourdain, A., Hérault, B., Vermeir, P., Makelele, I.A., Fernández, P.R., Sardans, J., Peñuelas, J., Janssens, I.A., 2022. Tropical wood stores substantial amounts of nutrients, but we have limited understanding why. *Biotropica* 54, 596–606. <https://doi.org/10.1111/btp.13069>
- Blumstein, M., Gersony, J., Martínez-Vilalta, J., Sala, A., 2023. Global variation in nonstructural carbohydrate stores in response to climate. *Global Change Biology* 29, 1854–1869. <https://doi.org/10.1111/gcb.16573>
- Bonan, G.B., 2008. *Forests and Climate Change: Forcings, Feedbacks, and the Climate Benefits of Forests*.
- Bond, W.J., 2010. Do nutrient-poor soils inhibit development of forests? A nutrient stock analysis. *Plant and Soil*. <https://doi.org/10.1007/s11104-010-0440-0>
- Cary, K.L., Ranieri, G.M., Pittermann, J., 2020. Xylem form and function under extreme nutrient limitation: an example from California's pygmy forest. *New Phytologist*. <https://doi.org/10.1111/nph.16405>
- Ciemer, C., Boers, N., Hirota, M., Kurths, J., Müller-Hansen, F., Oliveira, R.S., Winkelmann, R., 2019. Higher resilience to climatic disturbances in tropical vegetation exposed to more variable rainfall. *Nature Geoscience* 12, 174–179. <https://doi.org/10.1038/s41561-019-0312-z>
- Clark, D.A., Piper, S.C., Keeling, C.D., Clark, D.B., 2003. Tropical rain forest tree growth and atmospheric carbon dynamics linked to interannual temperature variation during 1984–2000. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100, 5852–7. <https://doi.org/10.1073/pnas.0935903100>
- Covey, K., Soper, F., Pangala, S., Bernardino, A., Pagliaro, Z., Basso, L., Cassol, H., Fearnside, P., Navarrete, D., Novoa, S., Sawakuchi, H., Lovejoy, T., Marengo, J., Peres, C.A., Baillie, J., Bernasconi, P., Camargo, J., Freitas, C., Hoffman, B., Nardoto, G.B., Nobre, I., Mayorga, J., Mesquita, R., Pavan, S., Pinto, F., Rocha, F., de Assis Mello, R., Thuault, A., Bahl, A.A., Elmore, A., 2021. *Carbon and Beyond: The Biogeochemistry of Climate in a Rapidly Changing Amazon*. *Frontiers in Forests and Global Change* 4.
- Cummings, D.L., Boone Kauffman, J., Perry, D.A., Flint Hughes, R., 2002. Aboveground biomass and structure of rainforests in the southwestern Brazilian Amazon. *Forest Ecology and Management*. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00587-4](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00587-4)
- Dick, C.W., Heuertz, M., 2008. The complex biogeographic history of a widespread tropical tree species. *Evolution* 62, 2760–2774. <https://doi.org/10.1111/J.1558-5646.2008.00506.X>
- Dickman, L.T., McDowell, N.G., Grossiord, C., Collins, A.D., Wolfe, B.T., Detto, M., Wright, S.J., Medina-Vega, J.A., Goodsman, D., Rogers, A., Serbin, S.P., Wu, J., Ely, K.S., Michaletz, S.T., Xu, C., Kueppers, L., Chambers, J.Q., 2019. Homeostatic maintenance of nonstructural carbohydrates during the 2015–2016 El Niño drought across a tropical forest precipitation gradient. *Plant, Cell & Environment* 42, 1705–1714. <https://doi.org/10.1111/pce.13501>
- Eller, C.B., Rowland, L., Mencuccini, M., Rosas, T., Williams, K., Harper, A., Medlyn, B.E., Wagner, Y., Klein, T., Teodoro, G.S., Oliveira, R.S., Matos, I.S., Rosado, B.H.P.,

- Fuchs, K., Wohlfahrt, G., Montagnani, L., Meir, P., Sitch, S., Cox, P.M., 2020. Stomatal optimization based on xylem hydraulics (SOX) improves land surface model simulation of vegetation responses to climate. *New Phytologist* nph.16419. <https://doi.org/10.1111/nph.16419>
- Feeley, K.J., Joseph Wright, S., Nur Supardi, M.N., Kassim, A.R., Davies, S.J., 2007. Decelerating growth in tropical forest trees. *Ecology Letters* 10, 461–469. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01033.x>
- Fleischer, K., Rammig, A., De Kauwe, M.G., Walker, A.P., Domingues, T.F., Fuchslueger, L., Garcia, S., Goll, D.S., Grandis, A., Jiang, M., Haverd, V., Hofhansl, F., Holm, J.A., Kruijt, B., Leung, F., Medlyn, B.E., Mercado, L.M., Norby, R.J., Pak, B., von Randow, C., Quesada, C.A., Schaap, K.J., Valverde-Barrantes, O.J., Wang, Y.P., Yang, X., Zaehle, S., Zhu, Q., Lapola, D.M., 2019. Amazon forest response to CO₂ fertilization dependent on plant phosphorus acquisition. *Nature Geoscience*. <https://doi.org/10.1038/s41561-019-0404-9>
- Fonti, P., von Arx, G., Garcia-Gonzalez, I., Eilmann, B., Sass-Klaassen, U., Gartner, H., Eckstein, D., 2010. Studying global change through investigation of the plastic responses of xylem anatomy in tree rings. *New Phytologist* 185, 42–53. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03030.x>
- Fritts, H.C., 1976. *Tree rings and climate*. Academic Press.
- Fromm, J., 2010. Wood formation of trees in relation to potassium and calcium nutrition. *Tree physiology* 30, 1140–7. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpq024>
- Fyllas, N.M., Patiño, S., Baker, T.R., Bielefeld Nardoto, G., Martinelli, L.A., Quesada, C.A., Paiva, R., Schwarz, M., Horna, V., Mercado, L.M., Santos, A., Arroyo, L., Jiménez, E.M., Luizão, F.J., Neill, D.A., Silva, N., Prieto, A., Rudas, A., Silviera, M., Vieira, I.C.G., Lopez-Gonzalez, G., Malhi, Y., Phillips, O.L., Lloyd, J., 2009. Basin-wide variations in foliar properties of Amazonian forest: phylogeny, soils and climate. *Biogeosciences* 6, 2677–2708. <https://doi.org/10.5194/bg-6-2677-2009>
- Gaitan-Alvarez, J., Moya, R., Berrocal, A., 2019. The use of X-ray densitometry to evaluate the wood density profile of *Tectona grandis* trees growing in fast-growth plantations. *Dendrochronologia* 55, 71–79. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2019.04.004>
- Grebner, D.L., Bettinger, P., Siry, J.P., 2013. *Introduction to Forestry and Natural Resources*, *Introduction to Forestry and Natural Resources*. Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/C2010-0-64966-2>
- Hacke, U.G., Sperry, J.S., 2001. Functional and ecological xylem anatomy. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 4, 97–115. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-15783-2>
- Hartmann, H., Trumbore, S., 2016. Understanding the roles of nonstructural carbohydrates in forest trees – from what we can measure to what we want to know. *New Phytologist* 211, 386–403. <https://doi.org/10.1111/nph.13955>
- Heineman, K.D., Turner, B.L., Dalling, J.W., 2016. Variation in wood nutrients along a tropical soil fertility gradient. *New Phytologist* 211, 440–454. <https://doi.org/10.1111/nph.13904>
- Inagawa, T., 2021. *Nutrient cycling of Bornean tropical forests* (<http://purl.org/dc/dcmitype/Text>). University of Oxford.
- Ingestad, T., Agren, G.I., 1991. The Influence of Plant Nutrition on Biomass Allocation. *Ecological Applications* 1, 168–174. <https://doi.org/10.2307/1941809>
- Islam, M., Rahman, M., Bräuning, A., 2019a. Long-term wood anatomical time series of two ecologically contrasting tropical tree species reveal differential hydraulic adjustment to climatic stress. *Agricultural and Forest Meteorology* 265, 412–423. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2018.11.037>

- Islam, M., Rahman, M., Bräuning, A., 2019b. Impact of extreme drought on tree-ring width and vessel anatomical features of *Chukrasia tabularis*. *Dendrochronologia* 53, 63–72. <https://doi.org/10.1016/J.DENDRO.2018.11.007>
- Jobbágy, E.G., Jackson, R.B., 2004. The Uplift of Soil Nutrients by Plants: Biogeochemical Consequences Across Scales. *Ecology* 85, 2380–2389. <https://doi.org/10.1890/03-0245>
- Joswig, J.S., Wirth, C., Schuman, M.C., Kattge, J., Reu, B., Wright, I.J., Sippel, S.D., Rüger, N., Richter, R., Schaepman, M.E., van Bodegom, P.M., Cornelissen, J.H.C., Díaz, S., Hattingh, W.N., Kramer, K., Lens, F., Niinemets, Ü., Reich, P.B., Reichstein, M., Römermann, C., Schrod, F., Anand, M., Bahn, M., Byun, C., Campetella, G., Cerabolini, B.E.L., Craine, J.M., Gonzalez-Melo, A., Gutiérrez, A.G., He, T., Higuchi, P., Jactel, H., Kraft, N.J.B., Minden, V., Onipchenko, V., Peñuelas, J., Pillar, V.D., Sosinski, Ê., Soudzilovskaia, N.A., Weiher, E., Mahecha, M.D., 2022. Climatic and soil factors explain the two-dimensional spectrum of global plant trait variation. *Nat Ecol Evol* 6, 36–50. <https://doi.org/10.1038/s41559-021-01616-8>
- Kotowska, M.M., Wright, I.J., Westoby, M., 2020. Parenchyma Abundance in Wood of Evergreen Trees Varies Independently of Nutrients. *Frontiers in Plant Science* 11, 86. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00086>
- Lavergne, A., Sandoval, D., Hare, V.J., Graven, H., Prentice, I.C., 2020. Impacts of soil water stress on the acclimated stomatal limitation of photosynthesis: insights from stable carbon isotope data. *Global Change Biology* 26, 7158–7172.
- Levis, C., Flores, B.M., Mazzochini, G.G., Manhães, A.P., Campos-Silva, J.V., Borges de Amorim, P., Peroni, N., Hirota, M., Clement, C.R., 2020. Help restore Brazil's governance of globally important ecosystem services. *Nature Ecology and Evolution*. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-1093-x>
- Lewis, S.L., Phillips, O.L., Baker, T.R., Lloyd, J., Malhi, Y., Almeida, S., Higuchi, N., Laurance, W.F., Neill, D.A., Silva, J.N.M., Terborgh, J., Torres Lezama, A., Vásquez Martínez, R., Brown, S., Chave, J., Kuebler, C., Núñez Vargas, P., Vinceti, B., 2004. Concerted changes in tropical forest structure and dynamics: evidence from 50 South American long-term plots. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 359, 421–436. <https://doi.org/10.1098/rstb.2003.1431>
- Lira-Martins, D., Humphreys-Williams, E., Strekopytov, S., Ishida, F.Y., Quesada, C.A., Lloyd, J., 2019. Tropical tree branch-leaf nutrient scaling relationships vary with sampling location. *Frontiers in Plant Science* 10. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00877>
- Lira-Martins, D., Nascimento, D.L., Abrahão, A., de Britto Costa, P., D'Angioli, A.M., Valézio, E., Rowland, L., Oliveira, R.S., 2022a. Soil properties and geomorphic processes influence vegetation composition, structure, and function in the Cerrado Domain. *Plant and Soil* 476, 549–588. <https://doi.org/10.1007/S11104-022-05517-Y>
- Lira-Martins, D., Quesada, C.A., Strekopytov, S., Humphreys-Williams, E., Herault, B., Lloyd, J., 2022b. Wood Nutrient-Water-Density Linkages Are Influenced by Both Species and Environment. *Frontiers in Plant Science* 13.
- Lira-Martins, D., Schiatti, J., Feldpausch, T.R., Luizão, F.J., Phillips, O.L., Andrade, A., Castilho, C.V., Laurance, S.G., Oliveira, Á., Amaral, I.L., Toledo, J.J., Lugli, L.F., Veiga Pinto, J.L.P., Oblitas Mendoza, E.M., Quesada, C.A., 2015. Soil-induced impacts on forest structure drive coarse woody debris stocks across central Amazonia. *Plant Ecology and Diversity* 8, 229–241. <https://doi.org/10.1080/17550874.2013.879942>

- Lloyd, J., Domingues, T.F., Schrodte, F., Ishida, F.Y., Feldpausch, T.R., Saiz, G., Quesada, C.A., Schwarz, M., Torello-Raventos, M., Gilpin, M., Marimon, B.S., Marimon-Junior, B.H., Ratter, J.A., Grace, J., Nardoto, G.B., Veenendaal, E., Arroyo, L., Villarreal, D., Killeen, T.J., Steininger, M., Phillips, O.L., 2015. Edaphic, structural and physiological contrasts across Amazon Basin forest-savanna ecotones suggest a role for potassium as a key modulator of tropical woody vegetation structure and function. *Biogeosciences*. <https://doi.org/10.5194/bg-12-6529-2015>
- Locosselli, G.M., Buckeridge, M.S., Moreira, M.Z., Ceccantini, G., 2013. A multi-proxy dendroecological analysis of two tropical species (*Hymenaea* spp., Leguminosae) growing in a vegetation mosaic. *Trees - Structure and Function* 27, 25–36. <https://doi.org/10.1007/s00468-012-0764-x>
- Locosselli, G.M., Krottenthaler, S., Pitsch, P., Anhof, D., Ceccantini, G., 2019. Impact of temperature on the growth of a Neotropical tree species (*Hymenaea courbaril*, Fabaceae) at its southern distribution limit. *International Journal of Biometeorology* 63, 1683–1692. <https://doi.org/10.1007/s00484-019-01786-y>
- López, L., Rodríguez-Catón, M., Villalba, R., 2019. Convergence in growth responses of tropical trees to climate driven by water stress. *Ecography* 42, 1899–1912. <https://doi.org/10.1111/ecog.04296>
- Muller-Landau, H.C., Cushman, K.C., Arroyo, E.E., Martinez Cano, I., Anderson-Teixeira, K.J., Backiel, B., 2021. Patterns and mechanisms of spatial variation in tropical forest productivity, woody residence time, and biomass. *New Phytologist* 229, 3065–3087. <https://doi.org/10.1111/nph.17084>
- Newell, E.A., Mulkey, S.S., Wright, J.S., 2002. Seasonal patterns of carbohydrate storage in four tropical tree species. *Oecologia* 131, 333–342. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-0888-6>
- O'Brien, M.J., Valtat, A., Abiven, S., Studer, M.S., Ong, R., Schmid, B., 2020. The role of soluble sugars during drought in tropical tree seedlings with contrasting tolerances. *Journal of Plant Ecology* 13, 389–397. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtaa017>
- Ordoñez, J.C., Van Bodegom, P.M., Witte, J.P.M., Wright, I.J., Reich, P.B., Aerts, R., 2009. A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. *Global Ecology and Biogeography* 18, 137–149. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2008.00441.x>
- Ostertag, R., 2010. Foliar nitrogen and phosphorus accumulation responses after fertilization: an example from nutrient-limited Hawaiian forests. *Plant Soil* 334, 85–98. <https://doi.org/10.1007/s11104-010-0281-x>
- Oulehle, F., Urban, O., Tahovská, K., Kolář, T., Rybníček, M., Büntgen, U., Hruška, J., Čáslavský, J., Trnka, M., 2023. Calcium availability affects the intrinsic water-use efficiency of temperate forest trees. *Commun Earth Environ* 4, 1–8. <https://doi.org/10.1038/s43247-023-00822-5>
- Patiño, S., Fyllas, N.M., Baker, T.R., Paiva, R., Quesada, C.A., Santos, A.J.B., Schwarz, M., ter Steege, H., Phillips, O.L., Lloyd, J., 2012. Coordination of physiological and structural traits in Amazon forest trees. *Biogeosciences* 9, 775–801. <https://doi.org/10.5194/bg-9-775-2012>
- Powers, J.S., Marín-Spiotta, E., 2017. Ecosystem Processes and Biogeochemical Cycles in Secondary Tropical Forest Succession. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 48, 497–519. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110316-022944>
- Quesada, C.A., Lloyd, J., Schwarz, M., Al, E., Paiva, R., 2010. Variations in chemical and physical properties of Amazon forest soils in relation to their genesis. *Biogeosciences*. <https://doi.org/10.5194/bg-7-1515-2010>

- Quesada, C.A., Phillips, O.L., Schwarz, M., Al., E., Lloyd, J., 2012. Basin-wide variations in Amazon forest structure and function are mediated by both soils and climate. *Biogeosciences*. <https://doi.org/10.5194/bg-9-2203-2012>
- Rahman, M., Islam, M., Gebrekirstos, A., Bräuning, A., 2019. Trends in tree growth and intrinsic water-use efficiency in the tropics under elevated - CO₂ and climate change. *Trees* 33, 623–640. <https://doi.org/10.1007/s00468-019-01836-3>
- Reed, S.C., Townsend, A.R., Davidson, E.A., Cleveland, C.C., 2012. Stoichiometric patterns in foliar nutrient resorption across multiple scales. *New Phytologist* 196, 173–180. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04249.x>
- Russell, A.E., Parton, W.J., 2020. Modeling the Effects of Global Change on Ecosystem Processes in a Tropical Rainforest. *Forests* 11, 213. <https://doi.org/10.3390/f11020213>
- Sabot, M.E.B., De Kauwe, M.G., Pitman, A.J., Medlyn, B.E., Verhoef, A., Ukkola, A.M., Abramowitz, G., 2020. Plant profit maximization improves predictions of European forest responses to drought. *New Phytologist* nph.16376. <https://doi.org/10.1111/nph.16376>
- Santini Jr, L., Craven, D., Daigard, R., ortega rodriguez, D., Trindade Quintilhan, M., Gibson-Carpintero, S., Torres, C., Muñoz, A., Venegas-Gonzalez, A., 2024. Extreme drought triggers parallel shifts in wood anatomical and physiological traits in upper treeline of the Mediterranean Andes. *Ecological Processes* 13. <https://doi.org/10.1186/s13717-024-00486-9>
- Shuttleworth, W.J., Gash, J.H.C., Lloyd, C.R., Moore, C.J., Roberts, J., Filho, A.D.O.M., Fisch, G., De Paula Silva Filho, V., Ribeiro, M.D.N.G., Molion, L.C.B., De Abreu Sá, L.D., Nobre, J.C.A., Cabral, O.M.R., Patel, S.R., Carvalho De Moraes, J., 1984. Eddy correlation measurements of energy partition for Amazonian forest. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*. <https://doi.org/10.1002/qj.49711046622>
- Signori-Müller, C., Oliveira, R.S., Barros, F. de V., Tavares, J.V., Gilpin, M., Diniz, F.C., Zevallos, M.J.M., Yupayccana, C.A.S., Acosta, M., Bacca, J., Chino, R.S.C., Cuellar, G.M.A., Cumapa, E.R.M., Martinez, F., Mullisaca, F.M.P., Nina, A., Sanchez, J.M.B., da Silva, L.F., Tello, L., Tintaya, J.S., Ugarteche, M.T.M., Baker, T.R., Bittencourt, P.R.L., Borma, L.S., Brum, M., Castro, W., Coronado, E.N.H., Cosio, E.G., Feldpausch, T.R., Fonseca, L. d'Agosto M., Gloor, E., Llampazo, G.F., Malhi, Y., Mendoza, A.M., Moscoso, V.C., Araujo-Murakami, A., Phillips, O.L., Salinas, N., Silveira, M., Talbot, J., Vasquez, R., Mencuccini, M., Galbraith, D., 2021. Non-structural carbohydrates mediate seasonal water stress across Amazon forests. *Nature Communications* 12, 1–10. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-22378-8>
- Tavares, J.V., Oliveira, R.S., Mencuccini, M., Signori-Müller, C., Pereira, L., Diniz, F.C., Gilpin, M., Marca Zevallos, M.J., Salas Yupayccana, C.A., Acosta, M., Pérez Mullisaca, F.M., Barros, F. de V., Bittencourt, P., Jancoski, H., Scalón, M.C., Marimon, B.S., Oliveras Menor, I., Marimon, B.H., Fancourt, M., Chambers-Ostler, A., Esquivel-Muelbert, A., Rowland, L., Meir, P., Lola da Costa, A.C., Nina, A., Sanchez, J.M.B., Tintaya, J.S., Chino, R.S.C., Baca, J., Fernandes, L., Cumapa, E.R.M., Santos, J.A.R., Teixeira, R., Tello, L., Ugarteche, M.T.M., Cuellar, G.A., Martinez, F., Araujo-Murakami, A., Almeida, E., da Cruz, W.J.A., del Aguila Pasquel, J., Aragão, L., Baker, T.R., de Camargo, P.B., Brienen, R., Castro, W., Ribeiro, S.C., Coelho de Souza, F., Cosio, E.G., Davila Cardozo, N., da Costa Silva, R., Disney, M., Espejo, J.S., Feldpausch, T.R., Ferreira, L., Giacomini, L., Higuchi, N., Hirota, M., Honorio, E., Huaraca Huasco, W., Lewis, S., Flores Llampazo, G., Malhi, Y., Monteagudo Mendoza, A., Morandi, P., Chama Moscoso, V., Muscarella, R., Penha, D., Rocha, M.C., Rodrigues, G., Ruschel, A.R., Salinas, N., Schlickmann, M., Silveira, M., Talbot, J., Vásquez, R., Vedovato, L., Vieira, S.A., Phillips, O.L., Gloor,

- E., Galbraith, D.R., 2023. Basin-wide variation in tree hydraulic safety margins predicts the carbon balance of Amazon forests. *Nature* 617, 111–117. <https://doi.org/10.1038/s41586-023-05971-3>
- Townsend, A.R., Cleveland, C.C., Asner, G.P., Bustamante, M.M.C., 2007. Controls Over Foliar N:p Ratios in Tropical Rain Forests. *Ecology* 88, 107–118. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2007\)88\[107:COFNRI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2007)88[107:COFNRI]2.0.CO;2)
- van der Sleen, P., Groenendijk, P., Vlam, M., Anten, N.P.R., Boom, A., Bongers, F., Pons, T.L., Terburg, G., Zuidema, P.A., 2015. No growth stimulation of tropical trees by 150 years of CO₂ fertilization but water-use efficiency increased. *Nature Geoscience* 8, 24–28. <https://doi.org/10.1038/ngeo2313>
- Yan, Z., Li, P., Chen, Y., Han, W., Fang, J., 2016. Nutrient allocation strategies of woody plants: an approach from the scaling of nitrogen and phosphorus between twig stems and leaves. *Sci Rep* 6, 20099. <https://doi.org/10.1038/srep20099>
- Zhao, N., Yu, G., Wang, Q., Wang, R., Zhang, J., Liu, C., He, N., 2020. Conservative allocation strategy of multiple nutrients among major plant organs: From species to community. *Journal of Ecology* 108, 267–278. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13256>
- Zuidema, P.A., Babst, F., Groenendijk, P., Trouet, V., Abiyu, A., Acuña-Soto, R., Adenesky-Filho, E., Alfaro-Sánchez, R., Aragão, J.R.V., Assis-Pereira, G., Bai, X., Barbosa, A.C., Battipaglia, G., Beeckman, H., Botosso, P.C., Bradley, T., Bräuning, A., Brien, R., Buckley, B.M., Camarero, J.J., Carvalho, A., Ceccantini, G., Centeno-Erguera, L.R., Cerano-Paredes, J., Chávez-Durán, Á.A., Cintra, B.B.L., Cleaveland, M.K., Couralet, C., D'Arrigo, R., del Valle, J.I., Dünisch, O., Enquist, B.J., Esemann-Quadros, K., Eshetu, Z., Fan, Z.X., Ferrero, M.E., Fichtler, E., Fontana, C., Francisco, K.S., Gebrekirstos, A., Gloor, E., Granato-Souza, D., Haneca, K., Harley, G.L., Heinrich, I., Helle, G., Inga, J.G., Islam, M., mei Jiang, Y., Kaib, M., Khamisi, Z.H., Koprowski, M., Kruijt, B., Layme, E., Leemans, R., Leffler, A.J., Lisi, C.S., Loader, N.J., Locosselli, G.M., Lopez, L., López-Hernández, M.I., Lousada, J.L.P.C., Mendoelso, H.A., Mokria, M., Montóia, V.R., Moors, E., Nabais, C., Ngoma, J., Nogueira Júnior, F. de C., Oliveira, J.M., Olmedo, G.M., Pagotto, M.A., Panthi, S., Pérez-De-Lis, G., Pucha-Cofrep, D., Pumijumnong, N., Rahman, M., Ramirez, J.A., Requena-Rojas, E.J., Ribeiro, A. de S., Robertson, I., Roig, F.A., Rubio-Camacho, E.A., Sass-Klaassen, U., Schöngart, J., Sheppard, P.R., Slotta, F., Speer, J.H., Therrell, M.D., Toirambe, B., Tomazello-Filho, M., Torbenson, M.C.A., Touchan, R., Venegas-González, A., Villalba, R., Villanueva-Díaz, J., Vinya, R., Vlam, M., Wils, T., Zhou, Z.K., 2022. Tropical tree growth driven by dry-season climate variability. *Nature Geoscience* 15, 269–276. <https://doi.org/10.1038/s41561-022-00911-8>
- Zuidema, P.A., Baker, P.J., Groenendijk, P., Schippers, P., van der Sleen, P., Vlam, M., Sterck, F., 2013. Tropical forests and global change: filling knowledge gaps. *Trends in Plant Science* 18, 413–419. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2013.05.006>

CAPÍTULO 1 – Artigo original

Propriedades do solo mediam o crescimento e a vulnerabilidade do xilema de *Hymenaea courbaril* L. em fitosionomias contrastantes

Normas do periódico: *Forest Ecology and Management*

Propriedades do solo mediam o crescimento e a vulnerabilidade do xilema de *Hymenaea courbaril* L. em fitosionomias contrastantes

Manolo Trindade Quintilhan¹, Wellington Luís Sachetti Jr.¹; José Roberto V. Aragão¹; Nelson Eliecer J. Barrios¹; Mario Tomazello-Filho²; Peter Stoltenborg Groenendijk¹

¹Universidade Estadual de Campinas, manolo_trindade@yahoo.com.br; ton.jr.bio@gmail.com; craniusru@gmail.com; nelsonjaenb@gmail.com; peterg@unicamp.br;

²Universidade de São Paulo, mtomazel@usp.br;

RESUMO

Os fatores edafoclimáticos influenciam o crescimento e funcionamento das populações vegetais. Enquanto o clima é amplamente utilizado como preditor da performance e vulnerabilidade das espécies, as propriedades do solo ainda requerem investigação adicional, especialmente nos trópicos e em fitofisionomias contrastantes devido sua maior carência de dados. Para entender o efeito das propriedades do solo no crescimento e funcionamento de uma espécie tropical de ampla distribuição (*Hymenaea courbaril* L.), avaliamos: DAP, altura e anéis de crescimento de duas populações situadas em duas fitosionomias contrastantes: Cerrado (Denso-Típico) e Floresta Perene (Estacional Sempre Verde). Assim, determinamos: i) longevidade e crescimento (taxa e acumulado) ao longo de classes diamétricas; e ii) anatomia dos vasos, crescimento e densidade da madeira pela técnica de isolamento de classe de tamanho (SCI) – análise de 5 anéis da árvore na classe de diâmetro de 8 cm. Para caracterização das propriedades dos solos realizamos uma análise de componentes principais, utilizada posteriormente como preditora do crescimento e atributos avaliados. No Cerrado, em contraste com a Floresta Perene, observamos árvores menores e menos longevas, mas com taxas de crescimento maiores nas primeiras classes diamétricas, além de vasos mais frequentes e com maior capacidade condutiva. Em ambas localidades, as propriedades do solo foram caracterizadas principalmente por dois eixos de variação: eixo 1 (valores mais altos de alumínio, acidez do solo, matéria orgânica e capacidade de troca catiônica); e eixo 2 - valores mais altos de areia total. Os solos da Floresta Perene apresentaram maior conteúdo de argila e silte, enquanto os solos do Cerrado tinham maior fração de areia. Observamos alta heterogeneidade entre parcelas dentro das localidades nas propriedades químicas do solo. Apesar disso, observamos que solos mais arenosos (eixo 2), resultaram em redução da vulnerabilidade do xilema e menor crescimento das árvores. Solos mais ácidos e alumínicos (eixo 1), por sua vez, resultaram em relação positiva com o crescimento e negativo com a frequência de vasos de árvores pequenas. Esta relação inesperada – maior vulnerabilidade do xilema em condições mais restritivas – aponta a necessidade de investigações adicionais. Maior amostragem dos solos (resolução individual) e diversificação da análise das suas propriedades são necessárias. Análises de parâmetros bióticos e abióticos do solo e sua interação com o lençol freático e atributos funcionais, devem revelar novos insights sobre o papel do solo no crescimento e funcionamento das populações vegetais. O presente trabalho revela alguns mecanismos de performance-estrutura: i) *trade-off* entre taxa de crescimento e longevidade; e ii) relação solo-crescimento-xilema; que indicam como mecanismos estruturais do xilema estão associados com a performance de árvores tropicais em fitofisionomias contrastantes.

Palavras-chave: anéis de crescimento, anatomia da madeira, vegetações tropicais

INTRODUÇÃO

As vegetações tropicais são primariamente regidas por propriedades do solo e climáticas (Lira-Martins et al. 2022; Quesada et al. 2012; Signori-Müller et al. 2021). O clima, como principal motor do funcionamento das vegetações, dita quando, como e quanto as árvores crescem (Aragão et al. 2022; Lewis et al. 2009; Locosselli et al. 2020). Por exemplo, a precipitação está diretamente relacionada à taxa de crescimento e à estrutura hidráulica do xilema das árvores, afetando assim o ciclo do carbono e a mortalidade das árvores (Bennett et al. 2015; Li et al. 2018; Zuidema et al. 2018; Lira-Martins et al. 2022a). As propriedades do solo, por sua vez, desempenham um papel chave na regulação fisiológica, estrutural e funcional das árvores, influenciando a dinâmica de nutrientes e água entre o substrato e a planta (Costa et al. 2022; Quesada et al. 2012, 2010). Portanto, medidas de conservação e manutenção vegetal devem considerar como a interação clima-solo afeta as populações vegetais (Laurance e Bierregaard 1998; Miles et al. 2006; Portillo-Quintero e Sánchez-Azofeifa 2010). No entanto, as propriedades do solo, apesar de terem um efeito crítico no crescimento e funcionamento das vegetações, são menos investigadas em estudos ecológicos, especialmente nos trópicos (Cosme et al. 2017; Lira-Martins et al. 2019; Rungwattana e Hietz 2018).

As vegetações tropicais compreendem diversas fitofisionomias que variam tanto em relevo e características climáticas quanto em solos (por exemplo, textura, fertilidade e disponibilidade de água) (Costa et al. 2022; Leite et al. 2018; López et al. 2019). Algumas vegetações, como o Cerrado – savana neotropical – têm solos arenosos, ácidos e de baixa fertilidade, com plantas lenhosas adaptadas para utilizar recursos hídricos profundos (lençol freático) (Bond 2010; Leite et al. 2018; Rossatto et al. 2009, 2018). Outras, como florestas perenes de planalto – e.g., Florestas Sempre-Verde – são caracterizadas por solos inclinados, argila de alta atividade e uma forte relação com massas de ar úmidas e chuvas orográficas (Araújo et al. 1999; Lima et al. 2011; Ribeiro-Silva et al. 2011, 2012). Essas características ambientais modulam o funcionamento e a estruturação dessas vegetações, resultando em variações nos atributos funcionais das árvores (Báez et al. 2022; Quesada et al. 2012; Zhang et al. 2014). Por exemplo, mudanças nas dimensões das árvores, longevidade e estratégias de crescimento permitem que a mesma espécie ocorra em diferentes condições ambientais (Eller et al. 2018; Cosme et al. 2017; Locosselli et al. 2020). No entanto, o papel do solo na modulação desses atributos das espécies, especialmente em ambientes contrastantes, não é

claro (Costa et al. 2022; Heineman et al. 2016; Quesada et al. 2010). Nesse sentido, a análises de parâmetros do solo necessitam de maior resolução e robustez, para que assim, possibilitem revelar mecanismos subjacentes ainda pouco compreendidos (Clark et al. 1999; Giller 1996; Kosugi et al. 2007; Soong et al. 1999; Giller 1996; Kosugi et al. 2007; Soong et al. 2020).

Algumas espécies tropicais são notáveis por sua ampla distribuição, coocorrendo em diferentes vegetações e biomas (Locosselli et al., 2017). No entanto, os mecanismos subjacentes por trás dessa característica permanecem incertos (Dick and Heuertz, 2008). Embora, alguns estudos sugiram que o solo e o *feedback* solo-espécie podem ser um dos principais impulsionadores da distribuição das espécies devido à sua relação com a qualidade do solo, funcionamento e filogenia das espécies (Dick e Heuertz, 2008; Gaviria et al., 2017; John et al., 2007). Por exemplo, certas espécies de Fabaceae desenvolveram uma extensa capacidade de dispersão de sementes e fertilização do solo, promovendo seu estabelecimento e funcionamento em várias condições ambientais através de uma maior quantidade de nitrogênio livre (Lima et al., 2006; Schrire et al., 2005; Schwartz, 2018). Assim, investigar como os parâmetros do solo influenciam o funcionamento e crescimento de espécies amplamente distribuídas em diferentes vegetações tropicais fornecerá informações ecológicas críticas para a conservação e manejo das espécies (Edwards et al., 2019; Golley, 1986; Maia et al., 2019; Maia et al., 2019). Essas avaliações são escassas, e comparações no nível de espécies raramente são conduzidas em ambientes contrastantes, onde geralmente os gêneros são avaliados (Aragão et al., 2022; Locosselli et al., 2013; Pinto et al., 2021; Rossatto et al., 2009). Finalmente, essas avaliações geralmente têm baixa resolução temporal e espacial, onde análises de longo prazo são necessárias (Peters et al., 2015; Rahman et al., 2019; Zuidema et al., 2013).

Medidas temporais por meio da análise de anéis de árvores – dendrocronologia – são essenciais para entender a dinâmica das espécies vegetais ao longo do tempo (Schweingruber, 2012). Usando essa ferramenta, é possível obter mais do que apenas a idade máxima que as espécies vegetais podem alcançar ao longo de gradientes ambientais (Locosselli et al., 2017). É possível compreender a dinâmica de crescimento das árvores em várias etapas sucessionais e como suas estratégias funcionais variam sob diferentes condições ambientais (Groenendijk et al., 2015; Locosselli et al., 2012; Peters et al., 2015). Como também, acessar variações anuais do crescimento e biomassa, melhorando medidas de manejo e conservação vegetal (Andrade et al., 2018). Essas informações apresentam resolução consideravelmente maior do que a observada no monitoramento de longo prazo nos trópicos, que comumente tem faixa

próxima de 30 anos, com resolução entre 3-5 anos (Zuidema et al., 2013). Por fim, a análise de anéis de árvores pode detectar padrões cruciais no entendimento das vegetações, como a associação entre maior crescimento e menor longevidade de árvores tropicais e o papel do clima nesse contexto, observado desde escalas regionais a globais (Brienen et al., 2020; Locosselli et al., 2020; Zuidema et al., 2022). Entretanto, apesar do significativo papel que processos desempenham na dinâmica do carbono terrestre, os mecanismos que os regulam, como *trade-offs*, permanecem incertos (Brienen et al., 2020; Choat et al., 2018; Locosselli et al., 2020). Analisar populações e vegetações além dos atributos clássicos de anéis de árvores (ou seja, largura do anel) pode ser a chave para desvelar esses mecanismos (Locosselli et al., 2013; Quintilhan et al., 2021; van der Sleen et al., 2015).

A composição estrutural do xilema, também conhecida como anatomia da madeira, exhibe uma forte relação com fatores climáticos e propriedades do solo (Fonti et al., 2010; Islam et al., 2018; Luostarinen et al., 2017; Venegas-González et al., 2015). As árvores modificam sua estrutura do xilema em resposta a mudanças ambientais ao longo do tempo, principalmente por meio da atividade cambial meristemática (Fichtler e Worbes, 2012; Schweingruber, 2007; Wimmer, 2002). Por exemplo, os vasos dos anéis de crescimento de árvores regulam o transporte de água e nutrientes das raízes para as folhas, adaptando-se às flutuações ambientais (Schweingruber, 2007; Tyree e Zimmermann, 2002; Worbes e Fichtler, 2011). Em resposta às condições ambientais locais, os vasos comumente aumentam: i) seu diâmetro – resultando em aumento da capacidade condutiva, comum a condições aquisitivas; e/ou ii) sua frequência – reduzindo o risco de falha hidráulica em condições restritivas (Hacke et al., 2006; Hacke e Sperry, 2001; Venturas et al., 2017). Essa adaptação funcional permite uma análise mecanicista de como o crescimento e a segurança hidráulica são modulados em anos específicos (Fonti e Jansen, 2012).

A densidade da madeira é um atributo funcional crucial que integra a composição de diferentes tecidos do xilema e reflete regulações ambientais ao longo do tempo (Babst et al., 2014; Björklund et al., 2014; Björklund et al., 2019; De Mil et al., 2018; Tomazello Filho et al., 2008). Além de ser um parâmetro importante para avaliar propriedades mecânicas e usos tecnológicos, também é fundamental para análise da estrutura do xilema, estratégias de crescimento e funcionamento das árvores, visto sua relação com o sistema hidráulico da árvore (Hacke et al., 2001; Hoeber et al., 2014; Janssen et al., 2020; Lira-Martins et al., 2022b; Zheng e Martínez-Cabrera, 2013). Estudos mostraram que árvores com maior densidade da madeira são mais tolerantes à seca visto sua associação com maior fração de

vasos de menor calibre e parede celular (condutos e fibras), fornecendo maior resistência mecânica a altos estresses hidráulicos (Hacke et al., 2006, 2001; Janssen et al., 2020). Portanto, identificar regiões onde as espécies têm atributos de vulnerabilidade mais elevados pode favorecer medidas de manejo e conservação mais adequadas (Edwards et al., 2019; Janssen et al., 2020; Li et al., 2018). Investigações mecanicistas podem ser aprofundadas por meio da integração da análise dos múltiplos atributos dos anéis de crescimento das árvores (Locosselli et al., 2013). Especialmente, através da avaliação de espécies amplamente distribuídas ao longo de gradientes ambientais (Locosselli et al., 2017, 2013; Venegas-González et al., 2018, 2015).

Nas vegetações tropicais, as propriedades do solo são frequentemente avaliadas com baixa resolução de amostras, com parâmetros físico-químicos do solo, como teor de argila-areia, nutrientes e pH, comumente coletados em apenas um ou alguns pontos, limitando o entendimento de seu papel no funcionamento, dimensões e crescimento das árvores (Lloyd et al., 2015; Quesada et al., 2012, 2010; Vitousek e Sanford, 1986). Investigar o efeito dos parâmetros do solo em resoluções mais altas e em diferentes condições ambientais pode ajudar a quantificar o papel dos solos no funcionamento e crescimento das árvores em vegetações tropicais (Costa et al., 2022; Heineman et al., 2016; López et al., 2016; López et al., 2019). Compreender o efeito desses parâmetros em espécies amplamente distribuídas é especialmente importante, pois pode clarificar como essas espécies desenvolveram essa capacidade (Laurance e Bierregaard, 1998; Locosselli et al., 2017; Paredes-Villanueva et al., 2016).

Jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) é uma espécie tropical com excelentes características para investigações ecológicas: tem ampla distribuição geográfica, variando do México ao sul do Brasil, apresenta anéis de árvores anuais que podem atingir mais de 300 anos, e possui populações localmente abundantes (Carneiro et al., 2011; Lacerda et al., 2008; Schwartz, 2018). Vários estudos avaliaram espécies de *Hymenaea*, analisando sua longevidade, o efeito do manejo em seu crescimento e genética, e como sua estrutura do xilema varia ao longo do tempo (Granato-Souza et al., 2019; Lacerda et al., 2008; Locosselli et al., 2019, 2017, 2013). No entanto, poucos estudos avaliaram o efeito das propriedades do solo nos anéis de crescimento de árvores (Gadermaier et al., 2024), e, até onde sabemos, este é o primeiro estudo a usar essa abordagem em populações de *Hymenaea courbaril* em vegetações contrastantes. Portanto, para o presente estudo, avaliamos duas populações de *Hymenaea*

courbaril que coocorrem em fitofisionomias contrastantes no nordeste do Brasil. Assim, hipotetizamos que:

- i) O *Cerrado* será composto por árvores com menor longevidade, menores dimensões (DAP e altura) e maiores taxas de crescimento (apenas em classes de diâmetro menores) em comparação com a Floresta Perene (Locosselli et al., 2017; Rossatto et al., 2009);
- ii) Maior teor de argila e nutrientes no solo resultará em estratégias mais aquisitivas, com maiores taxas de crescimento e xilema mais eficiente (vasos maiores) (Soong et al., 2020; Spannl et al., 2016).
- iii) No *Cerrado*, as árvores terão xilema mais seguro e menos eficiente em comparação com as árvores da Floresta Perene (Bittencourt et al., 2016; Rossatto et al., 2009; Zhang et al., 2009).

MATERIAL E MÉTODOS

O material avaliado coincide com o de Sachetti Jr. (2021), onde reanalisamos os dados e adicionamos novas abordagens, como a quantificação dos atributos de vasos e densitometria de raios-X no recorte diamétrico de 8 cm – cf. seção Medição de Crescimento e Isolamento de Classe de Tamanho, SCI.

As árvores foram amostradas em vegetações tropicais localizadas em duas Unidades de Conservação no nordeste do Brasil, nos estados do Piauí (*Cerrado*) e Ceará (*Floresta Perene*), conforme mostrado na Figura 1. O *Cerrado* está situado no Parque Nacional das Sete Cidades (04°02'08"S e 41°40'45"W) e é caracterizado por uma vegetação de savana neotropical com um clima de transição entre savana tropical (Aw) e semiárido (BSh) (Oliveira e Marquis 2002). A temperatura média varia de 25°C a 28°C e a precipitação anual média é de 1350 mm, com a maior precipitação ocorrendo entre março e abril (Andrade et al. 2017; Matos e Felfili 2010). A *Floresta Perene*, por outro lado, está localizada no Parque Nacional de Ubajara (3°54'34"S e 40°59'24"W) e é caracterizada por uma floresta perenifólia (Silveira et al. 2020b) com forte influência taxonômica da Amazônia (Moro et al. 2015). O clima é de transição entre savana tropical (Aw) e semiárido (BSh) e a temperatura média varia entre 22°C e 24°C. A precipitação anual média é de 1460 mm, concentrada

principalmente entre os meses de fevereiro e abril (Araújo et al. 1999). A localidade consiste em um planalto e, devido as massas úmidas características, está associada a chuvas orográficas que localmente geram maiores níveis de precipitação e umidade (Silveira et al. 2020a).

As propriedades do solo de ambos os locais também exibem características distintas. No Cerrado, os solos são predominantemente arenosos e com menor status nutricional, com prevalência de Neossolos Quartzarênicos (Entisols) (Santos et al. 2011) e ocorrência de lençóis freáticos e aquíferos subterrâneos (Andrade et al. 2017; Matos e Felfili 2010). Na Floresta Perene, solos inclinados e arenosos são prevalentes, mas o tipo de solo predominante é latossolos pobres em nutrientes com argila de alta atividade (Santos et al. 2011). Estes solos são profundos e têm maior capacidade de retenção de água, principalmente associada a chuvas orográficas (Moro et al. 2015; Santos et al. 2011).

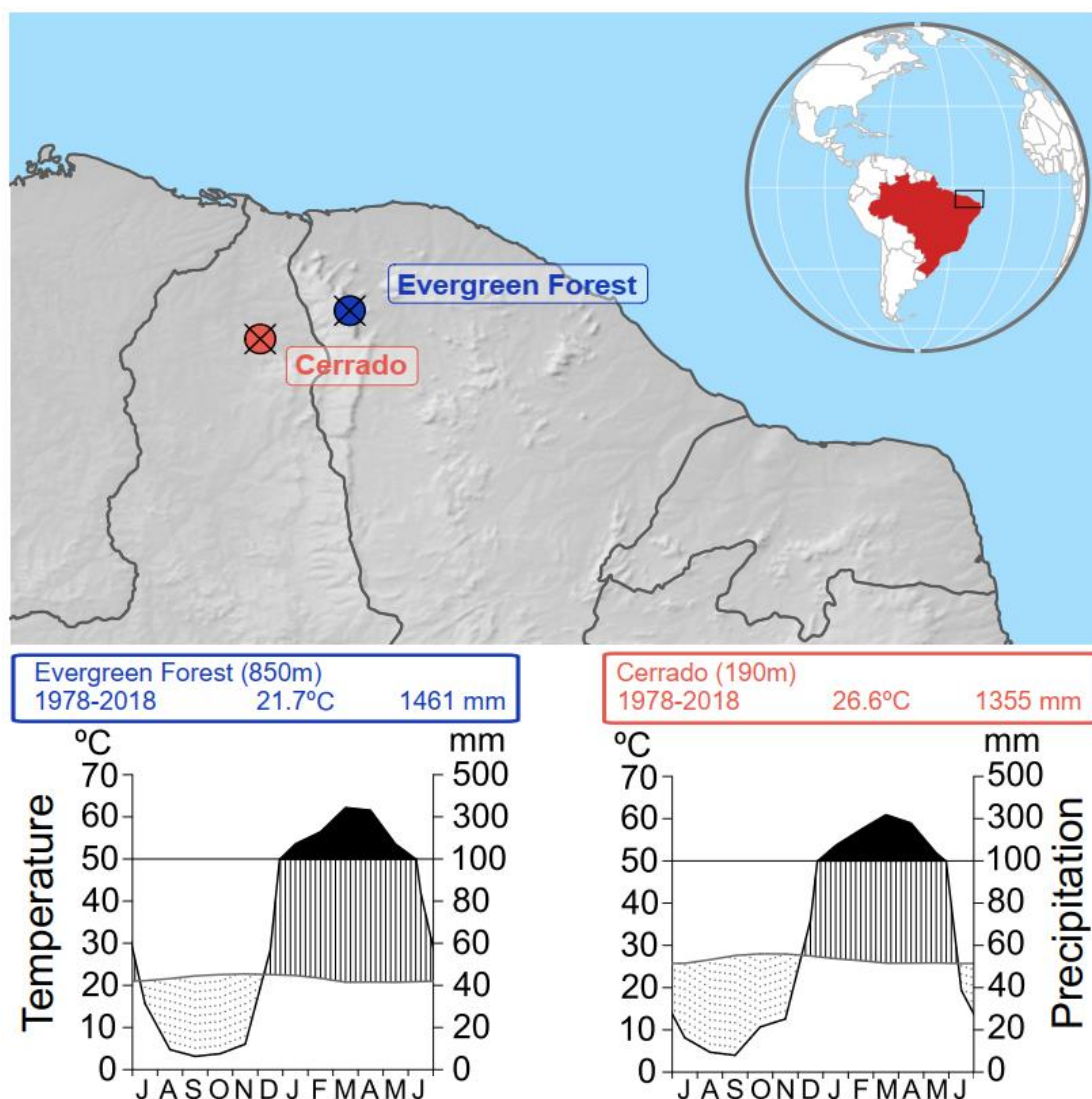


Figura 1. Localização dos sítios de amostragem em duas fitofisionomias Neotropicais estudadas: Cerrado – Denso-Típico (laranja) e Floresta Perene – Estacional Sempre Verde (azul). Diagramas climáticos para o período de 1978-2018 (cf. Walter e Lieth 1960) também são fornecidos para cada localização: linhas cinzas mostram temperaturas médias mensais, linhas pretas mostram precipitação média, áreas pontilhadas mostram meses com déficit hídrico (quando a curva de precipitação < curva de temperatura), a área com linhas verticais indica a estação chuvosa (precipitação > temperatura) e a área preta representa períodos com precipitação >100 mm.

Espécies

Este estudo focou na espécie arbórea *Hymenaea courbaril*, comumente conhecida como Jatobá. O gênero *Hymenaea* pertence à família Fabaceae e compreende aproximadamente 25 espécies descritas, com uma ampla distribuição em toda a região Neotropical, sendo 13 delas encontradas no Brasil (Souza et al. 2015). São árvores fixadoras

de nitrogênio e, portanto, frequentemente utilizadas em programas de restauração (Lima et al. 2006). As árvores do gênero *Hymenaea* produzem anéis de crescimento anuais e são amplamente utilizadas em diversos estudos dendrocronológicos e dendroecológicos (Locosselli et al. 2019, 2017, 2013). *Hymenaea courbaril* é uma árvore tropical decídua que pode atingir alturas de até 65 m e diâmetros de até 2 m. Possui uma ampla distribuição geográfica, ocorrendo desde o sul do Brasil até o México (Carneiro et al. 2011; Lacerda et al. 2008; Schwartz 2018). Embora ocorra em baixas densidades em florestas naturais úmidas, como na Amazônia (<1 indivíduo/ha; Schwartz et al. 2014), possui populações mais densas em condições mais xéricas. Geralmente ocorre em manchas (também em ambos os locais deste estudo), possivelmente devido à sua dispersão barocórica e zoocórica (Pereira et al. 2020). A espécie é comercialmente importante e possui várias aplicações: sua madeira de alta qualidade é utilizada para pisos e no setor de construção civil; suas sementes, casca e folhas têm potencial medicinal; e seus frutos têm uma polpa seca comestível com alto teor de cálcio, magnésio e fibra alimentar (Costa et al. 2019; Schwartz 2018; Tiago et al. 2019; 2018).

Amostragem

Em cada local, estabelecemos de 3 a 4 parcelas circulares de aproximadamente 1 hectare ao redor de uma árvore central de *Hymenaea* e amostramos todos os indivíduos dentro de cada parcela, visando uma população amostral de aproximadamente 35 árvores por local. As árvores centrais foram localizadas perto de um ponto aleatoriamente selecionado na paisagem (em áreas com ocorrências conhecidas da espécie); as árvores foram procuradas em um raio de aproximadamente 55 m ao redor da árvore central, medido usando um dispositivo GPSMAP 64 da Garmin. Para cada árvore, amostramos de 3 a 4 raios de madeira por árvore com um trado motorizado (Stihl BT45). Georreferenciamos cada indivíduo, medimos sua altura com um hipsômetro (SNDWAY rangefinder ± 1 m de precisão), seu diâmetro na altura do peito (DAP) com uma fita métrica e anotamos seu Índice de Iluminação da Copas de Dawkins (CII; Clark & Clark 1992), estado reprodutivo (presença de frutos na ou logo abaixo da árvore) e condição fitossanitária geral. As amostras foram fixadas com fita adesiva e transportadas para o Laboratório de Dendrocronologia e Biologia da Madeira da Universidade de Campinas.

Para identificar os anéis de crescimento, as amostras de madeira foram coladas em uma base de madeira e polidas usando lixas de diferentes granulometrias (80–1600 mesh).

Cada amostra foi digitalizada com resolução de 2400 dpi e os anéis de crescimento foram identificados e medidos usando os programas CDendro e Coorecorder (CYBIS 2006). Quando a medula estava ausente em todos os raios de madeira de uma árvore, a distância faltante até a medula era estimada no Coorecorder usando o arco formado pelos anéis mais internos e o número de anéis faltantes estimado dividindo essa distância pelas taxas de crescimento médias dos 5 anos mais internos. A datação cruzada foi realizada dentro de cada indivíduo para remover erros de datação e obter estimativas precisas das taxas de crescimento e idades da população. Não conseguimos datar de forma cruzada as séries de crescimento entre indivíduos e, portanto, não construímos cronologias de largura de anel. Isso implica que nossas séries não são absolutamente datadas e alguns erros de datação podem ter ocorrido. Esperamos que esses erros sejam pequenos, pois a espécie produz anéis de crescimento claros que se cruzam bem dentro da árvore, permitindo-nos identificar muitas das estruturas duvidosas dos anéis (anéis falsos ou em cunha). Além disso, os anéis da espécie foram comprovadamente formados anualmente em outros locais com climas semelhantes (ou até mais úmidos/menos sazonais). Embora alguns erros possam estar presentes em nossos dados, acreditamos que ainda temos estimativas precisas das taxas de crescimento e idades das árvores e, portanto, podemos aplicar os dados para responder às nossas questões ecológicas (Godoy Veiga et al. 2018; Groenendijk et al. 2015; van der Sleen et al. 2015).

Para avaliar as propriedades do solo, coletamos uma amostra de solo a granel de cada parcela: três parcelas no Cerrado e quatro na Floresta Perene. As amostras por parcela foram compostas por 3 sub-amostras do perfil de profundidade de 0-30 cm, sendo homogeneizadas posteriormente. As amostras foram coletadas usando um trado manual em 3 pontos diferentes distribuídos espacialmente dentro da parcela. Determinamos cinco variáveis físicas para cada amostra, incluindo proporções de areia total, areia grossa, areia fina, argila e silte. Avaliamos um total de 15 variáveis químicas, que incluíram pH, matéria orgânica (MO), fósforo total (P_Res), cálcio (Ca), potássio (K), íons de hidrogênio e alumínio (H+Al), soma de bases (SB), capacidade de troca catiônica (CTC), saturação de base (V%), porcentagem de saturação de alumínio (m%) e saturação de elementos (Ca% Mg% e K%). Além disso, coletamos dados sobre a ocorrência de lençóis freáticos locais no nível da parcela do banco de dados da CPRM (Serviço Geológico do Brasil). As informações das propriedades do solo no nível da parcela estão listadas na Tabela 1.

Tabela 1. Propriedades químicas e físicas do solo no nível da parcela em duas em duas fitosionomias distintas: Cerrado (Denso-Típico) e Floresta Perene (Estacional Sempre Verde) onde foram avaliadas árvores de *Hymenaea courbaril*. Metodologia conforme (van Raij et al., 2001).

Sítio	Plot	pH	OM	P tot	P res	Ca	Mg	K	H+Al	Al	SB	CEC	V%	m%	Sand	Clay	Silt
Cerrado	01	4.27	23	235	4.33	5	3.33	1.03	43.33	4.67	9.37	52.67	17.67	34	778	90	131
Cerrado	02	3.53	43	213	10.67	2	2.67	0.83	160.67	19.47	5.50	166.33	3	79.67	811	79	110
Cerrado	03	4.37	19.33	366	4.33	9	4	0.87	35	2.73	13.87	49	27.33	18.67	816	57	126
Evergreen forest	01	3.80	39	179	8	4	3	1.20	109	15.90	8.20	117	7	66	654	172	174
Evergreen forest	02	4.10	28	632	6	8	6	0.70	64	8.40	14.70	79	19	36	676	161	163
Evergreen forest	03	3.70	39	153	7	2	2	1.30	135	21	5.30	140	4	80	629	191	180
Evergreen forest	04	3.70	39	180	5	5	4	1	128	19.80	10	138	7	66	581	231	188

pH em CaCl_2

OM – matéria orgânica (g.dm^{-3})

P tot – fósforo total (mg.kg)

P res – fósforo resina (mg.dm^{-3})

Ca – cálcio (mmolc.dm^{-3})

Mg – magnésio (mmolc.dm^{-3})

K – potássio (mmolc.dm^{-3})

H+Al - hidrogênio + alumínio (mmolc.dm^{-3})

Al – alumínio (mmolc.dm^{-3})

SB – soma de bases ($\text{Ca}^{2+} + \text{Mg}^{2+} + \text{K}^{+}$) (mmolc.dm^{-3})

CEC – capacidade de troca catiônica (mmolc.dm^{-3})

V% – saturação por bases (%)

m% – soma de cátions (%)

Sand – areia total (g.kg)

Clay – argila (g.kg)

Silt – silte (g.kg)

Medição de Crescimento e Isolamento de Classe de Tamanho (SCI)

Após as medições dos anéis de crescimento, calculamos estimativas de idade individual como a soma de todos os anéis com os anos (potencialmente) faltantes até a medula. Para calcular o diâmetro cumulativo anual de cada árvore, adicionamos a distância faltante até a medula com todos os incrementos de crescimento radial por indivíduo (usando as médias de todos os raios) multiplicados por dois. Para gerar curvas de crescimento refletindo o tamanho final das árvores no campo, convertemos cada diâmetro cumulativo baseado em anéis para “crescimento DAP” aplicando a razão entre o DAP medido no campo e o diâmetro cumulativo dos anéis (cf. Brien e Zuidema 2006). Usamos as curvas de DAP cumulativo para criar classes de tamanho de diâmetro, enquanto as comparações de crescimento (veja abaixo) foram realizadas nos dados não corrigidos (ou seja, baseados nas larguras médias dos anéis) para garantir que as comparações fossem feitas usando os dados menos transformados e para evitar quaisquer efeitos de medições de campo imprecisas.

As árvores podem exibir padrões ontogenéticos (relacionados à idade ou tamanho) fortes em suas taxas de crescimento. Para comparar as taxas de crescimento entre locais, considerando esse efeito ontogenético, comparamos as taxas de crescimento dentro de classes de DAP cumulativo de 4 cm usando Isolamento de Classe de Tamanho (SCI) proposto por Peters et al. (2015). Para comparações de crescimento entre locais, calculamos a média das taxas de crescimento de cada indivíduo dentro de classes de diâmetro de 4 cm, ou seja, as taxas de crescimento do diâmetro baseadas em anéis para todos os anéis nas classes de DAP de 0-4, 4-8, 8-12 cm etc. Para as medições de anatomia da madeira e densidade da madeira, selecionamos a classe que estava presente na maioria dos indivíduos: a classe de 8 cm. Para garantir que essas análises incluíssem um número semelhante de anos, medimos esses traços da madeira (e as taxas de crescimento correspondentes) no anel em que cada indivíduo atingiu a classe de diâmetro de 8 cm, bem como nos dois anéis anteriores e seguintes, totalizando cinco anéis (cf. Van der Sleen et al. 2015). No caso de anéis faltantes próximos à casca ou quando a amostra não atingia a medula, medimos os atributos para pelo menos 4 anéis de crescimento.

Elementos vasculares

Para realizar análises anatômicas, amostras dos anéis de crescimento (5) na classe diamétrica de 8 cm (SCI) de cada indivíduo foram amolecidas em uma solução água/glicerina (3:1) e seccionadas no plano anatômico de corte transversal usando um micrótomo deslizante (cf. Quintilhan et al. 2021). As seções foram clarificadas com hipoclorito de sódio (20%) desidratadas em uma série alcoólica (30-50%) e coradas com Safranina alcoólica (1%) (Johansen 1940). Os tecidos foram visualizados sob uma câmera digital acoplada a um microscópio óptico (Zeiss Axio Cam Carl Zeiss Microscopy) e o software AxioVisionSE64® foi usado. As imagens foram fotografadas e processadas com ampliação de 250 e 400 - lente ocular 10x. A caracterização dos elementos anatômicos foi realizada de acordo com os padrões da Associação Internacional de Anatomistas de Madeira (IAWA) (Wheeler et al. 1989) e sua medição por meio do software ImageJ (versão 1.53a para Windows) (Schneider et al., 2012). A frequência de vasos por mm² (VF) e o diâmetro dos vasos (VD mm) foram medidos para cada seção. O índice de vulnerabilidade (VI) (Carlquist 1977) foi calculado por meio da divisão entre VD e VF.

A condutividade hidráulica potencial (Kp) (c.f., equação de Hagen–Poiseuille) (Schuldt et al., 2016) também foi calculada para cada amostra de acordo com a equação abaixo:

$$Kp = (((\pi \times \sum DH^4 / 128\eta) \times \rho) / Axylem) \quad (1)$$

Onde Kp é a condutividade potencial específica do ramo (em kg m MPa⁻¹ s⁻¹), η é a viscosidade da água a 20°C (1.002 × 10⁻³ Pa s⁻¹ a 20°C), ρ a densidade da água (998.2 kg m⁻³ a 20°C), $Axylem$ é a área do xilema analisada e DH é o diâmetro hidráulico do vaso (μm). DH foi calculado de acordo com a equação abaixo:

$$DH = \frac{\sum_{n=1}^N d_n^5}{\sum_{n=1}^N d_n^4} \quad (2)$$

Onde d_n é o diâmetro do vaso n (Sperry et al., 1994). De acordo com a equação de Hagen-Poiseuille, DH é proporcional à capacidade hidráulica.

Densitometria de raios-X

Usamos análise de densitometria de raios-X para medir a densidade aparente da madeira de um raio cobrindo a mesma classe SCI. Para cada amostra, cortamos uma amostra transversal de aproximadamente 2 mm de espessura cobrindo a classe SCI usando uma serra circular paralela de lâminas duplas. Essas amostras foram condicionadas em uma câmara climática a 20°C e 60% de umidade relativa até atingirem um conteúdo de umidade estável de 12% (Quintilhan et al. 2021; Tomazello Filho et al. 2008). Posteriormente, as amostras foram digitalizadas usando uma câmara de densitometria de raios-X (Faxitron MX20-DC12 Faxitron X-Ray Illinois, EUA) junto com uma escala de calibração de acetato de celulose. As imagens digitalizadas (.TIF 513 ppi de resolução) foram analisadas usando o software WinDendro® (Regent Instruments Inc.) para gerar perfis de densidade abrangendo os cinco anéis de crescimento na classe SCI. Valores médios de densidade (g cm^3) para todo o perfil cobrindo todos os anos de cada amostra foram usados nas comparações entre locais.

Análises estatísticas

Selecionamos 24 indivíduos para o Cerrado e 30 indivíduos para a Floresta Perene que apresentaram os anéis de crescimento mais claros. Para caracterizar as propriedades do solo dos locais, realizamos uma análise de componentes principais (PCA) para entender como a variabilidade dos principais parâmetros do solo é distribuída entre os locais.

Para testar H1 – i.e., comparações populacionais entre longevidade, dimensões (DAP e altura) e taxas de crescimento – utilizamos regressão não linear flexível do tipo GAM (Modelo Aditivo Generalizado) para descrever as tendências médias da relação entre idade vs. diâmetro, idade vs. taxa de crescimento, e diâmetro vs. altura, testando-as posteriormente entre populações com teste de Wilcoxon. O mesmo teste foi aplicado para analisar as possíveis diferenças entre crescimento nos intervalos/classes de 4 cm, onde consideramos apenas as categorias que continham pelo menos 5 indivíduos em pelo menos um dos locais.

Para testar H2 – i.e., efeito do solo sobre crescimento e atributos funcionais da madeira – utilizamos modelos lineares generalizados (GLMs) para testar o efeito dos parâmetros do solo

(eixos principais da PCA 1 e 2) como variáveis preditoras do crescimento e dos atributos funcionais da madeira das árvores.

Para testar H3 – i.e., comparações populacionais entre crescimento e atributos funcionais da madeira na classe diamétrica de 8 cm (SCI) – utilizamos teste de Wilcoxon.

Todas as análises estatísticas e gráficos foram realizados usando o software gratuito R e RStudio (R Core Team 2020; R Studio Core Team 2020).

RESULTADOS

Longevidade, Tamanho e Crescimento

Observamos diferenças entre a distribuição etária, dimensões (diâmetro e altura) e o crescimento de árvores de *Hymenaea courbaril* entre as localidades (Tabela 2 e Figura 2). No Cerrado, houve maior abundância de indivíduos jovens e diâmetro acumulado, com maior densidade em indivíduos jovens. A idade média das árvores no Cerrado foi de 47 anos, 72% inferior à observada na Floresta Perene (81 anos). A idade máxima também foi menor no Cerrado, com 52 anos, 133% inferior à observada na Floresta Perene (135 anos). No entanto, a idade mínima foi maior no Cerrado, com 27 anos, 17% superior à encontrada na Floresta Perene (23 anos). Em geral, o DAP (diâmetro à altura do peito) e a altura acumulados foram comumente menores no Cerrado. O DAP médio das árvores no Cerrado foi de 30,2 cm, 32% inferior ao observado na Floresta Perene (40 cm). O DAP máximo foi menor no Cerrado, com 47,9 cm, 64% inferior ao observado na Floresta Perene (75 cm). No entanto, o DAP mínimo foi maior no Cerrado, com 15,2 cm, 1% superior ao encontrado na Floresta Perene. A altura média foi de 14,5 m no Cerrado, 17% inferior à encontrada na Floresta Perene (17 m).

Tabela 2. Valores médios (mean), máximos (max) e mínimos (min) de idade (anos), diâmetro na altura do peito (DAP, cm) e altura (m) de árvores de *Hymenaea courbaril* em duas fitofisionomias neotropicais: Cerrado Denso-Típico e Floresta Perene Estacional Sempre Verde.

Sítio	Idade (anos)			DAP (cm)			Altura (m)		
	mean	max	min	mean	max	Min	mean	max	min
<i>Cerrado</i>	35	52	12	30.2	47.9	15.2	14.5	20	7.1
Floresta Perene	75	110	46	40	75	15.1	17	28	7

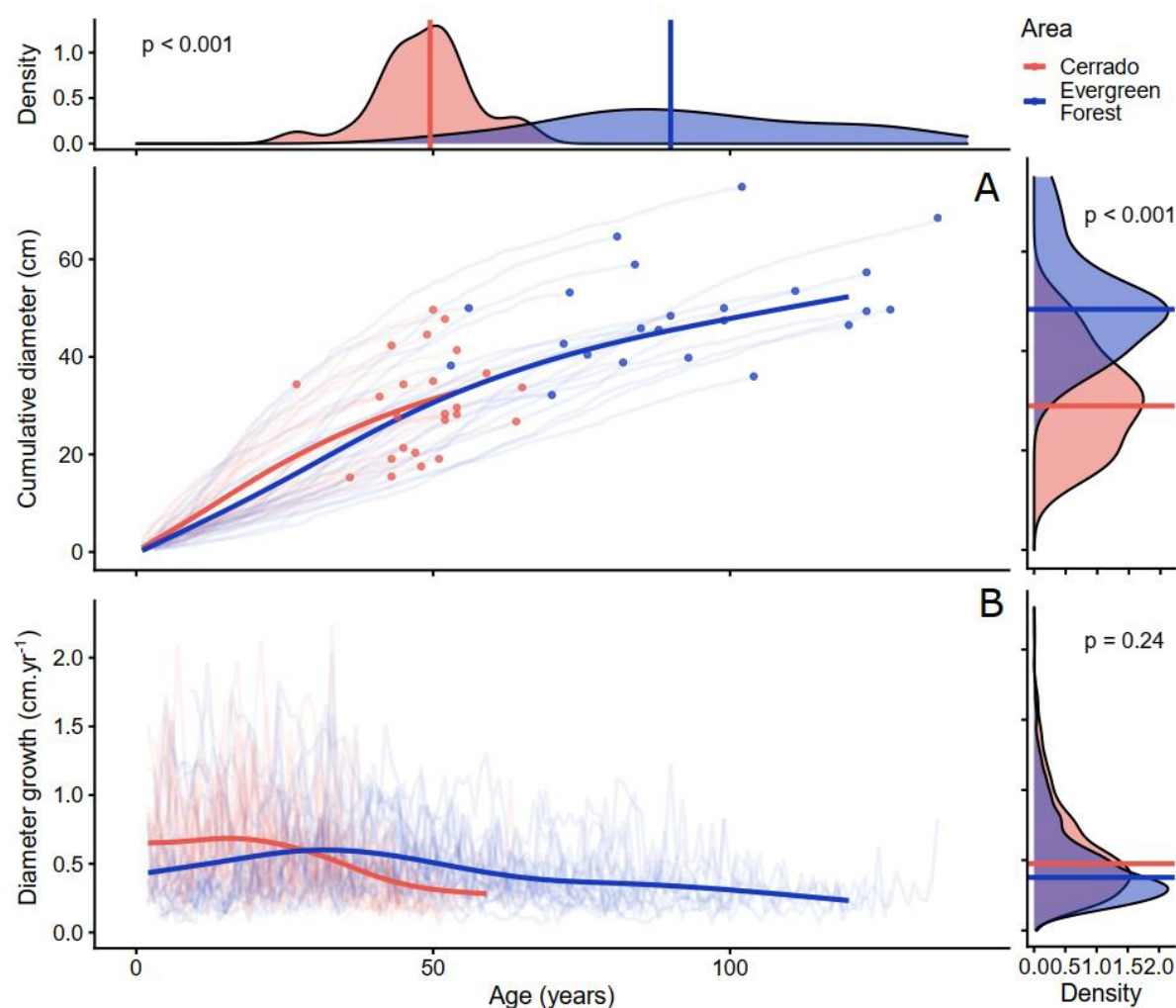


Figura 2. Padrões de idade no diâmetro acumulado e taxas de crescimento do diâmetro de árvores de *Hymenaea courbaril* em fitofisionomias Neotropicais: Cerrado Denso-Típico (laranja) e Floresta Perene Estacional Sempre Verde (azul). As linhas semi-transparentes representam curvas para cada árvore individual, enquanto as linhas grossas representam a linha média correspondente (alisada com um GAM para $n > 5$ árvores) e pontos indicam a idade e diâmetro existente de cada indivíduo. Os painéis externos mostram os gráficos de distribuição de densidade das árvores em função dos eixos correspondentes analisados por teste de Wilcoxon: o painel superior mostra as distribuições de idade existente de todos os indivíduos, painéis laterais à direita mostram a distribuição de densidade do diâmetro acumulado existente (canto superior direito) e de todas as taxas de crescimento de diâmetro observadas (B).

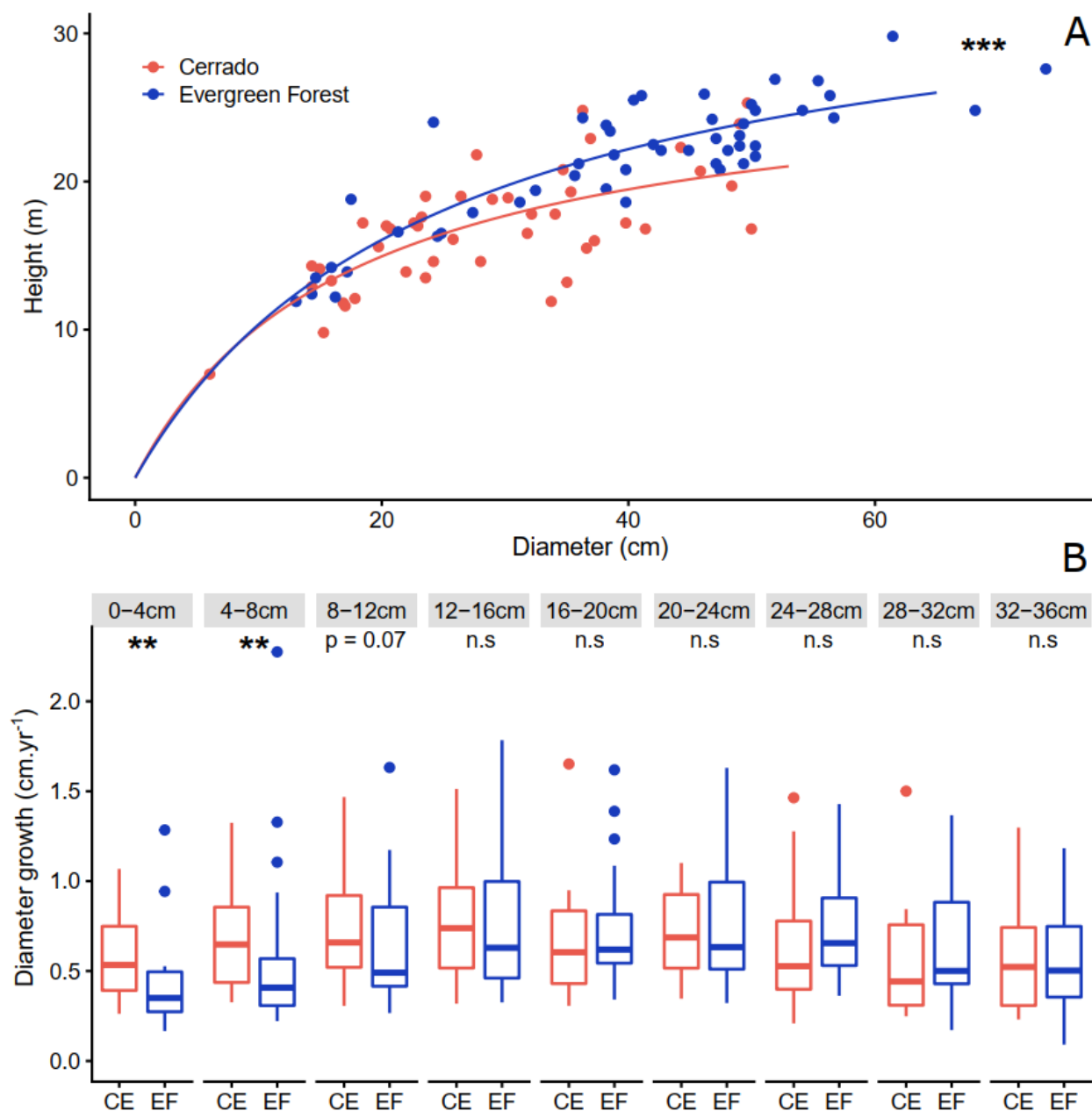


Figura 3. Relação alométrica e taxas de crescimento de diâmetro por classe de tamanho (para classes com >10 indivíduos) de árvores de *Hymenaea courbaril* de duas fitofisionomias Neotropicais: Cerrado Denso-Típico (laranja) e Floresta Perene Estacional Sempre Verde (azul). O painel superior mostra a relação entre altura e diâmetro (A) para diferentes indivíduos de ambos os locais. O painel inferior (B) apresenta box plots mostrando as taxas de crescimento anual para todas as árvores de cada localidade, divididas em classes de diâmetro de 4 cm. Os parâmetros foram analisados por teste de Wilcoxon, onde: * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$ e *** $p < 0,001$.

A taxa de crescimento por classe de diâmetro entre as duas populações revelou diferenças significativas nos primeiros estágios de desenvolvimento (classes 0-4 cm e 4-8 cm, Figura 3B). No Cerrado, indivíduos das classes 0-4 cm, 4-8 cm e 8-12 cm apresentaram maior taxa de crescimento ($\sim 0,65$ cm/ano) em comparação com a Floresta Perene ($\sim 0,45$ cm/ano). No Cerrado, a classe que apresentou a maior taxa de crescimento foi de 12-16 cm ($\sim 0,72$ cm/ano) e a menor de 28-32 cm ($\sim 0,5$ cm/ano), enquanto 20-24 cm foi a maior ($\sim 0,65$ cm/ano) na Floresta Perene e 0-4 cm a menor ($\sim 0,4$ cm/ano).

Propriedades do Solo e Crescimento da Árvore

A análise de componentes principais (PCA) dos parâmetros químicos e físicos do solo de ambas vegetações neotropicais (Cerrado e Floresta Perene) revelou que 87% da variabilidade dos dados é explicada pela soma dos eixos 1 e 2. A Figura 4 e a Tabela 1 mostram uma ampla variação do componente químico e uma distinção mais acentuada dos grupos pela física do solo. No eixo 1 (54,7% da variância explicada), observa-se uma maior associação de variáveis químicas do solo, com valores positivos explicados principalmente por maiores valores de matéria orgânica (MO), alumínio (Al) e capacidade de troca catiônica (CEC), e valores negativos para pH e fósforo total (P_{tot}). O eixo 2 (32,2% da variância explicada) é caracterizado por valores positivos para areia total (sand) e fósforo em resina (P) e valores negativos para silte (silt), argila (clay) e potássio (K). A distribuição das parcelas por local não mostrou um padrão claro por bioma como função do eixo 1, indicando alta variação na composição química do solo tanto entre locais quanto entre parcelas (Fig. 4). No entanto, no eixo 2, há um agrupamento de parcelas do Cerrado em valores positivos (ou seja, solos mais arenosos), enquanto as da Floresta Perene são melhor caracterizadas por valores negativos (ou seja, solos mais argilosos e silte) (Fig. 4).

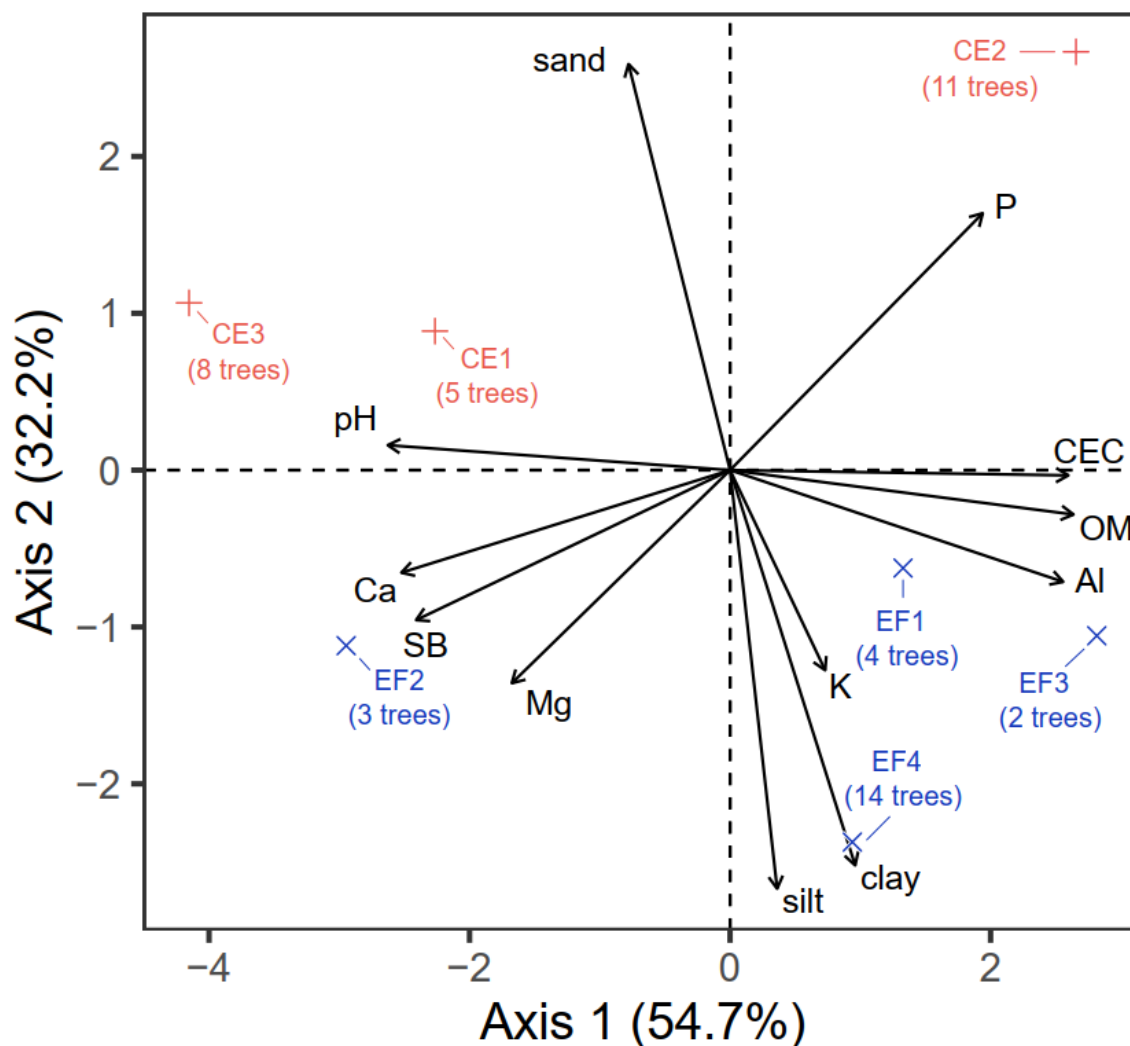


Figura 4. Análise de componentes principais (PCA) das propriedades químicas e físicas do solo para cada parcela de duas fitofisionomias distintas: Cerrado Denso-Típico (CE, três parcelas) e Floresta Perene Estacional Sempre Verde e Floresta Perene (EF, quatro parcelas).

O efeito das variáveis químicas (eixo 1) e físicas (eixo 2) do solo no crescimento das árvores de *Hymenaea courbaril* pertencentes às classes de tamanho 0-4 cm e 28-32 cm, bem como a distribuição do crescimento entre os locais estudados, é ilustrado na Figura 5. Os resultados indicam que o eixo 1 tem um efeito marginalmente positivo ($p=0,1$) no crescimento da classe 28-32 cm entre locais, mas não é significativo para a classe 0-4 cm ($p=0,77$). Por outro lado, o eixo 2 mostrou um efeito negativo significativo na classe 0-4 cm ($p=0,002$) e não teve efeito na classe 28-32 cm ($p=0,82$). Além disso, foi observada uma maior densidade de

indivíduos que cresceram mais na classe 0-4 cm no Cerrado, enquanto o crescimento entre locais foi semelhante para a classe 28-32 cm (painéis à direita, Fig. 5).

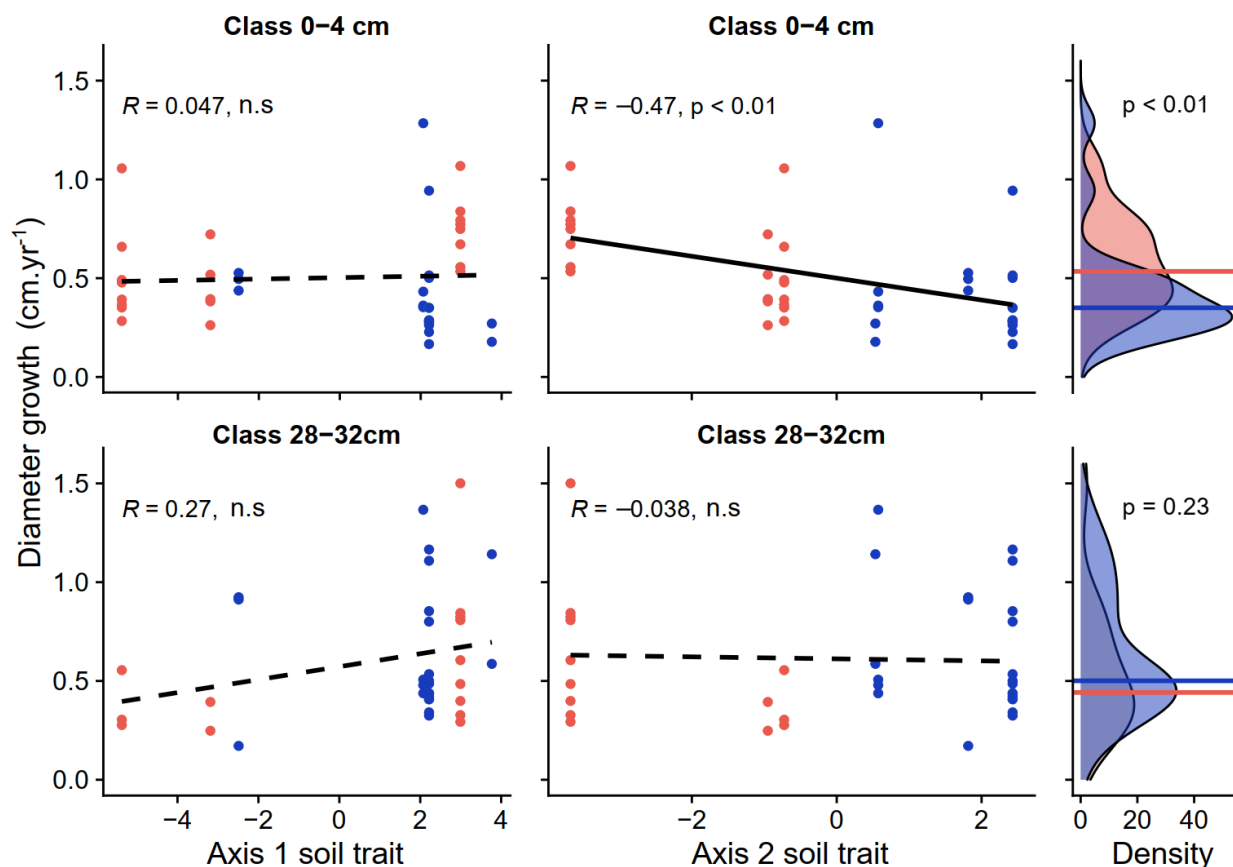


Figura 5. Taxa de crescimento diamétrico (cm/ano) para classes menores (0-4 cm, árvores jovens) e maiores (28-32 cm, árvores maduras) comparadas às propriedades do solo testadas por modelos lineares generalizados (GLMs). Eixo do solo 1 (valores positivos associados a maior acidez e conteúdo de Al) e eixo do solo 2 (valores positivos associados a maior teor de areia) foram determinados usando análise de componentes principais (Fig. 4). A relação crescimento-solo de árvores de *Hymenaea courbaril* em duas fitofisionomias Neotropicais contrastantes: Cerrado Denso-Típico (laranja) e Floresta Perene Estacional Sempre Verde (azul).

Atributos do Xilema (SCI) e Propriedades do Solo

O crescimento, a densidade da madeira e os traços estruturais do xilema (SCI: 8 cm) e sua relação com os parâmetros do solo (eixos 1 e 2, Fig. 4) para as duas fitosionomias Neotropicais, Cerrado Denso-Típico (CE) e Floresta Perene Estacional Sempre Verde (EF) - são apresentados na Figura 6. Diferenças foram observadas entre locais na frequência de vasos (VF), condutividade teórica potencial (Kp) e índice de vulnerabilidade do xilema (VI), enquanto o crescimento, a densidade da madeira (WD) e o diâmetro dos vasos (VD) foram semelhantes. No CE, foi encontrado maior crescimento (0,70 cm, 11% maior que no EF), diâmetro dos vasos (0,117 mm, 3% maior que no EF), frequência dos vasos (2,30 mm⁻², 36% maior que no EF) e Kp (22,56 kg m MPa⁻¹ s⁻¹, 46,34% maior que no EF).

Na EF, os maiores valores encontrados foram para densidade da madeira (1,14 g cm⁻³, 3,6% superior ao CE) e índice de vulnerabilidade (0,072, 25% superior ao CE). A relação entre os atributos do xilema e as variáveis do solo também mostrou diferenças entre locais (Fig. 6). O eixo 1, caracterizado principalmente pela composição química do solo (+ MO, Al, acidez do solo e CEC), mostrou uma relação positiva significativa apenas com o crescimento ($p < 0,05$) e uma relação negativa com a frequência dos vasos ($p < 0,05$) entre locais. Já o eixo 2, caracterizado principalmente pela composição física do solo (+ areia total), mostrou uma relação positiva significativa apenas com a frequência dos vasos ($p < 0,001$) e uma relação negativa com o índice de vulnerabilidade ($p < 0,05$).

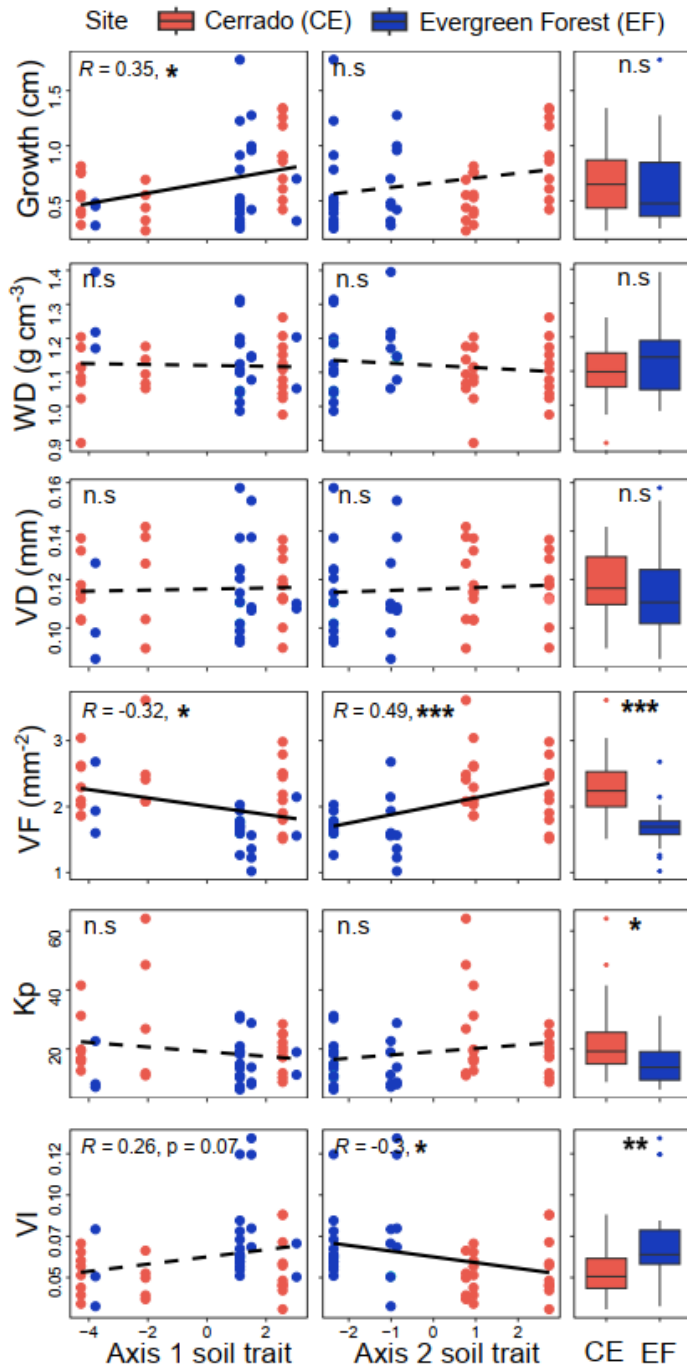


Figura 6. Taxa de crescimento (cm em 5 anos), densidade da madeira (WD, g cm^{-3}), diâmetro dos vasos (VD, mm), frequência dos vasos (VF, mm^2), condutividade teórica potencial (Kp, $\text{kg m MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$) e índice de vulnerabilidade (VI) no SCI 8 cm, bem como sua relação com as propriedades do solo (eixos da análise de componentes principais, eixos 1 e 2, Figura 4) de ambas vegetações neotropicais no presente estudo. Cerrado Denso-Típico (laranja) e Floresta Perene Estacional Sempre Verde (azul)

DISCUSSÃO

A avaliação do crescimento e da estrutura do xilema de *Hymenaea courbaril* em fitofisionomias contrastantes permitiu avaliar como diferentes condições climáticas e propriedades do solo modulam esses atributos. No ambiente mais úmido e com solos argilosos - Floresta Perene - as árvores exibiram maior longevidade e menores taxas de crescimento para árvores mais jovens, estrutura do xilema com vasos de menor frequência de vasos. Por outro lado, o Cerrado, caracterizado por temperaturas mais altas, menor umidade e solos mais arenosos, mostrou menor longevidade, maiores taxas de crescimento para árvores jovens e maior frequência de vasos. Surpreendentemente, para a espécie, solos mais ácidos com maior conteúdo de Al e MO estiverem associados com maior crescimento. Solos arenosos, por sua vez, resultaram em árvores com maior frequência de vasos do xilema – ou seja, maior segurança hidráulica – e maior crescimento para árvores jovens, indicando um possível efeito da espécie na fertilização de nitrogênio no solo, comum às Leguminosas.

Longevidade e Crescimento

Variações na longevidade das espécies vegetais são esperadas sob diferentes condições ambientais, como fitofisionomias contrastantes, conforme observado entre o Cerrado e a Floresta Perene (Locosselli et al., 2020, 2017; Rossatto et al., 2009). Neste estudo, uma das características mais distintivas entre as populações de *H. courbaril* avaliadas é a diferença na longevidade (Figura 2). As árvores da população da Floresta Perene atingiram uma idade máxima de 138 anos, enquanto a população do Cerrado não excedeu 58 anos, uma das mais jovens já observadas na literatura, e com maior *n* amostral (Locosselli et al., 2017). Essas diferenças na longevidade são consistentes com uma análise global de anéis de árvores (Locosselli et al., 2020), que identificou o impacto de altas temperaturas médias anuais, principalmente acima de 25,4 °C, na redução da longevidade das árvores tropicais. A menor longevidade observada no Cerrado é provavelmente devida aos valores médios de temperatura anual entre 25 e 28 °C (Andrade et al., 2017; Matos e Felfili, 2010) e às altas oscilações de temperatura observadas em outros anos, com valores médios atingindo até 33,6 °C (Castro e Costa, 2007; Thornthwaite e Mather, 1995). Além disso, o Cerrado neste estudo está localizado em uma área fortemente afetada pelo El Niño –

anomalia climática associada a aumento da temperatura e redução da disponibilidade de água (Aleixo et al., 2019; Aragão et al., 2022). Valores elevados de temperatura e redução hídrica aumentam as taxas metabólicas e respiração das árvores, desencadeando processos de cavitação, embolismo e falha hidráulica, um dos principais mecanismos ligados a mortalidade de árvores (Choat et al., 2018; Li et al., 2022; McDowell, 2011). Por outro lado, a Floresta Perene tem valores médios de temperatura anual mais amenos, entre 22 e 24 °C (Araújo et al., 1999). Embora, essa localidade também seja afetada por anomalias climáticas como o El Niño, sua severidade é menor quando comparada ao Cerrado, conforme relatado por Aragão et al. (2022) em um estudo analisando os anéis de crescimento de *Aspidosperma* e *Handroanthus* spp. nos mesmos locais do presente estudo.

O crescimento variou entre as populações, com as árvores do Cerrado exibindo maior crescimento diamétrico durante o estágio juvenil (Figuras 2 e 3). Espera-se que altas taxas de crescimento diamétrico ocorram no Cerrado durante as fases iniciais de desenvolvimento de *Hymenaea courbaril*, ainda mais do que em biomas mais úmidos, como a Amazônia (Locosselli et al., 2017). O Cerrado é caracterizado por alta temperatura e maior radiação solar no seu estrato vertical inferior, devido à menor densidade de plantas e altura da vegetação (Rossatto et al., 2009). Essas condições, parcialmente explicam a menor altura das árvores de *H. courbaril* e maiores taxas de crescimento diamétrico nas primeiras classes de tamanho (0-4, 4-8 e 8-12 cm, Figuras 2 e 3). Em contraste, a Floresta Perene tem árvores mais altas e densas (Araújo et al., 1999), levando a um forte sombreamento em seu estrato inferior, o que reduz o crescimento de árvores menores. Além disso, por ser uma fitofisionomia montanhosa fortemente influenciada por massas úmidas e nuvens, sofre redução da incidência solar na vegetação devido as nuvens (efeito albedo), reduzindo a taxa fotossintética e, consequentemente, o crescimento das árvores (Graham et al., 2003). No entanto, a partir da classe de 12-16 cm, as diferenças de crescimento entre as populações deixam de ser significativas, possivelmente devido a uma maior altura e investimento em ramos laterais na Floresta Perene, resultando em maior competição por luz e crescimento em direção ao dossel da floresta (Ali, 2019; van Breugel et al., 2012).

As curvas de crescimento-longevidade de ambas as populações exibem um padrão que já foi observado em ambientes tropicais sazonais secos, caracterizado por taxas de crescimento mais altas e menor longevidade (Locosselli et al., 2020). Acredita-se que essas características

surjam de vários *trade-offs* entre metabolismo, produtividade e longevidade (Brienen et al., 2020; Issartel e Coiffard, 2011; Loehle, 1988), levando ao surgimento de padrões entre táxons e biomas em escalas regionais à globais (Brienen et al., 2020; Locosselli et al., 2020; Stephenson e Van Mantgem, 2005). Esses balanços – *trade-offs* – são influenciados pelo funcionamento específico de cada bioma (Beeckman, 2016). Por exemplo, o Cerrado tem um período de crescimento distinto da Floresta Perene e difere na estratégia de investimento e alocação de fotossintatos (Rossatto et al., 2009). Após o estabelecimento, as árvores do Cerrado investem principalmente em um robusto sistema radicular que permite o acesso a lençóis freáticos mais profundos (Rossatto et al., 2009). Em contraste, a Floresta Perene exibe um forte investimento em altura e tamanho da copa para crescimento diamétrico subsequente (Matsuo et al., 2021; van Breugel et al., 2012; Zhang e Chen, 2015). Consequentemente, espera-se que as árvores do Cerrado tenham maior crescimento diamétrico e menor longevidade, enquanto o oposto para as árvores da Floresta Perene (Locosselli et al., 2020).

Propriedades dos solos e crescimento

Com relação ao efeito das condições físicas e químicas do solo no crescimento das árvores de *Hymenaea courbaril* em ambas as fitofisionomias, observou-se uma relação negativa significativa apenas entre o eixo 2 e a classe de diâmetro de 0-4 cm (Fig. 6). O eixo 2, que é principalmente caracterizado por valores mais altos de areia total, está associado a valores menores de crescimento. Essa relação é esperada, já que solos arenosos estão associados a estratégias menores de crescimento e segurança hidráulica (Ahmad, 2016; Soong et al., 2020; Spann et al., 2016). Tais solos têm menor capacidade de reter nutrientes e água, o que reduz o potencial de crescimento das árvores (Ahmad, 2016). Isso é evidenciado na menor classe de tamanho (0-4 cm), onde as árvores ainda estão em processo de estabelecimento, expansão do sistema radicular e têm maior dependência metabólica do substrato em que se desenvolvem (Lira-Martins et al., 2022a; Wright et al., 2011).

Uma das observações mais intrigantes em relação às propriedades do solo e ao crescimento da árvore de *H. courbaril* – apesar da significância marginal ($p = 0,1$) – é a relação positiva entre o eixo 1, principalmente caracterizado por valores mais altos de Al^{+3} , CTC e MO,

e árvores maiores (classe de diâmetro de 28-32 cm, Fig. 6). Apesar da relação marginal, essa observação nos abre pertinentes fontes de discussão.

Embora a MO esteja associada a um maior crescimento da árvore, pois é uma das principais fontes de N ligado ao ciclo de nutrientes (Wantzen et al., 2008), altas concentrações de Al no solo costumam ser prejudiciais ao desenvolvimento e crescimento das plantas, especialmente em solos altamente ácidos, como os do presente estudo ($\text{pH} < 4,0$) (Bose et al., 2013; Bouma, 1983; Kochian et al., 2005). A CTC, por sua vez, é fundamental para o funcionamento das plantas e, em geral, quanto maior o seu valor, mais fértil será o solo (Bouma, 1983; Chowdhury et al., 2021; Hartemink, 2006). No entanto, para os solos do presente trabalho, onde a CTC é principalmente composta por Al^{+3} e H^{+} (>90%), com os cátions restantes Ca^{2+} , Mg^{2+} e K^{+} pouco presentes (<10%), suas características compõem um solo tóxico e de baixa fertilidade (Bouma, 1983; Hartemink, 2006). Nessas condições, associar diretamente características de maior crescimento de árvores grandes sem investigações mais profundas pode não ser assertivo. Assim, existem três explicações que indicam os resultados encontrados: i) alta variabilidade nas características químicas do solo, tanto entre quanto dentro dos locais; ii) efeito genético e da microbiota do solo no crescimento das árvores; e iii) efeito do lençol freático – disponibilidade de água – heterogênea entre parcelas e locais.

Os solos do presente estudo mostram claras distinções de textura (Cerrado mais arenoso do que a Floresta Perene). No entanto, com alta variabilidade em sua composição química, tanto entre locais quanto intra-local (Fig. 5 e Tab. 1), essa ampla variabilidade pode dificultar a observação de um padrão claro entre a composição química do solo e o crescimento de *H. courbaril*. Outra possibilidade é a interação entre árvores fixadoras de nitrogênio (i.e., leguminosas, como *H. courbaril*), solos e sua rizosfera (microbiota e sistema radicular). Como apresentado por Rocha et al. (2020), a microbiota rizosférica e endofítica varia tanto em diversidade quanto em função ao longo de biomas contrastantes (Cerrado vs. Pantanal). Em seu trabalho, eles observaram que quando as fontes eram AlPO_4 e FePO_4 , os microorganismos no Cerrado foram mais eficientes na solubilização de fosfato, indicando uma relação potencial entre as características funcionais de sua microbiota endêmica e altas concentrações de Al e Fe (comuns nos solos do Cerrado). Assim, outros mecanismos do solo (microbióticos) podem estar associados ao crescimento das árvores, permitindo maior tolerância das plantas a solos ácidos

com alto teor de Al^{+3} (Bojórquez-Quintal et al., 2017; de Souza Rocha et al., 2020; Fisher et al., 2020; Quesada et al., 2010).

Finalmente, a relação entre maior teor de Al^{+3} e crescimento de *H. courbaril* pode ter sido influenciada pelo possível efeito dos lençóis freáticos. A base de dados da CPRM verificou que a parcela 02 do Cerrado foi a única próxima a um corpo d'água indicado (Tabela 1). Esta parcela teve as árvores mais altas e a maior taxa de crescimento entre todas as classes de diâmetro, apesar de sua composição do solo ser a mais ácida e saturada por Al^{+3} (Fig. 4 e Tab. 1), indicando um possível efeito positivo de um lençol freático raso na biomassa das árvores do Cerrado. Essa possível relação entre a composição química de alta acidez e toxicidade e maior disponibilidade de água (lençol freático) na parcela 02 do Cerrado pode ter influenciado a relação positiva entre o eixo 1 e o crescimento de *H. courbaril* da classe de 28-32 cm (Figura 6). O papel importante dos lençóis freáticos na vegetação tropical, historicamente negligenciado, tem sido abordado mais recentemente, com o Cerrado fortemente caracterizado por um amplo mosaico de disponibilidade de água no solo (Costa et al., 2022; Lira-Martins et al., 2022a; Xavier et al., 2019).

Atributos do Xilema e Propriedades do Solo

Entre os atributos do xilema (SCI: 8 cm) observamos diferenças entre as populações principalmente em relação a frequência de vasos (VF), índice de vulnerabilidade (VI) e condutividade teórica potencial (Kp) (Fig. 7, *boxplots*). A formação do xilema com atributos de maior segurança hidráulica é típica de ambientes que apresentam temperatura mais alta e menor disponibilidade de água (ou seja, maior estresse ambiental), como o Cerrado do presente estudo (Fig. 1). Em contraste, a Floresta Perene, além de apresentar temperaturas médias anuais mais baixas (22-24°C), está fortemente associada a massas úmidas e chuvas orográficas, reduzindo o estresse ambiental sobre sua vegetação e, conseqüentemente, a formação de atributos de vasos de maior segurança hidráulica (Hacke et al., 2006). Curiosamente, mesmo as árvores do Cerrado apresentando maior frequência de vasos, ou seja, atributos de maior segurança hidráulica, também mostraram maior eficiência condutiva de água e nutrientes ($> Kp$). Embora haja um *trade-off* esperado entre segurança hidráulica e eficiência (Bittencourt et al., 2016), nem sempre é o caso (Gleason et al., 2016). Para entender como essa variação ocorre, é essencial olhar para

processos e padrões bem estabelecidos, como o *trade-off* entre maior crescimento e menor longevidade (Locosselli et al., 2020) e o efeito das condições ambientais (por exemplo, parâmetros do solo) na estruturação do xilema (Cary et al., 2020).

Como discutido anteriormente, populações vegetais com menor longevidade normalmente empregam uma estratégia de alta taxa de crescimento (Locosselli et al., 2020). No entanto, ainda não está claro quais mecanismos regulam esse *trade-off*. A variação na estrutura do xilema observada no Cerrado (que exhibe maior segurança e eficiência hidráulica) sugere fortemente que o ajuste da capacidade condutiva do xilema é um mecanismo chave para entender esse *trade-off* longevidade-crescimento. Além disso, apesar da maior frequência de vasos do Cerrado do mesmo calibre (ou seja, maior fração de área de vasos), a densidade da madeira foi semelhante entre os locais (Fig. 7). Isso sugere uma possível composição de fibras e paredes celulares dos vasos mais espessa, resultando em densidades semelhantes, mesmo com uma área menor ocupada pela parede celular. Portanto, maior frequência de vasos do mesmo calibre no Cerrado em comparação com a Floresta Perene (Fig. 7). Maior densidade da madeira, comumente impulsionada por paredes de fibras e vasos mais espessas, também está associada a menor vulnerabilidade à seca e embolismo devido à maior resistência mecânica do sistema hidráulico a maiores estresses ambientais (Hacke et al., 2006; Hacke e Sperry, 2001; Janssen et al., 2020).

A regulação dos atributos do xilema também varia dependendo das propriedades do solo entre os locais. Quando observamos o efeito do eixo 1, que é principalmente caracterizado pela composição química do solo (+ MO, Al, acidez do solo e CTC), encontramos um efeito positivo no crescimento das árvores e um efeito negativo na frequência dos vasos (Fig. 7). Em condições de solo com alto teor de Al e acidez, espera-se que as estratégias sejam menos aquisitivas (ou seja, menor crescimento e maior frequência de vasos) (Lira-Martins et al., 2022a; Spannl et al., 2016; Wright et al., 2011). Apesar disso, como mencionado na seção anterior, existem diferentes causas que podem explicar essa variação estrutural inesperada do xilema, como: i) alta variabilidade química do solo (tanto inter quanto intra-sítios); ii) efeito da microbiota do solo no crescimento e estruturação do xilema; e iii) efeito da tabela de água – disponibilidade de água – que varia heterogeneamente entre parcelas e locais. Por sua vez, o eixo 2, que é principalmente caracterizado pela composição física do solo (+ areia total), mostrou uma relação direta entre

solos com menor capacidade de retenção de água e nutrientes (+ arenosos) e atributos de maior segurança hidráulica. Essa relação entre solos com menor capacidade de retenção de água e nutrientes (+ arenosos) e atributos de maior segurança hidráulica é esperada e tem sido descrita em outros trabalhos (Cary et al., 2020; Lira-Martins et al., 2022a; Spann et al., 2016).

Perspectivas

O gênero *Hymenaea* representa uma das principais fontes de produtos florestais brasileiros, com usos medicinais (folhas, casca e resina), alimentícios (frutos), na construção de móveis (madeira) e programas de recuperação de áreas degradadas (Costa et al., 2019; Schwartz, 2018; Tiago et al., 2018). Todas essas características enfatizam a necessidade de levantar diferentes dados ambientais – e seus efeitos sobre a espécie – na maior faixa e resolução espaço-temporal possível. Essas informações são essenciais para a conservação, manejo e uso eficaz da espécie ao longo do amplo gradiente ambiental onde ocorre.

Este estudo representa a primeira análise dos anéis de árvores de *Hymenaea* no nordeste do Brasil, examinando parâmetros como a longevidade das árvores, dimensões (altura e DAP), crescimento e estrutura do xilema em fitofisionomias contrastantes - Cerrado Denso-Típico e Floresta Perene Estacional Sempre Verde. A modulação da longevidade, crescimento e funcionamento das árvores tropicais pelo efeito sinérgico do clima e dos parâmetros do solo ainda é pouco compreendida e pouco investigada, especialmente ao longo de gradientes ambientais (Ferreira-Júnior et al., 2016; Ford et al., 2008; Wright et al., 2011). Apesar de encontrar efeitos da química e textura do solo no crescimento e formação do xilema de *H. courbaril*, nossa amostragem é restrita. Portanto, recomendamos aumentar o número de amostras de solo (por exemplo, uma amostra por árvore individual) e os tipos de análises de solo (por exemplo, incluindo microbiota do solo) para melhor analisar as características ecológicas do solo e revelar seu papel no crescimento e estruturação do xilema. Ao mesmo tempo, as propriedades químicas, físicas e bióticas do solo devem considerar sua proximidade e interação com os lençóis freáticos (HAND), a fim de melhor entender como essas variáveis afetam árvores individuais e populações vegetais (Oliveira et al., 2018). Incluir avaliações mais detalhadas das propriedades do solo permitirá desenvolver e melhorar modelos para avaliar o funcionamento e crescimento das florestas tropicais.

CONCLUSÕES

As populações de *Hymenaea courbaril* exibem diferenças entre as duas fitosionomias estudadas: Cerrado Denso-Típico e Floresta Perene Estacional Sempre Verde. No Cerrado, as árvores apresentam menor longevidade e tamanho, porém, maior taxa de crescimento nas classes de tamanho juvenis (0-4 e 4-8 cm), com essas diferenças provavelmente impulsionadas pela maior irradiação solar no estrato vertical inferior em comparação com a Floresta Perene.

Além disso, as árvores no Cerrado desenvolveram vasos do xilema com o mesmo calibre daqueles encontrados na Floresta Perene, mas com maior frequência. Essa característica permitiu que as árvores do Cerrado apresentem ao mesmo tempo: maior eficiência e segurança hidráulica ($>$ condutividade teórica potencial, K_p e $<$ índice de vulnerabilidade, VI) em relação a Floresta Perene. Provavelmente, esse é um dos mecanismos que explica as diferenças de crescimento entre os dois ambientes nas classes de tamanho menores e o *trade-off* observado entre longevidade e crescimento.

Além disso, tanto as propriedades químicas quanto as físicas do solo influenciaram o crescimento das árvores de *Hymenaea courbaril* e seus traços de xilema em ambas as fitofisionomias estudadas. Os atributos do solo relativos ao eixo 1 – valores mais elevados de Al, matéria orgânica, capacidade de troca catiônica e acidez do solo – mostraram um efeito marginal positivo no crescimento de árvores maiores e efeito negativo na frequência dos vasos, indicando alguma resistência da espécie a solos com maior Al. Os atributos do solo relativos ao eixo 2 – solos com maior teor de areia – mostraram um efeito negativo no crescimento de árvores jovens e positivo na frequência dos vasos, proporcionando maior segurança hidráulica em condições de solo de maior estresse ambiental.

Agradecimentos

Agradecemos à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001 e à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP, bolsas nº 2019/01847-0, nº 2018/24514-7 e nº 2020/21579-3) e à equipe do laboratório do Departamento de Biologia da Universidade Federal do Ceará (UFC), coordenados pela Profa. Dra. Francisca Soares Araújo e Dr. Bruno Sousa Menezes. Além disso, aos estimados

agentes do ICMBio que monitoram e gerenciam as Unidades de Conservação dos Parques Nacionais de Sete Cidades (PI) e Ubaraja (CE). Em particular, ao agente e amigo Osiel Monteiro Filho (Curiólogo) pelo seu olhar, seu sentir e apoio de campo. E a Luiz Santini Jr, amigo e pesquisador que nos apoiou nesta bela investigação no nordeste do Brasil.

REFERÊNCIAS

- Ahmad, N., 2016. Tropical clay soils, their use and management: Outlook on Agriculture, 13, 87–95 <https://doi.org/10.1177/003072708401300205>.
- Aleixo, I., Norris, D., Hemerik, L., Barbosa, A., Prata, E., Costa, F., Poorter, L., 2019. Amazonian rainforest tree mortality driven by climate and functional traits. *Nat. Clim. Chang.* 2019 95 9, 384–388. <https://doi.org/10.1038/s41558-019-0458-0>
- Ali, A., 2019. Forest stand structure and functioning: Current knowledge and future challenges. *Ecol. Indic.* 98, 665–677. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.11.017>
- Andrade, E.M., Aquino, D. do N., Chaves, L.C.G., Lopes, F.B., 2017. Water as Capital and Its Uses in the Caatinga, in: Silva, J.M.C. da, Leal, I.R., Tabarelli, M. (Eds.), *Caatinga*. Springer International Publishing, Cham, pp. 281–302.
- Aragão, J.R. V., Zuidema, P.A., Groenendijk, P., 2022. Climate-growth relations of congeneric tree species vary across a tropical vegetation gradient in Brazil. *Dendrochronologia* 71, 125913. <https://doi.org/10.1016/J.DENDRO.2021.125913>
- Araújo, F.S. de, Martins, F.R., Shepherd, G.J., 1999. Variações estruturais e florísticas do carrasco no planalto da Ibiapaba, estado do Ceará. *Rev. Bras. Biol.* 59, 663–678. <https://doi.org/10.1590/S0034-71081999000400015>
- Araújo, F.S., Martins, F.R., Shepherd, G.J., 1999. Variations of structure and of flora of the “carrasco” vegetation of the Ibiapaba plateau, state of Ceará, Brazil. *Rev. Bras. Biol.* 59, 663–678. <https://doi.org/10.1590/S0034-71081999000400015>
- B. Eller, C., de V. Barros, F., R.L. Bittencourt, P., Rowland, L., Mencuccini, M., S. Oliveira, R., 2018. Xylem hydraulic safety and construction costs determine tropical tree growth. *Plant Cell Environ.* 41, 548–562. <https://doi.org/10.1111/pce.13106>
- Babst, F., Bouriaud, O., Papale, D., Gielen, B., Janssens, I.A., Nikinmaa, E., Ibrom, A., Wu, J., Bernhofer, C., Köstner, B., Grünwald, T., Seufert, G., Ciais, P., Frank, D., 2014. Above-ground woody carbon sequestration measured from tree rings is coherent with net ecosystem productivity at five eddy-covariance sites. *New Phytol.* 201, 1289–1303. <https://doi.org/10.1111/nph.12589>
- Báez, S., Fadrique, B., Feeley, K., Homeier, J., 2022. Changes in tree functional composition across topographic gradients and through time in a tropical montane forest. *PLoS One* 17, e0263508. <https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PONE.0263508>
- Beeckman, H., 2016. WOOD ANATOMY AND TRAIT-BASED ECOLOGY. *IAWA J.* <https://doi.org/10.1163/22941932-20160127>
- Bennett, A.C., McDowell, N.G., Allen, C.D., Anderson-Teixeira, K.J., 2015. Larger trees suffer most during drought in forests worldwide. *Nat. Plants* 1, 15139. <https://doi.org/10.1038/nplants.2015.139>

- Bittencourt, P.R.L., Pereira, L., Oliveira, R.S., 2016. On xylem hydraulic efficiencies, wood space-use and the safety–efficiency tradeoff. *New Phytol.* <https://doi.org/10.1111/nph.14044>
- Björklund, J., Arx, G., Nievergelt, D., Wilson, R., Van den Bulcke, J., Günther, B., Loader, N.J., Rydval, M., Fonti, P., Scharnweber, T., Andreu-Hayles, L., Büntgen, U., D’Arrigo, R., Davi, N., De Mil, T., Esper, J., Gärtner, H., Geary, J., Gunnarson, B.E., Hartl, C., Hevia, A., Song, H., Janecka, K., Kaczka, R.J., Kirdyanov, A. V., Kochbeck, M., Liu, Y., Meko, M., Mundo, I., Nicolussi, K., Oelkers, R., Pichler, T., Sánchez-Salguero, R., Schneider, L., Schweingruber, F., Timonen, M., Trouet, V., Van Acker, J., Verstege, A., Villalba, R., Wilmking, M., Frank, D., 2019. Scientific Merits and Analytical Challenges of Tree-Ring Densitometry. *Rev. Geophys.* 57, 1224–1264. <https://doi.org/10.1029/2019RG000642>
- Bojórquez-Quintal, E., Escalante-Magaña, C., Echevarría-Machado, I., Martínez-Estévez, M., 2017. Aluminum, a friend or foe of higher plants in acid soils. *Front. Plant Sci.* 8, 1767. <https://doi.org/10.3389/FPLS.2017.01767/BIBTEX>
- Bond, W.J., 2010. Do nutrient-poor soils inhibit development of forests? A nutrient stock analysis. *Plant Soil.* <https://doi.org/10.1007/s11104-010-0440-0>
- Bose, J., Babourina, O., Shabala, S., Rengel, Z., 2013. Low-pH and Aluminum Resistance in *Arabidopsis* Correlates with High Cytosolic Magnesium Content and Increased Magnesium Uptake by Plant Roots. *Plant Cell Physiol.* 54, 1093–1104. <https://doi.org/10.1093/PCP/PCT064>
- Bouma, J., 1983. Hydrology and Soil Genesis of Soils with Aquic Moisture Regimes. *Dev. Soil Sci.* 11, 253–281. [https://doi.org/10.1016/S0166-2481\(08\)70604-4](https://doi.org/10.1016/S0166-2481(08)70604-4)
- Brienen, R.J.W., Caldwell, L., Duchesne, L., Voelker, S., Barichivich, J., Baliva, M., Ceccantini, G., Di Filippo, A., Helama, S., Locosselli, G.M., Lopez, L., Piovesan, G., Schöngart, J., Villalba, R., Gloor, E., 2020. Forest carbon sink neutralized by pervasive growth-lifespan trade-offs. *Nat. Commun.* 2020 111 11, 1–10. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-17966-z>
- Brienen, R.J.W., Zuidema, P.A., 2006. Lifetime growth patterns and ages of Bolivian rain forest trees obtained by tree ring analysis. *J. Ecol.* 94, 481–493. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2005.01080.x>
- Carlquist, S., 1977. Ecological factors in wood evolution: a floristic approach. *Am. J. Bot.* 886–896.
- Carneiro, F.S., Lacerda, A.E.B., Lemes, M.R., Gribel, R., Kanashiro, M., Wadt, L.H.O., Sebbenn, A.M., 2011. Effects of selective logging on the mating system and pollen dispersal of *Hymenaea courbaril* L. (Leguminosae) in the Eastern Brazilian Amazon as revealed by microsatellite analysis. *For. Ecol. Manage.* 262, 1758–1765. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2011.07.023>
- Cary, K.L., Ranieri, G.M., Pittermann, J., 2020. Xylem form and function under extreme nutrient limitation: an example from California’s pygmy forest. *New Phytol.* <https://doi.org/10.1111/nph.16405>
- Castro, A.A.J.F., Costa, J.M., 2007. Flora e Melissofauna Associada de um Cerrado Rupestre da Região Setentrional do Piauí, in: *Cerrado Piauiense: Uma Visão Multidisciplinar*. Teresina, p. 300.
- Choat, B., Brodribb, T.J., Brodersen, C.R., Duursma, R.A., López, R., Medlyn, B.E., 2018. Triggers of tree mortality under drought. *Nature* 558, 531–539. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0240-x>
- Chowdhury, S., Bolan, N., Farrell, M., Sarker, B., Sarker, J.R., Kirkham, M.B., Hossain, M.Z., Kim, G.H., 2021. Role of cultural and nutrient management practices in carbon

- sequestration in agricultural soil. *Adv. Agron.* 166, 131–196. <https://doi.org/10.1016/BS.AGRON.2020.10.001>
- Clark, D.B., Palmer, M.W., Clark, D.A., 1999. Edaphic Factors and the Landscape-Scale Distributions of Tropical Rain Forest Trees. *Ecology* 80, 2662. <https://doi.org/10.2307/177248>
- Cosme, L.H.M., Schietti, J., Costa, F.R.C., Oliveira, R.S., 2017. The importance of hydraulic architecture to the distribution patterns of trees in a central Amazonian forest. *New Phytol.* 215, 113–125. <https://doi.org/10.1111/nph.14508>
- Costa, D.L. da, Silva Ribeiro, R.B. da, Vieira, D.D.S., Santos, M.F. dos, Gama, J.R.V., Lima, B. de A., 2019. Multipropósito de *Hymenaea courbaril* L. em uma área de manejo florestal comunitário na Amazônia. *Adv. For. Sci.* 6, 691–697. <https://doi.org/10.34062/afs.v6i2.8024>
- Costa, F.R.C., Schietti, J., Stark, S.C., Smith, M.N., 2022. The other side of tropical forest drought: do shallow water table regions of Amazonia act as large-scale hydrological refugia from drought? *New Phytol.* <https://doi.org/10.1111/NPH.17914>
- De Mil, T., Tarelkin, Y., Hahn, S., Hubau, W., Deklerck, V., Debeir, O., Van Acker, J., de Cannière, C., Beeckman, H., Van den Bulcke, J., 2018. Wood Density Profiles and Their Corresponding Tissue Fractions in Tropical Angiosperm Trees. *Forests* 9. <https://doi.org/10.3390/f9120763>
- Dick, C.W., Heuertz, M., 2008. The complex biogeographic history of a widespread tropical tree species. *Evolution* (N. Y.) 62, 2760–2774. <https://doi.org/10.1111/J.1558-5646.2008.00506.X>
- Edwards, D.P., Socolar, J.B., Mills, S.C., Burivalova, Z., Koh, L.P., Wilcove, D.S., 2019. Conservation of Tropical Forests in the Anthropocene. *Curr. Biol.* 29, R1008–R1020. <https://doi.org/10.1016/J.CUB.2019.08.026>
- Ferreira-Júnior, W.G., Schaefer, C.E.G.R., Cunha, C.N., Duarte, T.G., Chieregatto, L.C., Carmo, F.M.S., 2016. Flood regime and water table determines tree distribution in a forest-savanna gradient in the Brazilian Pantanal. *An. Acad. Bras. Cienc.* 88 Suppl 1, 719–731. <https://doi.org/10.1590/0001-3765201620150341>
- Fichtler, E., Worbes, M., 2012. Wood anatomical variables in tropical trees and their relation to site conditions and individual tree morphology. *IAWA J.* 33, 119–140. <https://doi.org/10.1163/22941932-90000084>
- Fisher, J.B., Perakalapudi, N.V., Turner, B.L., Schimel, D.S., Cusack, D.F., 2020. Competing effects of soil fertility and toxicity on tropical greening. *Sci. Rep.* 10, 6725. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-63589-1>
- Fonti, P., Jansen, S., 2012. Xylem plasticity in response to climate. *New Phytol.* 195, 734–736. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04252.x>
- Fonti, P., Von Arx, G., García-González, I., Eilmann, B., Sass-Klaassen, U., Gärtner, H., Eckstein, D., 2010. Studying global change through investigation of the plastic responses of xylem anatomy in tree rings. *New Phytol.* <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03030.x>
- Ford, C.R., Mitchell, R.J., Teskey, R.O., 2008. Water table depth affects productivity, water use, and the response to nitrogen addition in a savanna system. <https://doi.org/10.1139/X08-061>
- Gadermaier, J., Vospernik, S., Grabner, M., Wächter, E., Keßler, D., Kessler, M., Lehner, F., Klebinder, K., Katzensteiner, K., 2024. Soil water storage capacity and soil nutrients drive tree ring growth of six European tree species across a steep environmental gradient. *Forest Ecology and Management* 554, 121599. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.121599>

- Gaviria, J., Turner, B.L., Engelbrecht, B.M.J., 2017. Drivers of tree species distribution across a tropical rainfall gradient. *Ecosphere* 8, e01712. <https://doi.org/10.1002/ECS2.1712>
- Giller, P.S., 1996. The diversity of soil communities, the 'poor man's tropical rainforest.' *Biodivers. Conserv.* 1996 52 5, 135–168. <https://doi.org/10.1007/BF00055827>
- Gleason, S.M., Westoby, M., Jansen, S., Choat, B., Hacke, U.G., Pratt, R.B., Bhaskar, R., Brodribb, T.J., Bucci, S.J., Cao, K.-F., Cochard, H., Delzon, S., Domec, J.-C., Fan, Z.-X., Feild, T.S., Jacobsen, A.L., Johnson, D.M., Lens, F., Maherali, H., Martínez-Vilalta, J., Mayr, S., McCulloh, K.A., Mencuccini, M., Mitchell, P.J., Morris, H., Nardini, A., Pittermann, J., Plavcová, L., Schreiber, S.G., Sperry, J.S., Wright, I.J., Zanne, A.E., 2016. Weak tradeoff between xylem safety and xylem-specific hydraulic efficiency across the world's woody plant species. *New Phytol.* 209, 123–136. <https://doi.org/10.1111/nph.13646>
- Golley, F.B., 1986. Chemical plant-soil relationships in tropical forests. *J. Trop. Ecol.* 2, 219–229. <https://doi.org/10.1017/S0266467400000845>
- Graham, E.A., Mulkey, S.S., Kitajima, K., Phillips, N.G., Wright, S.J., 2003. Cloud cover limits net CO₂ uptake and growth of a rainforest tree during tropical rainy seasons. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 100, 572–576. <https://doi.org/10.1073/PNAS.0133045100>
- Granato-Souza, D., Barbosa, A.C.M.C., Chaves, H.F., 2019. Drivers of growth variability of *Hymenaea stigonocarpa*, a widely distributed tree species in the Brazilian Cerrado. *Dendrochronologia* 53, 73–81. <https://doi.org/10.1016/J.DENDRO.2018.12.001>
- Groenendijk, P., van der Sleen, P., Vlam, M., Bunyavejchewin, S., Bongers, F., Zuidema, P.A., 2015. No evidence for consistent long-term growth stimulation of 13 tropical tree species: Results from tree-ring analysis. *Glob. Chang. Biol.* 21, 3762–3776. <https://doi.org/10.1111/gcb.12955>
- Hacke, U.G., Sperry, J.S., 2001. Functional and ecological xylem anatomy. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 4, 97–115. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-15783-2>
- Hacke, U.G., Sperry, J.S., Pockman, W.T., Davis, S.D., McCulloh, K.A., 2001. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia* 126, 457–461. <https://doi.org/10.1007/s004420100628>
- Hacke, U.G., Sperry, J.S., Wheeler, J.K., Castro, L., 2006. Scaling of angiosperm xylem structure with safety and efficiency. *Tree Physiol.* 26, 689–701. <https://doi.org/10.1093/TREEPHYS/26.6.689>
- Hartemink, A.E., 2006. Assessing Soil Fertility Decline in the Tropics Using Soil Chemical Data. *Adv. Agron.* 89, 179–225. [https://doi.org/10.1016/S0065-2113\(05\)89004-2](https://doi.org/10.1016/S0065-2113(05)89004-2)
- Heineman, K.D., Turner, B.L., Dalling, J.W., 2016. Variation in wood nutrients along a tropical soil fertility gradient. *New Phytol.* 211, 440–454. <https://doi.org/10.1111/nph.13904>
- Hoeber, S., Leuschner, C., Köhler, L., Arias-Aguilar, D., Schuldt, B., 2014. The importance of hydraulic conductivity and wood density to growth performance in eight tree species from a tropical semi-dry climate. *For. Ecol. Manage.* 330, 126–136. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2014.06.039>
- Islam, M., Rahman, M., Bräuning, A., 2018. Long-Term Hydraulic Adjustment of Three Tropical Moist Forest Tree Species to Changing Climate. *Front. Plant Sci.* 9, 1761. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01761>
- Issartel, J., Coiffard, C., 2011. Extreme longevity in trees: Live slow, die old? *Oecologia* 165, 1–5. <https://doi.org/10.1007/S00442-010-1807-X/FIGURES/2>
- Janssen, T.A.J., 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 Environ.* 43, 965–980. <https://doi.org/10.1111/pce.13687>
- Johansen, D.A., 1940. *Plant Microtechnique*. McGraw-Hill Book Co. Inc.
- John, R., Dalling, J.W., Harms, K.E., Yavitt, J.B., Stallard, R.F., Mirabello, M., Hubbell, S.P., Valencia, R., Navarrete, H., Vallejo, M., Foster, R.B., 2007. Soil nutrients influence spatial distributions of tropical trees species. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 104, 864–869. <https://doi.org/10.1073/PNAS.0604666104>
- Kochian, L. V., Piñeros, M.A., Hoekenga, O.A., 2005. The Physiology, Genetics and Molecular Biology of Plant Aluminum Resistance and Toxicity. *Plant Soil* 205 2741 274, 175–195. <https://doi.org/10.1007/S11104-004-1158-7>
- Köppen, W., 1948. *Climatologia*. Fondo de Cultura Econômica, México.
- Kosugi, Y., Mitani, T., Itoh, M., Noguchi, S., Tani, M., Matsuo, N., Takanashi, S., Ohkubo, S., Nik, A.R., 2007. Spatial and temporal variation in soil respiration in a Southeast Asian tropical rainforest. *Agric. For. Meteorol.* 147, 35–47. <https://doi.org/10.1016/J.AGRFORMET.2007.06.005>
- Lacerda, A.E.B. de, Kanashiro, M., Sebbenn, A.M., 2008. Effects of Reduced Impact Logging on genetic diversity and spatial genetic structure of a *Hymenaea courbaril* population in the Brazilian Amazon Forest. *For. Ecol. Manage.* 255, 1034–1043. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2007.10.009>
- Laurance, W.F., Bierregaard, R.O., 1998. Tropical Forest Remnants: Ecology, Management, and Conservation of Fragmented Communities. *J. Wildl. Manage.* 79, 1084. <https://doi.org/10.2307/1383118>
- Leite, M.B., Xavier, R.O., Oliveira, P.T.S., Silva, F.K.G., Silva Matos, D.M., 2018. Groundwater depth as a constraint on the woody cover in a Neotropical Savanna. *Plant Soil* 426, 1–15. <https://doi.org/10.1007/S11104-018-3599-4/FIGURES/5>
- Lewis, S.L., Lloyd, J., Sitch, S., Mitchard, E.T.A., Laurance, W.F., 2009. Changing Ecology of Tropical Forests: Evidence and Drivers. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 40, 529–549. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173345>
- Li, X., Blackman, C.J., Choat, B., Duursma, R.A., Rymer, P.D., Medlyn, B.E., Tissue, D.T., 2018. Tree hydraulic traits are coordinated and strongly linked to climate-of-origin across a rainfall gradient. *Plant Cell Environ.* 41, 646–660. <https://doi.org/10.1111/pce.13129>
- Li, X., Xi, B., Wu, X., Choat, B., Feng, J., Jiang, M., Tissue, D., 2022. Unlocking Drought-Induced Tree Mortality: Physiological Mechanisms to Modeling. *Front Plant Sci* 13, 835921. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.835921>
- Lima, A.L.D.S., Zanella, F., Schiaviano, M.A., Haddad, C.R.B., 2006. N availability and mechanisms of N conservation in deciduous and semideciduous tropical forest legume trees. *Acta Bot. Brasilica* 20, 625–632. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062006000300012>
- Lima, J.R., Sampaio, E.V.D.S.B., Rodal, M.J.N., Araújo, F.S., 2011. Fisionomia e estrutura de uma floresta estacional decídua no planalto da Ibiapaba, Ceará, Brasil. *Rodriguesia* 62, 379–389. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201162212>
- Lira-Martins, D., Humphreys-Williams, E., Strekopytov, S., Ishida, F.Y., Quesada, C.A., Lloyd, J., 2019. Tropical tree branch-leaf nutrient scaling relationships vary with sampling location. *Front. Plant Sci.* 10. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00877>
- Lira-Martins, D., Nascimento, D.L., Abrahão, A., de Britto Costa, P., D'Angioli, A.M., Valézio, E., Rowland, L., Oliveira, R.S., 2022a. Soil properties and geomorphic processes influence vegetation composition, structure, and function in the Cerrado Domain. *Plant Soil* 476, 549–588. <https://doi.org/10.1007/S11104-022-05517-Y>

- Lira-Martins, D., Quesada, C.A., Strekopytov, S., Humphreys-Williams, E., Herault, B., Lloyd, J., 2022b. Wood Nutrient-Water-Density Linkages Are Influenced by Both Species and Environment. *Front. Plant Sci.* 0, 528. <https://doi.org/10.3389/FPLS.2022.778403>
- Lloyd, J., Domingues, T.F., Schrodte, F., Ishida, F.Y., Feldpausch, T.R., Saiz, G., Quesada, C.A., Schwarz, M., Torello-Raventos, M., Gilpin, M., Marimon, B.S., Marimon-Junior, B.H., Ratter, J.A., Grace, J., Nardoto, G.B., Veenendaal, E., Arroyo, L., Villarreal, D., Killeen, T.J., Steininger, M., Phillips, O.L., 2015. Edaphic, structural and physiological contrasts across Amazon Basin forest-savanna ecotones suggest a role for potassium as a key modulator of tropical woody vegetation structure and function. *Biogeosciences*. <https://doi.org/10.5194/bg-12-6529-2015>
- Locosselli, G.M., Brien, R.J.W., de Souza Leite, M., Gloor, M., Krottenhaler, S., de Oliveira, A.A., Barichivich, J., Anhu, D., Ceccantini, G., Schöngart, J., Buckeridge, M., 2020. Global tree-ring analysis reveals rapid decrease in tropical tree longevity with temperature. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 117, 33358–33364. https://doi.org/10.1073/PNAS.2003873117/SUPPL_FILE/PNAS.2003873117.SAPP.PDF
- Locosselli, G.M., Buckeridge, M.S., Moreira, M.Z., Ceccantini, G., 2013. A multi-proxy dendroecological analysis of two tropical species (*Hymenaea* spp., Leguminosae) growing in a vegetation mosaic. *Trees - Struct. Funct.* 27, 25–36. <https://doi.org/10.1007/s00468-012-0764-x>
- Locosselli, G.M., Buckeridge, M.S., Moreira, M.Z., Ceccantini, G., 2012. A multi-proxy dendroecological analysis of two tropical species (*Hymenaea* spp., Leguminosae) growing in a vegetation mosaic. *Trees - Struct. Funct.* 27, 25–36. <https://doi.org/10.1007/s00468-012-0764-x>
- Locosselli, G.M., Krottenhaler, S., Pitsch, P., Anhu, D., Ceccantini, G., 2019. Impact of temperature on the growth of a Neotropical tree species (*Hymenaea courbaril*, Fabaceae) at its southern distribution limit. *Int. J. Biometeorol.* 63, 1683–1692. <https://doi.org/10.1007/s00484-019-01786-y>
- Locosselli, G.M., Krottenhaler, S., Pitsch, P., Anhu, D., Ceccantini, G., 2017. Age and growth rate of congeneric tree species (*Hymenaea* spp. - Leguminosae) inhabiting different tropical biomes. *Erdkunde* 71, 45–57. <https://doi.org/10.3112/ERDKUNDE.2017.01.03>
- Loehle, C., 1988. Tree life history strategies: the role of defenses. *Can. J. For. Res.* 18, 209–222. <https://doi.org/10.1139/X88-032>
- López, L., Rodríguez-Catón, M., Villalba, R., 2019. Convergence in growth responses of tropical trees to climate driven by water stress. *Ecography (Cop.)*. 42, 1899–1912. <https://doi.org/10.1111/ecog.04296>
- Luostarinen, K., Hakkarainen, K., Kaksonen, H., 2017. Connection of growth and wood density with wood anatomy in downy birch grown in two different soil types. <https://doi.org/10.1080/02827581.2017.1293153> 32, 789–797. <https://doi.org/10.1080/02827581.2017.1293153>
- Maia, V.A., de Souza, C.R., dos Santos, R.M., 2019. Species tolerance degree to soil conditions shaping plant communities. *Folia Geobot.* 54, 199–210. <https://doi.org/10.1007/S12224-019-09341-8/FIGURES/6>
- Matos, M. de Q., Felfili, J.M., 2010. Florística, fitossociologia e diversidade da vegetação arbórea nas matas de galeria do Parque Nacional de Sete Cidades (PNSC), Piauí, Brasil. *Acta Bot. Brasilica* 24, 483–496. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062010000200019>
- Matsuo, T., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., van der Sande, M.T., Poorter, L., 2021. Forest

- structure drives changes in light heterogeneity during tropical secondary forest succession. *J. Ecol.* 109, 2871–2884. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13680>
- Miles, L., Newton, A.C., DeFries, R.S., Ravilious, C., May, I., Blyth, S., Kapos, V., Gordon, J.E., 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *J. Biogeogr.* 33, 491–505. <https://doi.org/10.1111/J.1365-2699.2005.01424.X>
- Moro, M.F., Macedo, M.B., Moura-Fé, M.M. de, Castro, A.S.F., Costa, R.C. da, 2015. Vegetação, unidades fitoecológicas e diversidade paisagística do estado do Ceará. *Rodriguésia* 66, 717–743. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201566305>
- Oliveira, P.S., Marquis, R.J. (Eds.), 2002. Relation of Soils and Geomorphic Surfaces in the Brazilian Cerrado, in: *The Cerrados of Brazil*. Columbia University Press, pp. 13–32.
- Paredes-Villanueva, K., López, L., Navarro Cerrillo, R.M., 2016. Regional chronologies of *Cedrela fissilis* and *Cedrela angustifolia* in three forest types and their relation to climate. *Trees - Struct. Funct.* <https://doi.org/10.1007/s00468-016-1391-8>
- Pereira, L., V. Tambarussi, E., O. Biliati, M., Martins, K., Y. Kageyama, P., M. Sebbenn, A., 2020. Inbreeding depression from selfing and mating among relatives of *Hymenaea courbaril* L. *For. Ecol. Manage.* 475, 118414. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118414>
- Peters, R.L., Groenendijk, P., Vlam, M., Zuidema, P.A., 2015. Detecting long-term growth trends using tree rings: A critical evaluation of methods. *Glob. Chang. Biol.* 21, 2040–2054. <https://doi.org/10.1111/gcb.12826>
- Pinto, V.D., Badia, C.C.V., Soares, G.R., de Sousa, H.C., Cornelissen, T., Ribeiro, S.P., 2021. How do soil resources affect herbivory in tropical plants along environmental gradients? A test using contrasting congeneric species. *Plant Ecol.* 222, 1281–1295. <https://doi.org/10.1007/S11258-021-01177-7/FIGURES/6>
- Portillo-Quintero, C.A., Sánchez-Azofeifa, G.A., 2010. Extent and conservation of tropical dry forests in the Americas. *Biol. Conserv.* 143, 144–155. <https://doi.org/10.1016/J.BIOCON.2009.09.020>
- Quesada, C.A., Lloyd, J., Schwarz, M., Patiño, S., Baker, T.R., Czimczik, C., Fyllas, N.M., Martinelli, L., Nardoto, G.B., Schmerler, J., Santos, A.J.B., Hodnett, M.G., Herrera, R., Luizão, F.J., Arneeth, A., Lloyd, G., Dezzio, N., Hilke, I., Kuhlmann, I., Raessler, M., Brand, W.A., Geilmann, H., Filho, J.O.M., Carvalho, F.P., Filho, R.N.A., Chaves, J.E., Cruz, O.F., Pimentel, T.P., Paiva, R., 2010. Variations in chemical and physical properties of Amazon forest soils in relation to their genesis. *Biogeosciences*. <https://doi.org/10.5194/bg-7-1515-2010>
- Quesada, C.A., Phillips, O.L., Schwarz, M., Czimczik, C.I., Baker, T.R., Patiño, S., Fyllas, N.M., Hodnett, M.G., Herrera, R., Almeida, S., Alvarez Dávila, E., Arneeth, A., Arroyo, L., Chao, K.J., Dezzio, N., Erwin, T., Di Fiore, A., Higuchi, N., Honorio Coronado, E., Jimenez, E.M., Killeen, T., Lezama, A.T., Lloyd, G., López-González, G., Luizão, F.J., Malhi, Y., Monteagudo, A., Neill, D.A., Núñez Vargas, P., Paiva, R., Peacock, J., Peñuela, M.C., Peña Cruz, A., Pitman, N., Priante Filho, N., Prieto, A., Ramírez, H., Rudas, A., Salomão, R., Santos, A.J.B., Schmerler, J., Silva, N., Silveira, M., Vásquez, R., Vieira, I., Terborgh, J., Lloyd, J., 2012. Basin-wide variations in Amazon forest structure and function are mediated by both soils and climate. *Biogeosciences*. <https://doi.org/10.5194/bg-9-2203-2012>
- Quintilhan, M.T., Santini, L., Ortega Rodriguez, D.R., Guillemot, J., Cesilio, G.H.M., Chambi-Lagoas, R., Nouvellon, Y., Tomazello-Filho, M., 2021. Growth-ring boundaries of tropical tree species: aiding delimitation by long histological sections and wood density profiles. *Dendrochronologia* 125878. <https://doi.org/10.1016/J.DENDRO.2021.125878>

- Rahman, M., Islam, M., Gebrekirstos, A., Bräuning, A., 2019. Trends in tree growth and intrinsic water-use efficiency in the tropics under elevated - CO₂ and climate change. *Trees* 33, 623–640. <https://doi.org/10.1007/s00468-019-01836-3>
- Ribeiro-Silva, S., Medeiros, M.B. de, Gomes, B.M., Seixas, E.N.C., Silva, M.A.P. da, 2012. Angiosperms from the Araripe National Forest, Ceará, Brazil. *Check List* 8, 744–751. <https://doi.org/10.15560/8.4.744>
- Rossatto, D.R., Hoffmann, W.A., Franco, A.C., 2009. Differences in growth patterns between co-occurring forest and savanna trees affect the forest–savanna boundary. *Funct. Ecol.* 23, 689–698. <https://doi.org/10.1111/J.1365-2435.2009.01568.X>
- Rungwattana, K., Hietz, P., 2018. Radial variation of wood functional traits reflect size-related adaptations of tree mechanics and hydraulics. *Funct. Ecol.* 32, 260–272. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12970>
- Sachetti Jr., W.L., 2021. Diferenças em taxas de crescimento de jatobá (*Hymenaea courbaril* – Fabaceae) em duas fitofisionomias contrastantes: Mata Úmida e Cerrado (MSc). UNICAMP, Campinas – SP.
- Schneider, C.A., Rasband, W.S., Eliceiri, K.W., 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods* 9, 671–675. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2089>
- Schrire, B., Lavin, M., Lewis, G., Friss, I., Balslev, H., 2005. Global distribution patterns of the Leguminosae: insights from recent phylogenies. | Semantic Scholar.
- Schwartz, G., 2018. Jatoba— *Hymenaea courbaril*, in: *Exotic Fruits*. Elsevier, pp. 257–261. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-803138-4.00033-2>
- Schwartz, G., Lopes, J.C., Kanashiro, M., Mohren, G.M., Peña-Claros, M., 2014. Disturbance Level Determines the Regeneration of Commercial Tree Species in the Eastern Amazon. *Biotropica* 46, 148–156. <https://doi.org/10.1111/BTP.12096>
- Schweingruber, F.H., 2012. Tree rings : basics and applications of dendrochronology.
- Schweingruber, F.H., 2007. Wood structure and environment. Springer.
- Signori-Müller, C., Oliveira, R.S., Barros, F. de V., Tavares, J.V., Gilpin, M., Diniz, F.C., Zevallos, M.J.M., Yupayccana, C.A.S., Acosta, M., Bacca, J., Chino, R.S.C., Cuellar, G.M.A., Cumapa, E.R.M., Martinez, F., Mullisaca, F.M.P., Nina, A., Sanchez, J.M.B., da Silva, L.F., Tello, L., Tintaya, J.S., Ugarteche, M.T.M., Baker, T.R., Bittencourt, P.R.L., Borma, L.S., Brum, M., Castro, W., Coronado, E.N.H., Cosio, E.G., Feldpausch, T.R., Fonseca, L. d’Agosto M., Gloor, E., Llampazo, G.F., Malhi, Y., Mendoza, A.M., Moscoso, V.C., Araujo-Murakami, A., Phillips, O.L., Salinas, N., Silveira, M., Talbot, J., Vasquez, R., Mencuccini, M., Galbraith, D., 2021. Non-structural carbohydrates mediate seasonal water stress across Amazon forests. *Nat. Commun.* 12, 1–10. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-22378-8>
- Silveira, A.P., de Menezes, B.S., Bezerra Loiola, M.I., Lima-Verde, L.W., e Zanina, D.N., de Carvalho, E.C.D., de Souza, B.C., da Costa, R.C., Mantovani, W., de Menezes, M.O.T., Araújo Flores, L.M., Barboza Nogueira, F.C., Matias, L.Q., Barbosa, L.S., Gomes, F.M., Cordeiro, L.S., da Silva Sampaio, V., Peixoto Batista, M.E., Soares Neto, R.L., da Silva, M.A.P., Campos, N.B., de Oliveira, A.A., de Araujo, F.S., 2020a. Flora and annual distribution of flowers and fruits in the ubajara national park, Ceara, Brazil. *Floresta e Ambient.* 27. <https://doi.org/10.1590/2179-8087.005819>
- Silveira, A.P., Menezes, B.S. de, Loiola, M.I.B., Lima-Verde, L.W., Zanina, D.N. e, Carvalho, E.C.D. de, Souza, B.C. de, Costa, R.C. da, Mantovani, W., Menezes, M.O.T. de, Flores, L.M.A., Nogueira, F.C.B., Matias, L.Q., Barbosa, L.S., Gomes, F.M., Cordeiro, L.S.,

- Sampaio, V. da S., Batista, M.E.P., Soares Neto, R.L., Silva, M.A.P. da, Campos, N.B., Oliveira, A.A. de, Araujo, F.S. de, 2020b. Flora and Annual Distribution of Flowers and Fruits in the Ubajara National Park, Ceará, Brazil. *Floresta e Ambient.* 27, e20190058. <https://doi.org/10.1590/2179-8087.005819>
- Soong, J.L., Janssens, I.A., Grau, O., Margalef, O., Stahl, C., Van Langenhove, L., Urbina, I., Chave, J., Dourdain, A., Ferry, B., Freycon, V., Herault, B., Sardans, J., Peñuelas, J., Verbruggen, E., 2020. Soil properties explain tree growth and mortality, but not biomass, across phosphorus-depleted tropical forests. *Sci. Rep.* 10. <https://doi.org/10.1038/S41598-020-58913-8>
- Souza, P.F., Santana, R.C., Fernandes, J.S.C., Oliveira, L.F.R., Machado, E.L.M., Nery, M.C., Oliveira, M.L.R., 2015. Germinação e crescimento inicial entre matrizes de duas espécies do gênero *Hymenaea*. *Floresta e Ambient.* 22, 532–540. <https://doi.org/10.1590/2179-8087.067613>
- Souza Rocha, A.F., Vitorino, L.C., Bessa, L.A., Costa, R.R.G.F., da Silva Brasil, M., Souchie, E.L., 2020. Soil parameters affect the functional diversity of the symbiotic microbiota of *Hymenaea courbaril* L., a Neotropical fruit tree. *Rhizosphere* 16, 100237. <https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2020.100237>
- Spannl, S., Homeier, J., Bräuning, A., 2016. Nutrient-induced modifications of wood anatomical traits of *alchornea lojaensis* (Euphorbiaceae). *Front. Earth Sci.* 4, 1–13. <https://doi.org/10.3389/feart.2016.00050>
- Stephenson, N.L., Van Mantgem, P.J., 2005. Forest turnover rates follow global and regional patterns of productivity. *Ecol. Lett.* 8, 524–531. <https://doi.org/10.1111/J.1461-0248.2005.00746.X>
- Thorntwaite, C.W., Mather, J.R., 1995. The water balance, Laboratory. ed. Centerton.
- Tiago, P.V., Rossi, A.A.B., Carpejani, A.A., Tiago, A.V., da Rocha, V.D., Fernandes, J.M., da Silva, I.V., 2018. Genetic diversity and population structure of jatobá: A species with economic potential for the amazon region. *Cienc. Florest.* 28, 515–524. <https://doi.org/10.5902/1980509832033>
- Tomazello Filho, M., Brazolin, S., Chagas, M.P., Oliveira, J.T.S., Ballarin, A.W., Benjamin, C.A., 2008. Application of X-ray technique in nondestructive evaluation of eucalypt wood. *Maderas. Cienc. y Tecnol.* 10, 139–149. <https://doi.org/10.4067/S0718-221X2008000200006>
- Tyree, M.T., Zimmermann, M.H., 2002. Xylem Structure and the Ascent of Sap, Springer Series in Wood Science. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg. <https://doi.org/10.1007/978-3-662-04931-0>
- van Breugel, M., van Breugel, P., Jansen, P.A., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., 2012. The relative importance of above- versus belowground competition for tree growth during early succession of a tropical moist forest. *Plant Ecol.* 213, 25–34. <https://doi.org/10.1007/S11258-011-0003-3/FIGURES/2>
- van der Sleen, P., Groenendijk, P., Vlam, M., Anten, N.P.R., Boom, A., Bongers, F., Pons, T.L., Terburg, G., Zuidema, P.A., 2015. No growth stimulation of tropical trees by 150 years of CO₂ fertilization but water-use efficiency increased. *Nat. Geosci.* 8, 24–28. <https://doi.org/10.1038/ngeo2313>
- van der Sleen, P., Groenendijk, P., Vlam, M., Anten, N.P.R., Boom, A., Bongers, F., Pons, T.L., Terburg, G., Zuidema, P.A., 2014. No growth stimulation of tropical trees by 150 years of CO₂ fertilization but water-use efficiency increased. *Nat. Geosci.* 8, 24–28.

- <https://doi.org/10.1038/ngeo2313>
- van Raij, B., Andrade, J.C., Cantarella, H., Quaggio, J.A., 2001. Análise química para avaliação da fertilidade de solos tropicais.
- Venegas-González, A., Roig, F.A., Lisi, C.S., Junior, A.A., Alvares, C.A., Tomazello-Filho, M., 2018. Drought and climate change incidence on hospot Cedrela forests from the Mata Atlântica biome in southeastern Brazil. *Glob. Ecol. Conserv.* 15, e00408. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2018.e00408>
- Venegas-González, A., von Arx, G., Chagas, M.P., Filho, M.T., 2015. Plasticity in xylem anatomical traits of two tropical species in response to intra-seasonal climate variability. *Trees - Struct. Funct.* 29, 423–435. <https://doi.org/10.1007/s00468-014-1121-z>
- Venturas, M., Sperry, J., Hacke, U., 2017. Plant xylem hydraulics: What we understand, current research, and future challenges. *j* 59. <https://doi.org/10.1111/jipb.12534>
- Vitousek, P.M., Sanford, R.L., 1986. Nutrient cycling in moist tropical forest. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* <https://doi.org/10.1146/annurev.es.17.110186.001033>
- Wantzen, K.M., Yule, C.M., Mathooko, J.M., Pringle, C.M., 2008. Organic Matter Processing in Tropical Streams. *Trop. Stream Ecol.* 43–64. <https://doi.org/10.1016/B978-012088449-0.50005-4>
- Wheeler, E.A., Baas, P., Gasson, P.E., 1989. IAWA list of microscopic features for hardwood identification 221–332.
- Wimmer, R., 2002. Wood anatomical features in tree-rings as indicators of environmental change. *Dendrochronologia* 20, 21–36. <https://doi.org/10.1078/1125-7865-00005>
- Worbes, M., Fichtler, E., 2011. Wood Anatomy and Tree-Ring Structure and Their Importance for Tropical Dendrochronology. https://doi.org/10.1007/978-90-481-8725-6_17
- Wright, S.J., Yavitt, J.B., Wurzbarger, N., Turner, B.I., Tanner, E.V.J., Sayer, E.J., Santiago, L.S., Kaspari, M., Hedin, L.O., Harms, K.E., Garcia, M.N., Corre, M.D., 2011. Potassium, phosphorus, or nitrogen limit root allocation, tree growth, or litter production in a lowland tropical forest. *Ecology*. <https://doi.org/10.1890/10-1558.1>
- Xavier, R. de O., Leite, M.B., Dexter, K., Matos, D.M. da S., 2019. Differential effects of soil waterlogging on herbaceous and woody plant communities in a Neotropical savanna. *Oecologia* 190, 471–483. <https://doi.org/10.1007/S00442-019-04423-Y/FIGURES/3>
- Zhang, J., Cheng, K., Zang, R., Ding, Y., 2014. Environmental filtering of species with different functional traits into plant assemblages across a tropical coniferous-broadleaved forest ecotone. *Plant Soil* 380, 361–374. <https://doi.org/10.1007/S11104-014-2088-7>
- Zhang, Y., Chen, H.Y.H., 2015. Individual size inequality links forest diversity and above-ground biomass. *J. Ecol.* 103, 1245–1252. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12425>
- Zhang, Y.J., Meinzer, F.C., Hao, G.Y., Scholz, F.G., Bucci, S.J., Takahashi, F.S.C., Villalobos-Vega, R., Giraldo, J.P., Cao, K.F., Hoffmann, W.A., Goldstein, G., 2009. Size-dependent mortality in a Neotropical savanna tree: the role of height-related adjustments in hydraulic architecture and carbon allocation. *Plant. Cell Environ.* 32, 1456–1466. <https://doi.org/10.1111/J.1365-3040.2009.02012.X>
- Zheng, J., Martínez-Cabrera, H.I., 2013. Wood anatomical correlates with theoretical conductivity and wood density across China: Evolutionary evidence of the functional differentiation of axial and radial parenchyma. *Ann. Bot.* 112, 927–935. <https://doi.org/10.1093/aob/mct153>
- Zuidema, P.A., Babst, F., Groenendijk, P., Trouet, V., Abiyu, A., Acuña-Soto, R., Adenesky-Filho, E., Alfaro-Sánchez, R., Aragão, J.R.V., Assis-Pereira, G., Bai, X., Barbosa, A.C.,

- Battipaglia, G., Beeckman, H., Botosso, P.C., Bradley, T., Bräuning, A., Brien, R., Buckley, B.M., Camarero, J.J., Carvalho, A., Ceccantini, G., Centeno-Erguera, L.R., Cerano-Paredes, J., Chávez-Durán, Á.A., Cintra, B.B.L., Cleaveland, M.K., Couralet, C., D'Arrigo, R., del Valle, J.I., Dünisch, O., Enquist, B.J., Esemann-Quadros, K., Eshetu, Z., Fan, Z.X., Ferrero, M.E., Fichtler, E., Fontana, C., Francisco, K.S., Gebrekirstos, A., Gloor, E., Granato-Souza, D., Haneca, K., Harley, G.L., Heinrich, I., Helle, G., Inga, J.G., Islam, M., Jiang, Y. mei, Kaib, M., Khamisi, Z.H., Koprowski, M., Kruijt, B., Layme, E., Leemans, R., Leffler, A.J., Lisi, C.S., Loader, N.J., Locosselli, G.M., Lopez, L., López-Hernández, M.I., Lousada, J.L.P.C., Mendiavelso, H.A., Mokria, M., Montóia, V.R., Moors, E., Nabais, C., Ngoma, J., Nogueira Júnior, F. de C., Oliveira, J.M., Olmedo, G.M., Pagotto, M.A., Panthi, S., Pérez-De-Lis, G., Pucha-Cofrep, D., Pumijumnong, N., Rahman, M., Ramirez, J.A., Requena-Rojas, E.J., Ribeiro, A. de S., Robertson, I., Roig, F.A., Rubio-Camacho, E.A., Sass-Klaassen, U., Schöngart, J., Sheppard, P.R., Slotta, F., Speer, J.H., Therrell, M.D., Toirambe, B., Tomazello-Filho, M., Torbenson, M.C.A., Touchan, R., Venegas-González, A., Villalba, R., Villanueva-Díaz, J., Vinya, R., Vlam, M., Wils, T., Zhou, Z.K., 2022. Tropical tree growth driven by dry-season climate variability. *Nat. Geosci.* 15, 269–276. <https://doi.org/10.1038/s41561-022-00911-8>
- Zuidema, P.A., Baker, P.J., Groenendijk, P., Schippers, P., van der Sleen, P., Vlam, M., Sterck, F., 2013. Tropical forests and global change: filling knowledge gaps. *Trends Plant Sci.* 18, 413–419. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2013.05.00>

CAPÍTULO 2 – Artigo original

Gradientes extremos do solo afetam a composição de nutrientes dos ramos sem alterar a estrutura hidráulica do xilema de árvores perenifólias na borda sul da Amazônia

Normas do periódico: *New Phytologist*

Gradientes extremos do solo afetam a composição de nutrientes dos ramos sem alterar a estrutura hidráulica do xilema de árvores perenifólias na borda sul da Amazônia

Manolo Trindade Quintilhan¹, Raiane Gonçalves Beu²; José Roberto V. Aragão³; Demétrius Lira-Martins¹; Augusto César Franco²; David Galbraith⁴; Beatriz Schwantes Marimon⁵; Cláudio Lisi⁶; Peter Stoltenborg Groenendijk¹

¹Universidade Estadual de Campinas, manolo_trindade@yahoo.com.br;

²Universidade de Brasília; ³Universidade Federal do Ceará; ⁴University of Leeds; ⁵Universidade Estadual de Mato Grosso; ⁶Universidade Federal de Sergipe.

RESUMO

A Amazônia por ser a maior floresta tropical do mundo é um dos principais sistemas terrestres que regulam o clima e os ciclos biogeoquímicos globais. Enquanto diversos trabalhos avaliaram o impacto do clima no funcionamento, produtividade e mortalidade arbórea, poucos foram os trabalhos que avaliaram as propriedades físicas e químicas do solo para analisar atributos funcionais da madeira de árvores amazônicas. Nosso estudo apresenta como a composição física e química dos solos influencia os atributos funcionais de espécies perenifólias na Amazônia. Analisando a interação entre teor de areia, nutrientes do solo e atributos das árvores, observamos que um maior teor de areia não apresentou relação com a formação de um sistema hidráulico mais seguro no xilema, potencialmente devido ao maior status nutricional desses solos. Constatamos alta variabilidade nutricional, tanto nos solos quanto nas folhas e na madeira, com a mobilidade dos nutrientes possivelmente desempenhando um papel importante na sua alocação entre os órgãos. Descobrimos que solos ricos em cálcio, um nutriente menos móvel, aumentam significativamente sua concentração apenas nas folhas, enquanto o potássio, mais móvel, não mostrou correlação entre sua concentração no solo e nos órgãos da planta. O fósforo, de mobilidade intermediária, emergiu como elemento central, sendo o único nutriente a mostrar um escalonamento positivo entre solos e madeira e apresentando relações significativas em todos os modelos analisados. Além disso, a composição química entre órgãos escalonou positivamente para cálcio, magnésio, potássio e fósforo, mas não para nitrogênio e enxofre. Não foram observadas relações significativas entre a densidade da madeira e o teor de nutrientes das folhas e da madeira. Nossos resultados destacam a importância de analisar detalhadamente a composição dos solos e sua microbiota, os nutrientes vegetais e suas estratégias de absorção, uso e alocação nos tecidos. Estes achados são fundamentais para o entendimento da forma como as árvores estruturam sua madeira e regulam seu balanço nutricional em função dos solos, além de informar sobre áreas de maior potencial agrícola e vulnerabilidade climática.

Palavras-chave: nutrientes folhas; nutrientes madeira, anatomia dos vasos, florestas tropicais

INTRODUÇÃO

A Amazônia por ser a maior floresta tropical contínua do mundo é um dos principais componentes na regulação do clima global (Covey et al., 2021). O aumento da temperatura e de anomalias climáticas, como secas cada vez mais intensas e frequentes têm afetado drasticamente o funcionamento desse bioma, alterando seu papel nos ciclos biogeoquímicos globais (“Amazon Assessment Report 2021,” 2021; Flores et al., 2024; Masson-Delmotte et al., 2021). Assim, entender quais são os principais componentes que afetam o funcionamento e a produtividade desse ecossistema podem elucidar quais medidas de manejo e conservação podem ser efetivamente realizadas (Edwards et al., 2019). Enquanto diversos estudos têm avaliado o efeito do clima sobre a produção de biomassa e a mortalidade de árvores devido à seca por meio de atributos funcionais de folhas e madeira (Aleixo et al., 2019; Signori-Müller et al., 2021; Tavares et al., 2023) um número reduzido investigou como as propriedades do solo afetam esses parâmetros (Fyllas et al., 2009a; Lira-Martins et al., 2019; Patiño et al., 2012). Parte dessa limitação ocorre pela dificuldade em se avaliar o efeito do solo de forma isolada em condições naturais, visto que comumente há covariação entre solo-clima, por exemplo, locais com maior precipitação comumente apresentam menor status nutricional dos solos devido ao processo de lixiviação (Quesada et al., 2010).

Solos amazônicos por apresentarem ampla diversidade na sua composição física e nutricional (Quesada et al., 2010), modulam a relação planta-água (Lira-Martins et al., 2015). A textura do solo, por exemplo – relativa à composição de areia, silte e argila – determina a capacidade do solo de reter água e, por consequência, afeta a disponibilidade de água para a vegetação (Lavergne et al., 2020). Em condições de maior, ou menor disponibilidade hídrica, espera-se que os ajustes funcionais das plantas ocorram principalmente no seu sistema hidráulico, gerando mudanças tanto na densidade da madeira, como no tamanho e arquitetura dos seus vasos (Hacke and Sperry, 2001). Solos arenosos comumente estão associados com plantas que apresentam atributos de vasos de maior segurança hidráulica, como vasos de tamanho reduzido, solitários e de maior frequência, comumente resultando em aumento da densidade da madeira e reduzindo os riscos de cavitação e embolia e mortalidade associada à seca (Camarero et al., 2023; Costa et al., 2022; Kannenberg et al., 2019). Como diferentes parâmetros de solos

afetam atributos funcionais, no entanto, ainda são escassos, especialmente nos trópicos onde há ampla heterogeneidade ambiental e taxonômica (Heineman et al., 2016).

A disponibilidade de um ou mais nutrientes, como fósforo (P), potássio (K), cálcio (Ca) e magnésio (Mg) podem limitar desde o crescimento das árvores (Aoyagi et al., 2022) à distribuição de espécies e sua composição nutricional (Heineman et al., 2016; Lira-Martins et al., 2019). A investigação de como variações na disponibilidade de nutrientes no solo – gradientes ambientais – afetam atributos nutricionais de plantas permitem acessar a dinâmica de nutrientes de sistemas florestais em múltiplas escalas. Ao mesmo tempo em que a composição de nutrientes de uma floresta modula os ciclos biogeoquímicos locais e regionais (Covey et al., 2021; Dick and Heuertz, 2008; Jobbágy and Jackson, 2004), o teor de nutrientes contidos nas folhas e na madeira fornecem informações fisiológicas dos indivíduos, e sua capacidade de resistirem à estresses abióticos e anomalias climáticas. Por exemplo, o trabalho de Heineman et al. (2016), onde avaliaram a composição nutricional das folhas e da madeira ao longo de 10 florestas e 106 espécies em um gradiente de status nutricional dos solos no Panamá. Nele, encontraram ampla variação na composição de nutrientes entre espécies (e.g., de até 30x para Ca, K, Mg e P na madeira) e maior teor de nutrientes no solo resultando em maior teor de nutrientes na madeira. Lira-Martins et al (2019), por sua vez, observaram um escalonamento entre maior teor de K e Mg folhas-madeira dentro de parcelas avaliadas na Amazônia e Austrália, com diferenças absolutas (intercepto) entre as localidades. Assim, há ampla variação no de uso e alocação de nutrientes entre espécies e florestas (Heineman et al., 2016) e poucos foram os trabalhos que avaliaram a relação dos solos com os atributos de ramos (folhas-madeira) de espécies amazônicas (Lira-Martins et al., 2019; Patiño et al., 2012).

As espécies por apresentarem diferentes estratégias de alocação de nutrientes, variam de múltiplas formas a dinâmica biogeoquímica florestal (Heineman et al., 2016; Jobbágy and Jackson, 2004; Lira-Martins et al., 2019). Enquanto algumas espécies alocam maior teor de nutrientes em folhas perenes, outras desenvolveram mecanismos de reabsorção de nutrientes (especialmente P e cátions de menor massa molar) durante a perda das folhas (estratégia fenológica) (Aerts, 1996; Reed et al., 2012; Wood et al., 2011). Maior teor de Ca nas folhas, por exemplo, melhora a regulação da abertura e fechamento dos estômatos (Wang et al., 2012), por consequência, tanto a fotossíntese, como a eficiência do uso da água são afetados (Tenhunen et

al., 1990). Outras espécies, por sua vez, desenvolveram diferentes associações com microorganismos do solo, como fungos micorrízicos arbusculares, à fim de expandir e diversificar os mecanismos de detecção, absorção e alocação de nutrientes (principalmente P) na rizosfera (Lambers, 2022; Lambers et al., 2006; Okiobé et al., 2015). Além disso, essas variações frequentemente estão associadas com os parâmetros de história de vida das plantas, onde menor densidade da madeira, comumente encontra-se associada com estratégias aquisitivas, como vasos condutores de maior calibre e maior alocação e uso de nutrientes nas folhas e nos ramos, resultando em aumento do crescimento (Camarero et al., 2023). No entanto, é um desafio realizar a avaliação criteriosa de como espécies variam atributos funcionais em amplos gradientes de status nutricional dos solos, visto que os parâmetros edáficos, são justamente um dos principais fatores que determinam a composição das espécies (Quesada et al., 2010).

Trabalhos como o de Lira-Martins et al. (2019) Heineman et al. (2016) e Patiño et al. (2012) trouxeram importantes avanços sobre como atributos funcionais variam em função de parâmetros de solo e história de vida de árvores tropicais. Os estudos mencionados, no entanto, apresentam limitações principalmente quanto ao delineamento amostral, pois as variações do status nutricional dos solos sempre covariaram com um ou mais destes fatores: topografia, clima e/ou táxon (fenologia), limitando a avaliação rigorosa do efeito dos solos sobre os atributos funcionais. Ao avaliar espécies pareadas – de mesma fenologia – em condições de variações extremas de nutrientes do solo é possível verificar e abordar de forma robusta padrões esperados, como:

- i) A textura do solo (capacidade de retenção de água) está associada com atributos de vasos (condutância hídrica)?
- ii) O aumento de quais nutrientes no solo resultam em maior teor de nutrientes nos órgãos das árvores (folhas-madeira)?
- iii) Há escalonamento de nutrientes entre órgãos (e.g., maior teor de Ca foliar associado a maior teor de Ca na madeira)?
- iv) Há relação entre o teor de nutrientes nos órgãos das plantas e parâmetros de história de vida (densidade da madeira)?

Para o presente estudo, realizamos um delineamento sem precedentes, onde ao longo de duas florestas próximas (500 m), mas de alta variabilidade do status nutricional dos solos,

avaliamos os atributos funcionais: de vasos e nutricionais (folhas e madeira de ramos) de 7 espécies arbóreas pareadas e perenifólias. Nossa abordagem constitui dados de solos a nível de indivíduo ao longo de áreas de latossolo e terra preta de índio na borda sul da Amazônia, abrangendo um gradiente com extremas variações de somas de bases dos solos (Ca^{2+} , Mg^{2+} e K^{+}) de mais de 3500%, comparável ao observado ao longo da Bacia Amazônia (Quesada et al., 2010). Nesse contexto, hipotetizamos:

- i) Maior teor de areia total do solo resultará em atributos de maior segurança hidráulica, como maior densidade da madeira e vasos de menor calibre, contudo, mais frequentes e solitários;
- ii) Maior teor de nutrientes no solo resultará em maior teor de nutrientes (pareados) nas folhas e na madeira;
- iii) Maior teor de nutrientes nas folhas está associado a maior teor de nutrientes na madeira (escalonamento);
- iv) Menor densidade da madeira (estratégia aquisitiva) estará associada ao aumento do teor de nutrientes nas folhas (N, P, K e Mg) e na madeira (P e K) das espécies.
 - a. Espécies mais aquisitivas, com menor densidade da madeira, possuem maior concentração de nutrientes tanto na madeira como na folha.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

Realizamos o estudo na região de transição Amazônia-Cerrado (TAC), no município de Gaúcha do Norte–MT, Brasil (13°10'S e 53°15'O). O clima da região é classificado como Aw, de acordo com a classificação de Köppen, caracterizado por um período seco entre maio e outubro e um período chuvoso entre novembro e abril (Alvares et al., 2013). A temperatura média anual é de aproximadamente 26 °C, e a precipitação média é de 1508 mm por ano (Ivanauskas et al., 2008).

As florestas avaliadas estão localizadas em um fragmento florestal de 2,3 km², conectado a fragmentos maiores, na reserva legal da Fazenda Maracaju, cerca de 20 km a noroeste da cidade de Gaúcha do Norte e 10 km ao sul do Território Indígena do Xingu. A região se encontra

em uma área relativamente plana a 400 m acima do nível do mar. Os solos predominantes na região são Latossolos (LaS) de textura média a arenosa, ácidos, com baixa fertilidade e alto teor de alumínio e ferro (Ivanauskas et al. 2008). Entretanto, a região também conta com áreas de solos antropogênicos, denominados de Terra Preta de Índio (TPI) distribuídos em manchas locais com delimitação difusa, com textura média a arenosa, Ph próximo de 5,5 e alta fertilidade (principalmente maiores concentrações de N, P, K, Ca, Mg e Zn) quando comparados com solos adjacentes (Costa and Kern, 1999; Falcao et al., 2009; Lehmann et al., 2003; Sombroek, 1966). Estudamos árvores perenifólias em duas parcelas de monitoramento que se encontram em ambos tipos de solo, mas ~750m de distância uma da outra. Devido à grande heterogeneidade nos solos, coletamos uma amostra de solo por indivíduo. Desta forma conseguimos avaliar os efeitos da variabilidade do solo na anatomia e atributos funcionais das plantas, mas controlando para clima, topografia e fenologia.

Espécies

Demarcamos duas parcelas de 1 há correspondentes a cada tipo de solo (LaS e TPI), onde todas as árvores foram identificadas e sua altura e diâmetro na altura do peito (1,30 m) foram mensurados. O material vegetal coletado é referente as sete principais espécies perenifólias que coocorrem em ambos sítios: *Amaioua guianensis* Aubl. [Rubiaceae], *Chaetocarpus echinocarpus* (Baill.) Ducke. [Peraceae], *Myrciaria floribunda* (H.West ex Willd.) [Myrtaceae], *Ocotea velloziana* (Meisn.) Mez [Lauraceae], *Protium pilosissimum* Engl. [Burseraceae], *Sacoglottis guianensis* Benth. [Humiriaceae] e *Xylopia mazônica* [Annonaceae]. De cada espécie selecionamos árvores de dossel com diâmetros semelhantes entre sítios e amostramos de 2-4 indivíduos por espécie/sítio. De cada árvore, com o auxílio de um escalador, selecionamos 3 ramos com o máximo de exposição solar possível.

Solos

Para avaliação das propriedades do solo, coletamos 40 amostras de solo por tratamento (LaS e TPI), totalizando 80 amostras analisadas. As amostras de 0-30 cm de profundidade foram coletadas com um trado manual em 6 pontos diferentes em torno de 1 m da árvore referência

(pelo menos 1 amostra por réplica/espécie/tratamento) – sendo homogeneizadas *a posteriori*. Na sequência, as amostras foram enviadas ao Laboratório de Solos da Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, ESALQ/USP, sendo a metodologia de análise aplicada, conforme van Raij et al. (2001). Avaliamos um total de 16 variáveis químicas, onde as que covariaram foram filtradas, resultando em: Ph, fósforo extraído em resina (P res), cálcio (Ca), potássio (K), soma de bases (SB), matéria orgânica (MO), capacidade de troca catiônica (CTC) e saturação por alumínio (m%). Determinou-se 5 variáveis físicas para cada amostra, onde utilizamos as frações de areia total, silte e argila.

Anatomia da madeira

Para análise da anatomia da madeira selecionamos 1 ramo por indivíduo, o que apresentava as melhores características estruturais (e.g., sem fissuras e boa qualidade fitossanitária). Os ramos foram seccionados em amostras menores (~9 cm³), sendo amolecidos em solução de água/glicerina (3:1) e seccionados no plano anatômico de corte transversal utilizando micrótomo de deslize Leica SM2010R. Os cortes de 10-25 µm de espessura foram clarificados com hipoclorito de sódio (20%), desidratados em série alcoólica (30-50%) e corados com Safranina alcoólica (1%) (Johansen, 1940). Os tecidos foram visualizados em uma câmera digital acoplada a um microscópio óptico (LeicaDFC295). As amostras foram fotografadas e processadas com aumento de 10× e 40×. A caracterização dos elementos anatômicos foi realizada de acordo com os padrões da International Association of Wood Anatomists (IAWA) (Wheeler et al., 1989), e sua mensuração foi realizada por meio do programa ImageJ (versão 1.53^a para Windows). A frequência dos vasos por mm² (VF) e o diâmetro dos vasos (VD, mm) foram medidos para cada seção. O índice de vulnerabilidade (VI) (Carlquist, 1977) foi calculado de acordo com a equação (1):

$$VI = \frac{VD}{VF} \quad (1)$$

A condutividade hidráulica potencial (K_p) (c.f., equação de Hagen–Poiseuille) (Schuldt et al., 2016) também foi calculada para cada amostra de acordo com a equação abaixo:

$$K_p = (((\pi \times \sum DH^4 / 128 \eta) \times \rho) / Axylem) \quad (2)$$

Onde K_p é a condutividade potencial específica do ramo (em $\text{kg m Mpa}^{-1} \text{ s}^{-1}$), η é a viscosidade da água a 20°C ($1.002 \times 10^{-3} \text{ Pa s}^{-1}$ a 20°C), ρ a densidade da água (998.2 kg m^{-3} a 20°C), $Axylem$ é a área do xilema analisada e DH é o diâmetro hidráulico do vaso (μm). DH foi calculado de acordo com a equação abaixo:

$$DH = \frac{\sum_{n=1}^N d_n^5}{\sum_{n=1}^N d_n^4} \quad (3)$$

Onde dn é o diâmetro do vaso n (Sperry et al., 1994). De acordo com a equação de Hagen-Poiseuille, DH é proporcional à capacidade hidráulica.

Para a quantificação do arranjo dos vasos, utilizamos classificação conforme (Scholz et al., 2013), onde os vasos foram definidos como vasos múltiplos (número de vasos associados / total de vasos, %) e vasos solitários (número de vasos solitários / total de vasos, %).

Nutrientes das folhas

As amostras de folhas foram secas em estufas com circulação de ar forçada à temperatura de 65°C , moídas e submetidas à digestão nitroperclórica, para determinação dos nutrientes (P, K, Ca, Mg e S), exceto N, que foi determinado pelo Método Kjeldahl (digestão sulfúrica; destilador de N MA036; cf. Bremmer and Mulvaney, 1996). Analisamos P e S utilizando um espectrofotômetro (CELM Mod. E 225D), com comprimento de onda de 725 nm para P e 420 nm para S. K foi determinado por fotometria com emissão de chama (Micronal Mod. B 462) e Ca e Mg por meio de espectrofotômetro de absorção atômica (Varian Mod. Spect. A 20).

Nutrientes da madeira

Para a avaliação do teor de nutrientes da madeira (P, K, Ca, Mg e S) as amostras foram submetidas à digestão nitroperclórica e as soluções foram analisadas e determinada: P (colorimetria), K (fotometria com emissão de chama), Ca e Mg (espectrofotometria de absorção atômica, Perkin Elmer) e S (turbidimetria) (Malavolta et al., 1997). O N, por sua vez, foi determinado pelo Método Kjeldahl (digestão sulfúrica) (Bremmer and Mulvaney, 1996). Exceto pelo espectrofotômetro, todos os demais equipamentos são da marca Fento. A lista dos atributos ou variáveis utilizadas no estudo são descritas na Tabela 1. Todas as análises foram realizadas no laboratório de solos da ESALQ/USP e Viçosa/UFV.

Tabela 1. Relação dos atributos funcionais incluídos no estudo, com unidades e abreviação.

Abreviação	Unidade	Variável
VF	n. mm ⁻²	Frequência de vasos
VD	mm	Diâmetro dos vasos
DH	mm	Diâmetro hidráulico dos vasos
Kp	kg m ⁻¹ Mpa ⁻¹ s ⁻¹	Condutividade hidráulica potencial
VI	-	Índice de vulnerabilidade do xilema
V _M	%	Fração de vasos múltiplos / vasos totais
V _S	%	Fração de vasos solitários / vasos totais
WD	g cm ⁻³	Densidade da madeira
N _[L]	mg g ⁻¹	Teor de N foliar
P _[L]	mg g ⁻¹	Teor de P foliar
K _[L]	mg g ⁻¹	Teor de K foliar
Ca _[L]	mg g ⁻¹	Teor de Ca foliar
Mg _[L]	mg g ⁻¹	Teor de Mg foliar
S _[L]	mg g ⁻¹	Teor de S foliar
N _[w]	mg g ⁻¹	Teor de N na madeira
P _[w]	mg g ⁻¹	Teor de P na madeira
K _[w]	mg g ⁻¹	Teor de K na madeira
Ca _[w]	mg g ⁻¹	Teor de Ca na madeira
Mg _[w]	mg g ⁻¹	Teor de Mg na madeira
S _[w]	mg g ⁻¹	Teor de S na madeira

Análise estatística

Todas as análises estatísticas e gráficos gerados foram gerados em R (R Core Team 2020, versão 4.2.3). Os testes preliminares incluíram: análise de normalidade (Shapiro-Wilk) e homogeneidade de variâncias para cada atributo funcional testado. Devido à ausência de normalidade dos dados os atributos passaram por transformação em log10 (West, 2022) antes das análises estatísticas. Para entender grandes eixos de variabilidade nos tipos de solo, utilizamos análise de agrupamento principais (PCA) de todas as propriedades de solo. Devido ao alto nível de intercorrelação entre algumas delas (Fig. S1), filtramos algumas variáveis de solo (e.g., Mg) antes da PCA, para melhor visualização da variabilidade dos dados. Para comparações de diferenças entre os parâmetros de solos para as duas categorias delineadas de solo, utilizamos teste Wilcoxon, devido à ausência das premissas de normalidade nos resíduos. Para verificar como as propriedades dos solos se correlacionam entre si, utilizamos um teste de correlação de Spearman.

Todas as hipóteses foram testadas por meio de modelos lineares de efeito misto, MEM (Fyllas et al., 2009b). Nos modelos, para determinação dos atributos funcionais utilizamos os parâmetros do solo, ou atributo funcional preditor, como variável fixa. Utilizamos espécie como fator aleatório afetando o intercepto dos atributos. As espécies, por sua vez, foram inseridas como variável aleatória, a fim de quantificarmos a importância relativa da identidade taxonômica na determinação dos atributos funcionais, de acordo com Equação 4:

$$T = \mu + s + \varepsilon \quad (4)$$

Onde μ é o valor médio geral da espécie de cada atributo funcional (T), s representa o efeito aleatório causado pela estrutura genética dos dados, e ε é o termo residual, que inclui tanto a variabilidade intraespecífica quanto qualquer erro de medição. Assim, ambos os coeficientes de determinação – R^2_m – onde a proporção da variância é explicada apenas pelos efeitos fixos do modelo e – R^2_c – onde a proporção da variância é explicada pelos efeitos fixos condicionados aos efeitos aleatórios do modelo são apresentados. Além disso, o Coeficiente de Correlação Intraclasse (CCI) dos efeitos aleatórios (espécies) foi calculado, ou seja, a proporção da variabilidade total que é devida às diferenças entre as espécies. Todos os parâmetros foram estimados pelo método de Máxima Verossimilhança Residual ou Restrita (REML) com o pacote “lme4” no R (Bates et al., 2014).

Para testar H1 – maior teor de areia total resultando em atributos de maior segurança hidráulica – utilizamos MEM, onde o teor de areia total foi utilizado como variável preditora, e os atributos de vasos (VF, VD, DH, Kp, VI, V_M, V_S e WD) como variável resposta. Além disso, testamos possíveis interações entre areia total e soma de bases, a fim de verificar a interação entre física e química dos solos (status nutricional) sobre os atributos de vasos.

Para testar H2 – maior teor de nutrientes no solo resultando em maior teor de nutrientes nas folhas e madeira – utilizamos MEM, onde o teor de nutrientes dos solos foi utilizado como variável preditora, e os nutrientes nas folhas e madeira (P, K e Ca) como variável resposta.

Para testar H3 – relações positivas de escalonamento entre-órgãos – utilizamos MEM, onde o teor de nutrientes nas folhas foi utilizado como variável preditora, e os nutrientes na madeira (N, P, K, Ca, Mg e S) como variável resposta.

Para testar H4 – menor densidade da madeira associada com maior teor de nutrientes nas folhas e madeira – utilizamos MEM, onde a densidade da madeira foi utilizada como variável preditora, e os nutrientes nas folhas e madeira (N, P, K, Ca, Mg e S) como variável resposta.

Para avaliação das múltiplas comparações entre os atributos funcionais, utilizamos correlação de Spearman, o valor de p foi ajustado de acordo com o método de FDR (Benjamini and Hochberg, 1995). Removemos variáveis anômalas (e.g., Mg do solo, todas observações = 1, sem variação) e até 10% dos outliers observados por variável por meio da amplitude interquartil (King and Eckersley, 2019). As figuras foram construídas utilizando o pacote “ggplot2”, sendo os valores de p e parâmetros da correlação exibidos por meio da função `stat_compare_means`, do pacote “ggpubr”.

RESULTADOS

Solos

Ao longo dos 34 pontos de solos analisados observou-se baixa variação na textura do solo, sendo a fração da areia total sua principal composição (760-880 g kg⁻¹, ou 76-88%). A composição química, por sua vez, apresentou ampla variação, principalmente decorrente do teor de P res (2,0-5,0 mg dm⁻³) e dos cátions do solo: K⁺ (0,20-0,40 mmol_c dm⁻³), Ca²⁺ (1,0-6,0 mmol_c dm⁻³) e Mg²⁺ (1,0-2,0 mmol_c dm⁻³), soma de bases (SB, i.e., a soma de K⁺, Ca²⁺ e Mg²⁺) e na saturação por alumínio (m%, a porcentagem da capacidade de troca catiônica (CTC) ocupada por Al³⁺: m% = CTC-SB). Na composição dos nossos solos englobamos boa parte da variabilidade observada em toda a Bacia Amazônica (Quesada et al., 2010a), em especial para a variação da SB (0,2-7,3 mmol_c dm⁻³ de 0,1-10 mmol_c dm⁻³).

Nas comparações categóricas, Latossolos (LaS) e Terra Preta de Índio (TPI) diferem na variação de areia total, argila, pH, P res, cátions e índices derivados (Figura 1). Entre os tipos de solo, apesar de claramente a mediana e a variância dos gráficos formarem grupos distintos (Figuras 1 e S1), foi possível observar que em alguns casos há pontos que se sobrepõem entre grupos. Em relação a SB nas áreas de TPI, por exemplo, apesar de esperarmos alto status nutricional (i.e., valores elevados de SB), alguns pontos apresentaram valores tão baixos quanto o do LaS. Devido à proximidade das áreas de LaS e TPI, e a dificuldade em definir o tamanho e o limite das manchas de solo de TPI, era esperado que alguns pontos tivessem composição de solo semelhante. Essa característica ofusca comparações dicotômicas entre tipos de solo, mas nos oferece a oportunidade de avaliar o efeito do solo ao longo de um contínuo de fertilidade, controlando para condições climáticas, topográficas e taxonômicas. Na Figura S1 observa-se a correlação entre os parâmetros físicos e químicos dos solos. Na Figura S2 agrupamento das variáveis do solo por análise de componentes principais (PCA) entre os dois grupos (LaS e TPI).

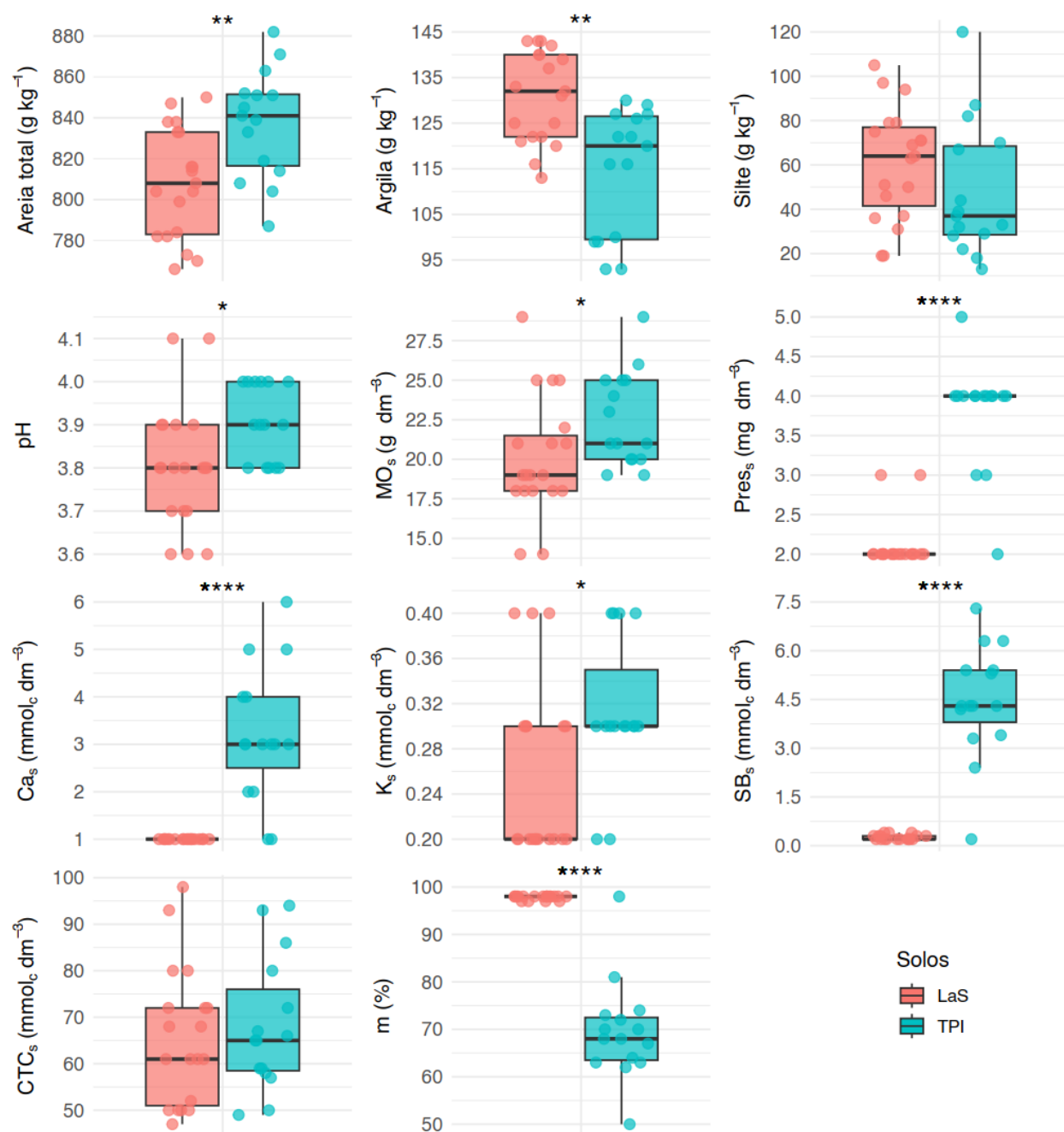


Figura 1. Composição física e química dos solos analisados ao longo do contínuo de fertilidade na borda Sul da transição Amazônia-Cerrado. Latossolo – LaS e Terra Preta de Índio – TPI. Para diferenças significativas entre solos, teste de Wilcoxon, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$, **** $p < 0.0001$.

Fração de areia total e a composição dos vasos

Solos com maior fração de areia total não resultaram em atributos funcionais (vasos) de maior segurança hidráulica (Figura 2, Tabela 2), rejeitando-se, assim, nossa primeira hipótese. Também, nenhuma relação significativa foi encontrada entre possíveis interações entre fração de areia total e soma de bases como variáveis preditoras dos atributos de vasos (não apresentado). Portanto, todas as variáveis anatômicas testadas, como: fração de vasos múltiplos, V_M ($R^2_c = 0,698$, $R^2_m = 0,051$ e $p=0,226$), % de vasos solitários V_S ($R^2_c = 0,660$, $R^2_m = 0,051$ e $p = 0,719$), diâmetro dos vasos, VD ($R^2_c = 0,165$, $R^2_m = 0,081$ e $p = 0,2912$), frequência dos vasos, VF ($R^2_c = 0,548$, $R^2_m = 0,030$ e $p = 0,226$), diâmetro hidráulico, DH ($R^2_c = 0,698$, $R^2_m = 0,051$ e $p = 0,226$), condutividade hidráulica teórica potencial, Kp ($R^2_c = 0,703$, $R^2_m = 0,028$ e $p = 0,336$), índice de vulnerabilidade do xilema, VI ($R^2_c = 0,357$, $R^2_m = 0,065$ e $p = 0,226$), e a densidade da madeira, WD ($R^2_c = 0,698$, $R^2_m = 0,051$ e $p = 0,836$) não apresentaram relação significativa com fração de areia total.

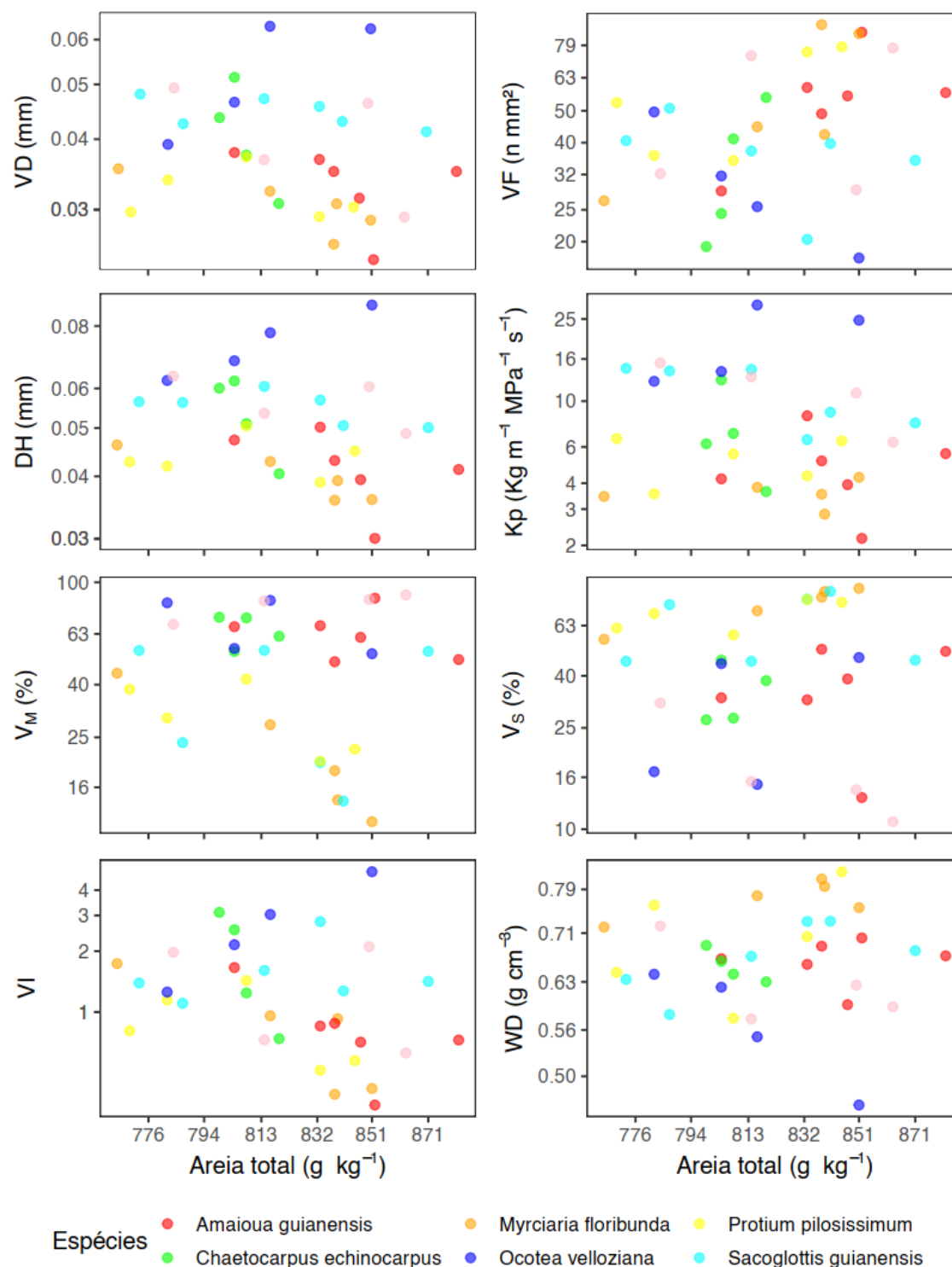


Figura 2. Estimativas dos parâmetros dos modelos lineares de efeito misto entre atributos funcionais de vasos (efeito fixo) e teor de areia dos solos (variável preditora) entre espécies (efeito aleatório). Atributos: frequência de vasos (VF), diâmetro dos vasos (VD), diâmetro hidráulico (DH), condutividade teórica potencial (Kp), índice de vulnerabilidade xilema (VI), fração de vasos múltiplos (VM) e solitários (VS) e densidade da madeira.

Tabela 2. Estimativas dos parâmetros dos modelos lineares de efeito misto entre atributos funcionais de vasos e teor de areia dos solos. Para o efeito fixo (atributo funcional), descreveu-se a estimativa, erro padrão e o intervalo de confiança (IC 95%). Para o efeito aleatório (espécies) o Coeficiente de Correlação Intraclass – CCI (proporção da variabilidade total que é devida às diferenças entre as espécies) é observado. No caso de efeito estatisticamente significativo (p), os parâmetros são representados em negrito. Além disso, são mostrados o R^2 marginal (R^2_m) e condicional (R^2_c) (variância explicada sem e com efeitos aleatórios de espécies).

Model	<i>n</i>	<u>Efeito fixo</u>			<u>Efeito aleatório</u>			
		<i>Estimativa</i>	<i>Err. padr</i>	<i>IC 95%</i>	<i>CCI</i>	R^2_m	R^2_c	<i>p</i>
<i>VD [w]</i>	34	-1.13	0.83	-2.82 – 0.56	0.53	0.030	0.548	0.291
<i>VF [w]</i>	34	3.54	2.03	-0.61 – 7.70	0.09	0.081	0.165	0.226
<i>DH [w]</i>	34	-1.11	0.68	-2.51 – 0.28	0.69	0.028	0.703	0.226
<i>K_p [w]</i>	34	-2.23	1.91	-6.13 – 1.67	0.69	0.015	0.691	0.336
<i>V_M [w]</i>	34	-3.95	1.81	-7.65 – -0.25	0.68	0.051	0.698	0.226
<i>V_S [w]</i>	34	0.96	1.97	-3.06 – 4.98	0.66	0.003	0.660	0.719
<i>VI [w]</i>	34	-4.52	2.62	-9.87 – 0.83	0.31	0.065	0.357	0.226
<i>WD [w]</i>	34	0.10	0.49	-0.89 – 1.10	0.43	0.001	0.426	0.836

Parâmetros passaram por transformação log 10 e ajuste do valor de p (método FDR)

Composição de nutrientes: solos-folha-madeira

Solos com maior status nutricional resultaram em aumento dos níveis de nutrientes específicos nas folhas e madeira, confirmando a nossa segunda hipótese (Figura 3). Nas folhas, maior fertilidade dos solos resultou em maior teor de P ($R^2_c=0,66$, $p=0,04$) e Ca ($R^2_c=0,69$, $p<0,001$), enquanto que na madeira apenas P ($R^2_c=0,43$, $p<0,001$). Curiosamente, solos com maior teor de K não resultaram em maior teor de K nas folhas ($R^2_c=0,24$, $p=0,15$) e madeira ($R^2_c=0,20$, $p=0,95$). Os mesmos nutrientes observados entre folhas e madeira também escalonaram positivamente (Figura 4), confirmando nossa terceira hipótese. Maior teor de nutrientes na madeira apresentou relação positiva com maior teor de nutrientes nas folhas para P ($R^2_c=0,40$, $p=0,001$), K ($R^2_c=0,36$, $p=0,006$), Ca ($R^2_c=0,32$, $p=0,04$) e Mg ($R^2_c=0,43$, $p<0,001$). No entanto, para outros nutrientes, como N ($R^2_c=0,25$, $p=0,36$) e S ($R^2_c=0,41$, $p=0,51$) o mesmo não foi observado.

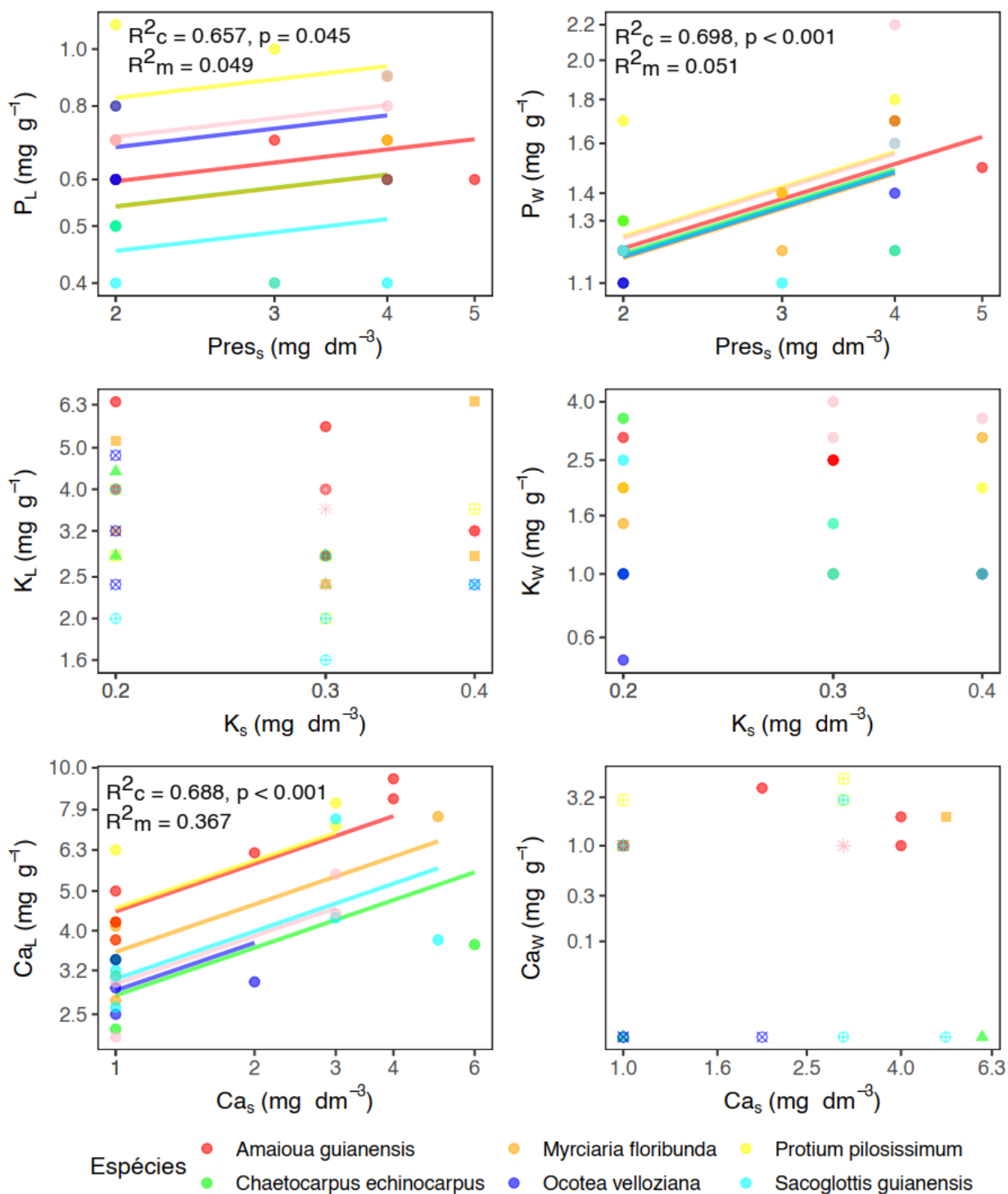


Figura 3. Estimativas dos parâmetros dos modelos lineares de efeito misto entre teor de nutrientes: folhas e madeira (variável resposta) e solos (variável preditora) entre espécies (efeito aleatório). Cada espécie é representada por uma cor diferente. Cada linha do painel indica associações entre nutrientes específicos.

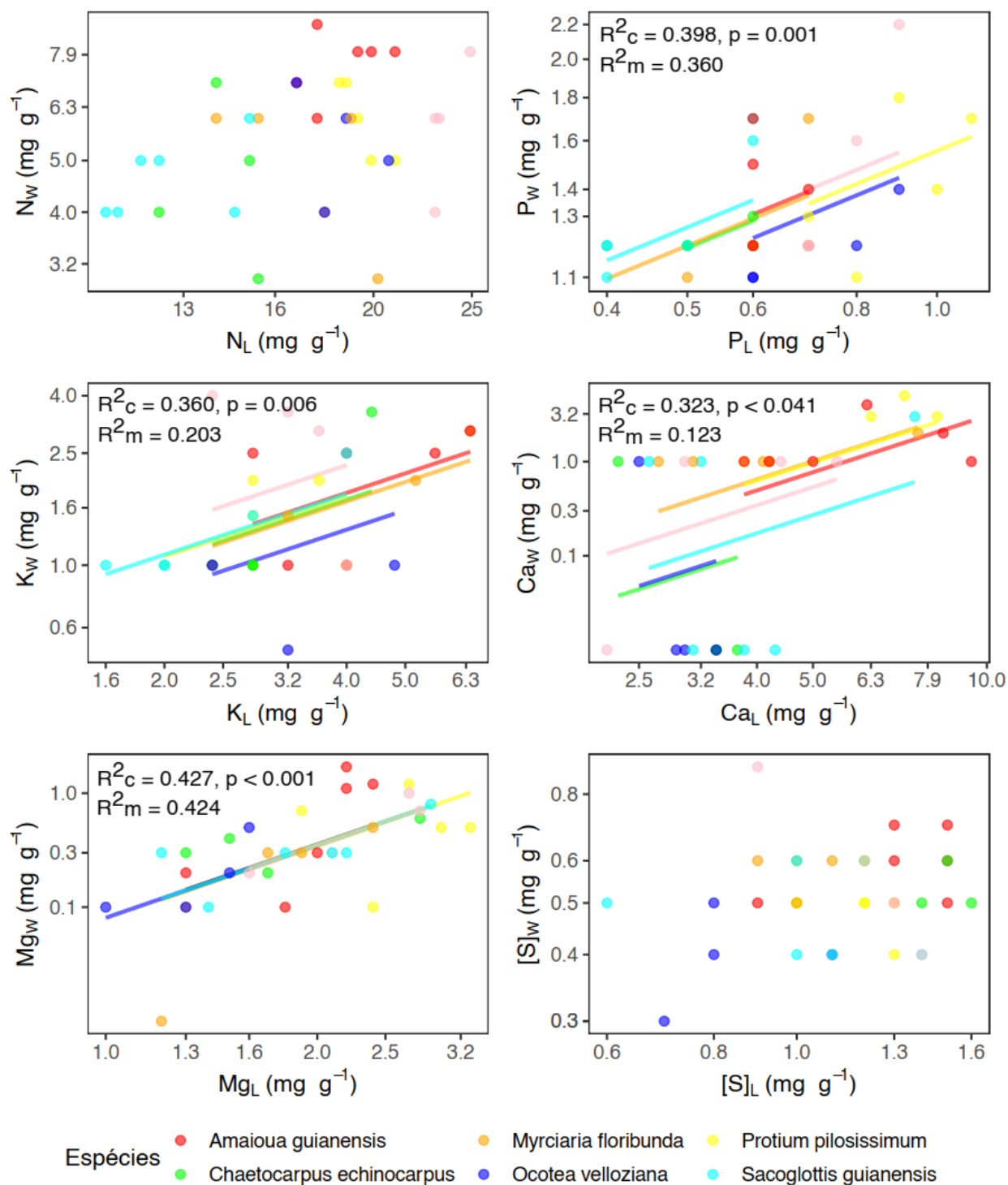


Figura 4. Estimativas dos parâmetros dos modelos lineares de efeito misto entre teor de nutrientes: folhas (variável preditora) e madeira (variável resposta) entre espécies (efeito aleatório). Cada espécie é representada por uma cor e símbolo diferentes. Cada linha do painel indica associações entre nutrientes específicos.

Tabela 3. Estimativas dos parâmetros dos modelos lineares de efeito misto entre nutrientes: solos _[s], folhas _[L] e madeira _(w). Para o efeito fixo (nutriente), descreveu-se a estimativa, erro padrão e o intervalo de confiança (IC 95%). Para o efeito aleatório (espécies) o Coeficiente de Correlação Intraclasse – CCI (proporção da variabilidade total que é devida às diferenças entre as espécies) é observado. No caso de efeito estatisticamente significativo (p), os parâmetros são representados em negrito. Além disso, são mostrados o R² marginal (R²_m) e condicional (R²_c) (variância explicada sem e com efeitos aleatórios de espécies).

Modelo	Efeito fixo			Efeito aleatório				
	<i>n</i>	<i>Estimativa</i>	<i>Er. padrão</i>	<i>IC 95%</i>	<i>CCI</i>	<i>R²_m</i>	<i>R²_c</i>	<i>p</i>
<i>P_L ~ Pres_s</i>	34	0.18	0.09	0.00 – 0.35	0.64	0.049	0.657	0.045
<i>P_w ~ P_s</i>	34	0.33	0.07	0.18 – 0.47	0.09	0.381	0.438	<0.001
<i>K_L ~ K_s</i>	34	-0.29	0.20	-0.71 – 0.12	0.19	0.052	0.237	0.154
<i>K_w ~ K_s</i>	34	0.02	0.32	-0.64 – 0.68	0.19	0	0.193	0.956
<i>Ca_L ~ Ca_s</i>	34	0.39	0.06	0.26 – 0.52	0.51	0.367	0.688	<0.001
<i>Ca_w ~ Ca_s</i>	34	-0.01	0.52	-1.08 – 1.06	0.41	0	0.409	0.985
<i>N_w ~ N_L</i>	34	0.25	0.27	-0.30 – 0.81	0.23	0.037	0.255	0.361
<i>P_w ~ P_L</i>	34	0.41	0.11	0.17 – 0.64	0.12	0.315	0.398	0.001
<i>K_w ~ K_L</i>	34	0.72	0.24	0.22 – 1.21	0.20	0.203	0.360	0.006
<i>Ca_w ~ Ca_L</i>	34	1.99	0.93	0.09 – 3.89	0.23	0.123	0.323	0.041
<i>Mg_w ~ Mg_L</i>	34	2.13	0.43	1.24 – 3.01	0.01	0.424	0.427	<0.001
<i>S_w ~ S_L</i>	34	-0.11	0.16	-0.44 – 0.22	0.40	0.012	0.406	0.507

Parâmetros passaram por transformação log 10

Parâmetros de história de vida e composição de nutrientes

A relação entre teor de nutrientes dos ramos (folhas e madeira) e parâmetros de histórico da vida (densidade da madeira) também foram testados, conforme Figura 5. Surpreendentemente, nenhum nutriente (foliar ou madeira) apresentou relação significativa com densidade da madeira, refutando a quarta hipótese apresentada. Esperávamos relações negativas entre densidade da madeira e nutrientes, tanto nas folhas (Heineman et al., 2016; Lira-Martins et al., 2019), como na madeira (Heineman et al., 2016; Lira-Martins et al., 2022, 2019; Patiño et al., 2012).

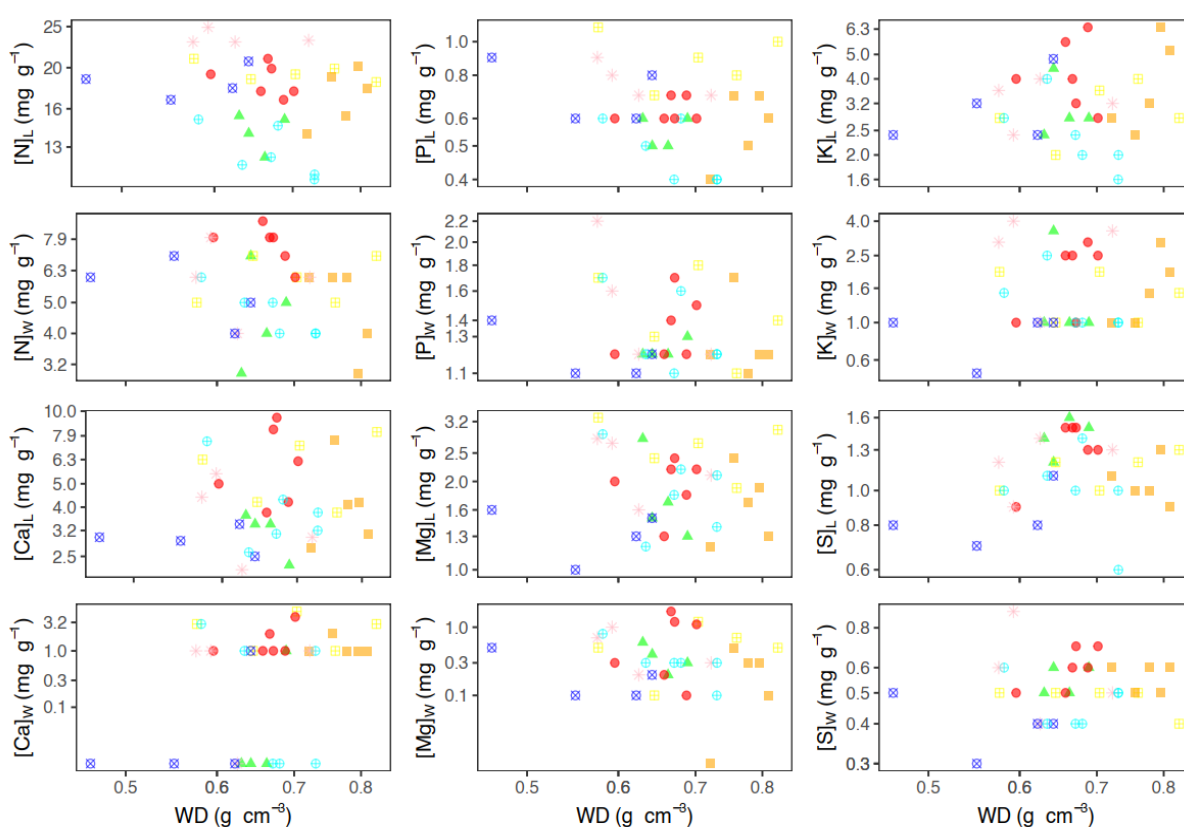


Figura 5. Estimativas dos parâmetros dos modelos lineares de efeito misto entre teor de nutrientes: folhas e madeira (variável resposta) e densidade da madeira (variável preditora) entre espécies (efeito aleatório). Cada espécie é representada por uma cor e símbolo diferentes. Cada linha do painel indica associações entre nutrientes específicos.

DISCUSSÃO

A dinâmica dos nutrientes nos sistemas terrestres é mediada por parâmetros ambientais e da sua vegetação. Ou seja, como a composição das espécies e suas estratégias no uso e alocação de recursos varia em diferentes condições de clima e solo. Esse equilíbrio determina como as oscilações nos fluxos de energia, carbono e água ocorrem, gerando impactos nos ciclos biogeoquímicos em escala regional à global. Aqui utilizamos um delineamento sem precedentes para avaliar o efeito dos solos sobre os atributos funcionais, onde clima, topografia e táxons (e sua fenologia) foram controlados. Assim, apresentamos o complexo efeito da textura e da composição química do solo (a nível de indivíduo) sobre os atributos de vasos e de nutrientes de árvores perenifólias ao longo de um amplo gradiente de solos na transição sul da Amazônia-Cerrado, uma das regiões de maior vulnerabilidade climática e desafio socioambiental do Neotrópico (Brando et al., 2013).

Textura do solo não afeta a segurança hidráulica do xilema

Ao longo do gradiente de solos avaliado, não encontramos evidências de aumento da segurança hidráulica do xilema em resposta ao aumento da fração de areia total (Figura 2). Solos amazônicos arenosos comumente apresentam menor status nutricional, devido ao processo de erosão e lixiviação, característicos da sua pedogênese e evolução (Quesada et al., 2010a, 2010b). O processo de antropização-fertilização dos solos do presente estudo (Terra Preta de Índio), entretanto, resultou em condições únicas de solo. É justamente nos solos de TPI que maior fração de areia total, P, Ca e SB foram observadas (Figuras 1, S1 e S2). Maior status nutricional em solos com menor capacidade de retenção de água, e faixa de textura relativamente reduzida, entre 760-880 g kg⁻¹ de areia total, possivelmente amenizaram as relações esperadas entre menor vulnerabilidade do xilema e maior fração de areia total. Apesar do nosso delineamento favorecer a análise do efeito dos solos sobre a vegetação, a covariação entre status nutricional e textura do solo limita a avaliação isolada desses parâmetros sobre os atributos funcionais. Apesar de alguns trabalhos terem investigado o efeito da composição química dos solos sobre a anatomia da madeira (Cary et al., 2020; Melo Jr et al., 2018; Spannll et al., 2016), os estudos são incipientes e carecem de maior força amostral e poder estatístico sobre os solos. Além disso, para que o efeito

do status nutricional seja melhor acessado, recomendamos a implementação de experimentos onde a textura dos solos apresente condições similares.

Relações entre menor capacidade de retenção de água (i.e., solos mais arenosos) e atributos de vasos voltados à segurança hidráulica, como vasos de menor calibre e mais frequentes são esperados em florestas tropicais (Hacke and Sperry, 2001). Além disso, curiosamente, os solos com maior fração de areia total do presente estudo, foram também os que apresentaram maior associação com nutrientes centrais ao balanço hídrico (Ca) e metabolismo energético (P) das plantas (Figura S1). A composição nutricional dos solos desempenha papel central na mediação do balanço hídrico e nutricional das plantas (Goldstein et al., 2013; Heineman et al., 2016; Ordoñez et al., 2009). Solos com maior teor de cátions, principalmente K^+ e Ca^{+2} , apresentam condições mais favoráveis de crescimento e controle osmótico celular das plantas (Chen et al., 2023; McLaughlin and Wimmer, 1999; Tavakol et al., 2018). Nessas condições o processo de cavitação e embolismo é reduzido por meio de ajustes osmóticos (Turner, 2018). O balanço entre cátions, carboidratos e água, principalmente nos tecidos adjacentes aos vasos embolizados, possibilita que a fração comprometida do sistema hidráulico seja reabastecida “*refilling process*” por esses solutos, restabelecendo seu funcionamento (Brodersen and McElrone, 2013; Domec and Gartner, 2001; Turner, 2018).

Alocação de nutrientes do solo nas folhas e na madeira

Visão geral dos dados

Diferentes respostas no escalonamento de nutrientes nas folhas e madeira em função do solo foram observadas (Figura 3, Tabela 3). Na relação folhas-solo, observamos ampla variação entre espécies para todos os nutrientes (i.e., altos valores de CCI - proporção da variabilidade total que é devida às diferenças entre as espécies). Os padrões observados foram: maior CCI para P ($R^2c = 0,66$, $CCI = 0,64$, $p = 0,04$); relação mais forte folhas-solo com Ca ($R^2c = 0,69$, $CCI = 0,51$ $p < 0,001$) e ausente para K ($R^2c = 0,24$, $CCI = 0,19$, $p = 0,15$) (Tabela 3). O teor de nutrientes foliar apresentou valores próximos à faixa observada por Fyllas et al. (2009) ao avaliarem folhas de espécies arbóreas ao longo da Bacia Amazônica: P (0,4 – 1,1 vs. 0,3 – 3,0 mg g⁻¹) Ca (2,2 – 9,4 vs. 2,0 – 31,0 mg g⁻¹) e K (1,6 – 6,4 vs. 3,0 – 30,0 mg g⁻¹). Como

observado, a distribuição da composição química das folhas do presente estudo apresentou-se sempre no intervalo inferior da faixa observada na Bacia Amazônica, apesar de parte dos nossos solos apresentarem status nutricional tão elevado como os mais férteis da Amazônia para Ca ($1,0 - 6,3$ vs. $0,06 - 6,65 \text{ mmolc dm}^{-3}$) e K ($0,20-0,40$ vs. $0,01 - 0,24 \text{ mmolc dm}^{-3}$) (Quesada et al., 2010a). Possivelmente, esse é um indicativo da limitação que as espécies têm em alocar nutrientes nas folhas e/ou, que a alocação dos nutrientes do solo são direcionados para outros órgãos, como ramos e raízes (Schreeg et al., 2014).

Alta variabilidade nutricional intraespecífica entre-órgãos

As espécies apresentaram alta variação na concentração de nutrientes nas folhas e na madeira (Tabela S2). Isso pode ser explicado tanto pela ampla variação nutricional dos solos onde as espécies foram amostradas (Figura 1), como pelas diferentes estratégias das espécies na alocação dos nutrientes dos solos para as folhas e madeira, principalmente de P ($R^2_c = 0,657$ vs. $R^2_m = 0,049$) e Ca ($R^2_c = 0,688$ vs. $R^2_m = 0,367$) nas folhas (Tabela 3). Mesmo em condições similares de clima, espécies neotropicais de floresta úmida apresentaram ampla variação na composição nutricional das folhas (Hättenschwiler et al., 2008) e da madeira (Heineman et al., 2016). Também, observamos alta variação entre espécies nos nutrientes da madeira, contudo, em menor escala comparado às folhas (Tabela S2). Esse padrão de alta variabilidade nutricional em árvores tropicais é comum, e reflete na ampla diversidade de estratégias de uso e alocação de nutrientes entre e intra espécies (Fyllas et al., 2009; Heineman et al., 2016; Lira-Martins et al., 2022, 2019; Ordoñez et al., 2009).

Composição nutricional das folhas

A expressão da variabilidade nutricional das plantas é especialmente importante nas folhas devido suas múltiplas funções. Por serem o principal órgão que regula a fotossíntese e a evapotranspiração, apresentam alta sensibilidade ambiental e biótica e, assim, ampla variação na sua composição nutricional (Hajek et al., 2016; Metcalfe et al., 2014; Reed et al., 2012). Além disso, as folhas ao longo dos seus diferentes estágios de desenvolvimento, como: crescimento, maturação, queda e regeneração – em um tempo relativamente curto – também afetam a

composição e ciclagem de nutrientes (Reich et al., 1991). Finalmente, as espécies arbóreas também modulam o desenvolvimento das suas folhas de acordo com o ciclo vegetativo (e.g., período de floração vs. vegetativo) e estratégias de alocação e uso de nutrientes (e.g., espécies com maior ou menor capacidade de reabsorção de K foliar para a madeira, durante o processo de perda das folhas) (Lambers et al., 2008; Menezes et al., 2022; Parsons et al., 2012). Apesar de termos utilizado somente espécies perenifólias e árvores de dossel, a taxa de perda e regeneração de folhas varia entre espécies na região (Pereira, 2012), indicando outra possível fonte de variação e a alta sensibilidade na alocação de nutrientes nesse órgão entre espécies (Tabela S2).

Atributos foliares e nutricionais em resposta aos solos comumente apresentam alta variabilidade, tanto entre, como intra espécies, especialmente em florestas tropicais com solos limitados por nutrientes (Hajek et al., 2016; Heineman et al., 2016; Wood et al., 2011). Essa ampla variabilidade entre espécies foi constatada principalmente para P (CCI=0.64) (Figura 3, Tabela 3). Esse nutriente desempenha múltiplas funções nas plantas, atuando desde a formação de DNA, RNA e membranas celulares, a transferência de energia e metabolismo do carbono (Hauenstein et al., 2020). Entretanto, a relação mais forte observada entre nutrientes foliares e resposta ao solo foi o Ca ($p < 0,001$). Esse nutriente tem papel central na regulação estomática, estruturação da parede celular e mecânica dos tecidos e, por ser menos móvel que os demais (P e K), é menos reabsorvido durante a perda das folhas, assim, espera-se um sinal claro entre sua composição nas folhas em resposta ao solo (Asner et al., 2014; McLaughlin and Wimmer, 1999).

Curiosamente, o K foliar foi o único nutriente que não apresentou relação significativa com o solo (Figura 3) (Tabela 3). Esse nutriente desempenha um importante papel na osmorregulação das folhas, na condutância hídrica, no transporte de solutos e na manutenção do alto potencial de turgescência celular (Tavakol et al., 2018; Traversari et al., 2020; Turner, 2018). Além da estruturação e funcionamento de florestas tropicais, especialmente no tamanho das copas e, por consequência, na capacidade fotossintética das plantas (Chen et al., 2023; Fyllas et al., 2009). Por termos encontrado valores no solo acima dos comuns à Bacia Amazônica – até 2x maior (Quesada et al., 2010a) – onde somente espécies perenifólias foram avaliadas, é possível que a variação do K foliar ocorreu principalmente em função das diferentes estratégias entre as espécies e menos em função da sua disponibilidade do solo (Tabela 3). A disponibilidade do K no solo e a composição das espécies afetam o teor de K foliar. Por

exemplo, Heineman et al. (2016) ao longo de solos de baixo teor de K, encontraram relação positiva entre K nas folhas e no solo. Enquanto que, Jobbágy e Jackson (2004), ao longo de solos de maior disponibilidade de K, encontraram relação negativa entre K folhas-solo. Lira-Martins et al. (2019), no entanto, não encontraram associação entre solos com maior teor de K e sua alocação nas folhas e madeira. Portanto, não há um consenso claro na literatura. Possivelmente, a alta mobilidade desse cátion entre órgãos e seu efeito sobre o balanço hídrico e nutricional da planta (Lira-Martins et al., 2022), faz com que suas variações nos tecidos sejam mais sensíveis a mudanças ambientais e taxonômicas.

Composição nutricional da madeira

Os valores de Ca e K na madeira observados coincidem com a faixa observada por Lira-Martins et al. (2019), sendo: Ca (0,01 – 5 vs. 0,2 – 10 mg g⁻¹) e K (0,5 – 4,0 vs. 0,1 – 5,0 mg g⁻¹). Contudo, o teor de P na madeira observado no presente estudo foi relativamente elevado (1,1 – 2,2 mg g⁻¹) ao compararmos com os encontrados por Lira-Martins et al. (2019), (0,03 – 1,0 mg g⁻¹). Parte dessa divergência, pode ser explicada pelos diferentes laboratórios e técnicas empregadas para determinação do teor de nutrientes do tecido vegetal. Contudo, também avaliamos o teor de P na madeira em outras 10 parcelas na Amazônia, que apresentaram faixa entre 0,38 – 2,04 mg g⁻¹ (Figura S3), e com solos com status de P bem superiores aos do presente estudo. Surpreendentemente, enquanto os solos do presente estudo chegam a valores máximos de P total de 200 mg kg⁻¹ (Figura 1) e na madeira 2,2 mg g⁻¹ (Figura 3) os outros sítios apresentaram valores máximos de P total de 450 mg kg⁻¹ (i.e., mais do que o dobro) e máximo na madeira de 2,04 mg g⁻¹. Portanto, apenas o status nutricional do solo não explica o alto teor de P observado na madeira.

Na relação madeira-solo, observamos ampla variação da composição dos nutrientes entre espécies para Ca e K, e baixa para P (Figura 3, Tabela 3). Curiosamente, o P ($R^2c = 0.43$, $CCI = 0.09$, $p < 0.001$) foi o único nutriente a escalonar positivamente com o solo (Figura 3). Além disso, foi o único nutriente - em resposta ao solo - a aumentar sua alocação tanto nas folhas, como na madeira (Figura 3). O Ca, apesar do seu escalonamento positivo folhas-solo, não apresentou escalonamento positivo para madeira-solos ($R^2c = 0.41$, $CCI = 0.41$, $p = 0.98$) (Figura 3), enquanto que o K foi o único nutriente a não apresentar relação significativa em resposta ao

solo: folhas ($p=0.15$) e madeira ($p=0.96$). Parcialmente, nossos resultados vão ao encontro do observado na literatura, onde o escalonamento positivo entre madeira-solos foi significativo para N e P (Heineman et al., 2016; Reed et al., 2012; Yan et al., 2016; Yang et al., 2014) e N, P, e K, Mg e Ca para Heineman et al. (2016). No entanto, Lira-Martins et al. (2019) observarem maior associação entre madeira-solo apenas para Ca, Mg e Na (e ausente para N, P e K). Assim, não está claro na literatura quais nutrientes (para madeira-solos) escalonam positivamente em florestas neotropicais. Os resultados indicam um possível efeito da mobilidade dos nutrientes e sua alocação entre órgãos. Enquanto o Ca – nutriente menos móvel – apresentou relação significativa apenas entre folhas-solo (órgão fotossintético, de maior demanda nutricional), o P – nutriente de mobilidade moderada – apresentou resposta em função do solo para ambos os órgãos (principalmente madeira). O K, possivelmente devido a sua alta mobilidade e, por consequência, facilidade em ser reabsorvido e realocado (Fromm, 2010), não apresentou um padrão claro de alocação nos tecidos entre as espécies do presente estudo.

O teor de P no solo, comumente é baixo em florestas tropicais e espécies podem acessar nutrientes limitados com maior ou menor sucesso de acordo com suas especificidades. Por exemplo, sua capacidade de competir por nutrientes aumenta em resposta a expansão do sistema radicular e associação simbiótica com fungos micorrízicos arbusculares (AM), sendo este, um mecanismo chave no balanço nutricional de árvores amazônicas (Lambers et al., 2008; Reichert et al., 2022; Smith et al., 2011). Suas estratégias de alocação de nutrientes e investimento celular também mudam, enquanto umas priorizam a formação de folhas maiores, potencializando a área fotossintética, outras investem em maior área de xilema ativo, favorecendo o transporte de água e nutrientes (Aoyagi and Kitayama, 2016; Baligar et al., 2001; Ingestad and Agren, 1991; Lisi et al., 2008). No entanto, ao compararmos as espécies do presente estudo com gêneros coocorrentes das outras 10 parcelas avaliadas, como *Amaioua*, *Protium* e *Ocotea*, não observamos um padrão claro de maior teor de P na madeira em função das espécies.

A composição física do solo, também pode ter influenciado no maior teor de P na madeira. Os solos do presente estudo são majoritariamente arenosos, com fração de areia total na faixa de 76-88% (Figura 1). No entanto, ao observarmos parcelas ao longo da Bacia Amazônica, é possível verificar que, comumente, maior teor de P no solo e na madeira são encontrados em solos com menor fração de areia (5-66%) (Lira-Martins et al., 2019; Quesada et al., 2010a).

Solos neotropicais com alto teor de areia, devido ao processo de intemperismo e lixiviação dos nutrientes geralmente apresentam baixa disponibilidade de P (Ahmad, 2016; Quesada et al., 2010a; Soong et al., 2020). Entretanto, os solos mais arenosos do presente estudo, foram também os que apresentaram maior teor de P res, coincidindo com os pontos observados na Terra Preta de Índio, TPI (Figura 1 e S1). Nesses solos, Oliveira et al. (2022) observaram maior teor de carbono pirogênico do solo e biomassa acima do solo, em comparação à sítios adjacentes, de baixo status nutricional dos solos. Foi justamente em TPI, que os maiores valores de P no solo e na madeira foram observados (Figura 1). Possivelmente, a combinação entre solos arenosos e antropização-fertilização indígena, favoreceu maior alocação de P na madeira e amenização da vulnerabilidade do xilema, conforme citado no tópico anterior. Parte do mecanismo possível, é a expansão esperada do sistema radicular das plantas, comum em condições de menor disponibilidade hídrica e impedimento físico (Schenk and Jackson, 2002).

É por meio do sistema radicular e da sua microbiota associada, que a absorção de água e nutrientes ocorre pela planta. Por exemplo, aumento da especialização funcional das raízes e mudanças na sua estrutura (e.g., aninhadas) são influenciadas principalmente por parâmetros do solo (Lambers, 2022) e resultam tanto em aumento da capacidade de transporte, como da absorção de P (Lambers et al., 2006) e nutrientes (Bordron et al., 2019). Além disso, solos com maior fração de areia e maior status nutricional também afetam positivamente a produção de inóculos de micorrizas arbusculares (AM) e sua colonização nas raízes (Okiobé et al., 2015). A simbiose AM é a principal via de disponibilização de P inorgânico (i.e., disponível) para as plantas (Lambers, 2022; Lambers et al., 2006; Smith et al., 2011) e sua associação está presente em aproximadamente 80% das espécies arbóreas no Neotrópico (Corrales et al., 2018). Portanto, seu favorecimento – como as condições abióticas do presente estudo – podem ter beneficiado maior alocação de P na madeira. Especialmente, considerando que o efeito da disponibilidade de P no solo é maior sobre o desenvolvimento de fungos AM, do que as características dos hospedeiros (e.g., atributos das raízes das plantas hospedeiras) (Hogan et al., 2023).

O aumento da diversidade de mecanismos para absorção e uso de nutrientes, especialmente de P, é um dos principais mecanismos que promovem a diversidade de espécies e que mantém a produtividade de florestas tropicais em solos de baixo status nutricional (Aoyagi et al., 2022). Especialmente na Amazônia, onde o P é um dos elementos centrais na dinâmica das

florestas, essa diversidade de estratégias de uso e aquisição de P, ocorre principalmente em função da sua disponibilidade no solo (e.g., maior forrageamento e efeito de fungos AM em solos com maior status de P) (Reichert et al., 2022). A interação entre solos, raízes, microbiota e a capacidade de absorção, alocação e uso de nutrientes pelas plantas carece de maiores investigações, especialmente nos trópicos (Lambers, 2022; Reichert et al., 2022; Smith et al., 2011). Essas características, parcialmente, podem explicar a maior concentração de P na madeira observada em comparação a outros estudos (Heineman et al., 2016; Lira-Martins et al., 2019; Smith et al., 2011) e as demais parcelas avaliadas (Figura S3).

Escalonamento de nutrientes entre folhas e madeira

Nas relações de escalonamento de nutrientes entre órgãos variações ocorreram em função das espécies e do tipo de nutrientes (Figura 4). Apesar de não observamos relações significativas para alguns nutrientes entre solos e tecidos - como K nas folhas e madeira; e Ca na madeira - entre órgãos, diversos nutrientes escalonaram positivamente de forma significativa entre órgãos: P ($R^2c = 0.40$, $CCI = 0.12$, $p=0.001$), K ($R^2c = 0.36$, $CCI = 0.20$, $p=0.006$), Ca ($R^2c = 0.32$, $CCI = 0.23$, $p=0.001$) e Mg ($R^2c = 0.40$, $CCI = 0.12$, $p=0.001$). Contudo, para alguns nutrientes: N ($R^2c = 0.25$, $CCI = 0.23$, $p=0.36$) e S ($R^2c = 0.41$, $CCI = 0.40$, $p=0.51$), houve ausência de relação significativa entre nutrientes e os maiores valores de CCI (Tabela 3). Para os macronutrientes mais investigados na literatura (i.e., N e P), observamos relação positiva significativa apenas para P, enquanto que o escalonamento de N entre órgãos foi basicamente constituído pelas diferenças entre as espécies (alto CCI) (Figura 4 e Tabela 3). Em trabalhos prévios, comumente ambos nutrientes (além de K e Ca, no caso de Heineman et al., 2016) apresentaram forte escalonamento positivo entre órgãos (Heineman et al., 2016; Yan et al., 2016; Yang et al., 2014). Entretanto, os trabalhos citados não controlaram o efeito dos sítios/espécies nas relações testadas e, apesar de Yan et al. (2016) terem avaliado as relações de escalonamento de N e P entre órgãos (folhas-madeira) para diferentes grupos: decíduas, perenifólias e coníferas, além de leguminosas e não leguminosas, mesmo entre espécies há efeito taxonômico nas estratégias de alocação de nutrientes (Lira-Martins et al., 2022, 2019) (Figuras 3 e 4 e Tabela 3).

A ausência do controle do efeito dos sítios e espécies, especialmente se as diferenças absolutas são grandes, podem gerar padrões e interpretações inadequadas (i.e., falácia ecológica).

Por exemplo, Lira-Martins et al. (2019) empregaram modelos bivariados (OLS) e de efeitos mistos (MEM) para testar como os modelos divergiam na avaliação do escalonamento de nutrientes em folhas e madeira. Enquanto N apresentou relação significativa somente quando o efeito das espécies era desconsiderado (OLS), K apresentou relação significativa somente ao considerar o efeito das espécies como variável aleatória (MEM). Tanto no nosso estudo, como no de Lira-Martins et al. (2019), K e Mg escalonaram positivamente entre órgãos (Figura 4). E, apesar de algumas divergências entre estudo ocorrerem, como no caso do escalonamento de Ca e P entre órgãos, é evidente a importância de se considerar o efeito das espécies nas relações testadas, visto que as estratégias de uso e alocação de nutrientes variam amplamente em função dos táxons (Hättenschwiler et al., 2008; John et al., 2007; Lira-Martins et al., 2022).

Parâmetros de história de vida e a composição de nutrientes

A relação negativa que hipotetizamos entre densidade da madeira e teor de nutrientes (para folhas e madeira) não foi encontrada (Figura 5). Apesar de Patiño et al. (2012) não terem encontrado relação entre densidade da madeira e teor de N e Mg foliar, assim como no presente estudo, para P, Ca e K, relação negativa e significativa foi constatada. O mesmo foi observado para o teor de nutrientes na madeira (i.e., ausência de relação significativa com densidade da madeira). Tanto Heineman et al. (2016), como Lira-Martins et al. (2019), também não encontraram relação significativa entre densidade da madeira e Ca, Mg e N na madeira. Contudo, negativa e significativa para P e K, respectivamente. A relação da densidade da madeira com atributos funcionais varia em múltiplas escalas em florestas tropicais úmidas (Patiño et al., 2012). No nosso estudo, em abordagem local (i.e., sob mesmo clima) e com espécies perenifólias amostradas ao longo de um amplo gradiente de status nutricional, a densidade da madeira não se mostrou como um bom preditor do teor de nutrientes nas folhas e na madeira (Figura 5).

Parte da ausência de relação entre nutrientes e densidade da madeira pode ser derivada do efeito da fenologia das espécies do presente estudo, considerando que todas são perenifólias. A densidade da madeira se relaciona com a fenologia por meio da modulação da capacidade de armazenamento de água e nutrientes nos tecidos das plantas. Por exemplo, espécies com densidade da madeira menor, tendem a ter estratégias mais aquisitivas e serem as primeiras a entrarem nos estágios de floração e maturação de frutos em uma comunidade (Galvão et al.,

2021), por consequência, afetando a estratégia de alocação de nutrientes nas plantas (Lira-Martins et al., 2022). Essa relação pode ser observada nos valores de densidade da madeira, que apresentaram faixa relativamente reduzida e baixa variação intra e entre espécies ($0.571 - 0.772 \text{ g cm}^{-3} \pm 0.06$). Para a maioria dos nutrientes, entretanto, alta variação foi observada (Tabela S2). Por exemplo, observamos alta variação de Ca nas folhas e na madeira, tanto entre espécies (Figura 3), como intra (Tabela S2). Portanto, os resultados indicam que a resposta de espécies perenifólias, sob as condições de clima e topografia semelhantes ao longo de alta variação na disponibilidade de nutrientes é principalmente química e não estrutural.

CONCLUSÕES

A composição física e química dos solos modulou os atributos funcionais das espécies perenifólias avaliadas. Maior teor de areia total não teve efeito na formação de um sistema hidráulico de maior segurança no xilema, possivelmente devido ao maior status nutricional desses solos.

Alta variabilidade nutricional foi observada, tanto nos solos, como nas folhas e na madeira. Possivelmente a mobilidade dos nutrientes modulou sua alocação nos órgãos: solos com maior teor de Ca (menor mobilidade) resultou no seu aumento significativo apenas nas folhas; enquanto que para K (maior mobilidade), não houve relação entre solos e sua alocação nos diferentes órgãos. O P (mobilidade intermediária), por sua vez, mostrou-se como elemento central no metabolismo intraespecífico, visto ser o único nutriente a escalonar positivamente na relação madeira~solos, além de ser o único a apresentar relações significativas em todos os modelos: folha~solos, madeira~solos e madeira~folhas.

A composição química entre-órgãos escalonou positivamente para Ca, Mg, K e P, enquanto que N e S não apresentaram relações significativas. As evidências sugerem que os parâmetros intraespecíficos de densidade da madeira estão desassociados de variações químicas foliares e da madeira. Relações significativas entre densidade da madeira e teor de nutrientes das folhas e madeira não foram observadas.

Nossos resultados evidenciam a importância da análise da composição dos solos em alta resolução, indicando ainda a importância da análise da sua microbiota. Esses parâmetros estão associados com os nutrientes da vegetação e suas estratégias de absorção, uso e alocação nos tecidos. Essas informações devem auxiliar desde o entendimento básico de como as árvores estruturam sua madeira e regulam seu balanço nutricional em função dos solos, à quantificação da produtividade de florestas e sua vulnerabilidade às mudanças do clima.

Agradecimentos

Agradecemos à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001 e à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP, bolsas nº 2019/01847-0, nº 2018/24514-7 e nº 2020/21579-3) e às equipes que possibilitaram as coletas de campo e análise do material. Prof. Augusto Franco e Raiane Beú da Universidade de Brasília (UnB), Prof. David Galbraith, da University of Leeds, Profa. Beatriz Marimon, da Universidade de Mato Grosso (UNEMAT), Dr. José Aragão, da Universidade Federal do Ceará (UFC), Prof. Cláudio Lisi da Universidade de Sergipe (UFS) e ao Prof. Peter Groenendijk, da Universidade de Campinas (Unicamp) pelo apoio e coordenação. Em especial, ao amigo Paiaco, pelos múltiplos apoios durante nossa estadia em Gaúcha do Norte – MT.

REFERÊNCIAS

- Ahmad, N., 2016. Tropical clay soils, their use and management: Outlook on Agriculture, 13, 87–95 <https://doi.org/10.1177/003072708401300205>.
- Alvares, C.A., Stape, J.L., Sentelhas, P.C., de Moraes Gonçalves, J.L., Sparovek, G., 2013. Köppen's climate classification map for Brazil. Meteorologische Zeitschrift 711–728. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>
- Aoyagi, R., Kitayama, K., 2016. Nutrient allocation among plant organs across 13 tree species in three Bornean rain forests with contrasting nutrient availabilities. J Plant Res 129, 675–684. <https://doi.org/10.1007/s10265-016-0826-z>
- Aoyagi, R., Kitayama, K., Turner, B.L., 2022. How do tropical tree species maintain high growth rates on low-phosphorus soils? Plant Soil 480, 31–56. <https://doi.org/10.1007/s11104-022-05602-2>
- Asner, G.P., Martin, R.E., Tupayachi, R., Anderson, C.B., Sinca, F., Carranza-Jiménez, L., Martinez, P., 2014. Amazonian functional diversity from forest canopy chemical assembly. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 111, 5604–5609. <https://doi.org/10.1073/pnas.1401181111>

- Baligar, V.C., Fageria, N.K., He, Z.L., 2001. Nutrient use efficiency in plants. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*. <https://doi.org/10.1081/CSS-100104098>
- Benjamini, Y., Hochberg, Y., 1995. Controlling the False Discovery Rate: A Practical and Powerful Approach to Multiple Testing. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological)* 57, 289–300. <https://doi.org/10.1111/j.2517-6161.1995.tb02031.x>
- Bordron, B., Robin, A., Oliveira, I.R., Guillemot, J., Laclau, J.P., Jourdan, C., Nouvellon, Y., Abreu-Junior, C.H., Trivelin, P.C.O., Gonçalves, J.L.M., Plassard, C., Bouillet, J.P., 2019. Fertilization increases the functional specialization of fine roots in deep soil layers for young *Eucalyptus grandis* trees. *Forest Ecology and Management, Roots and Rhizospheres in Forest Ecosystems* 431, 6–16. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.03.018>
- Brando, P.M., Coe, M.T., DeFries, R., Azevedo, A.A., 2013. Ecology, economy and management of an agroindustrial frontier landscape in the southeast Amazon. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 368, 20120152. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0152>
- Bremner, J., Mulvaney, C., 1996. Nitrogen-total. *Methods of soil analysis, Part 2. Soil Science Society of America Book Series* 5, 1085–1121.
- Brodersen, C., McElrone, A., 2013. Maintenance of xylem Network Transport Capacity: A Review of Embolism Repair in Vascular Plants. *Frontiers in Plant Science* 4.
- Cary, K.L., Ranieri, G.M., Pittermann, J., 2020. Xylem form and function under extreme nutrient limitation: an example from California's pygmy forest. *New Phytologist*. <https://doi.org/10.1111/nph.16405>
- Chen, B., Fang, J., Piao, S., Ciais, P., Black, T.A., Wang, F., Niu, S., Zeng, Z., Luo, Y., 2023. A meta-analysis highlights globally widespread potassium limitation in terrestrial ecosystems. *New Phytologist* nph.19294. <https://doi.org/10.1111/nph.19294>
- Corrales, A., Henkel, T.W., Smith, M.E., 2018. Ectomycorrhizal associations in the tropics – biogeography, diversity patterns and ecosystem roles. *New Phytologist* 220, 1076–1091. <https://doi.org/10.1111/nph.15151>
- Costa, M.L. da, Kern, D.C., 1999. Geochemical signatures of tropical soils with archaeological black earth in the Amazon, Brazil. *Journal of Geochemical Exploration* 66, 369–385. [https://doi.org/10.1016/S0375-6742\(99\)00038-2](https://doi.org/10.1016/S0375-6742(99)00038-2)
- Domec, J.C., Gartner, B.L., 2001. Cavitation and water storage capacity in bole xylem segments of mature and young Douglas-fir trees. *Trees - Structure and Function*. <https://doi.org/10.1007/s004680100095>
- Falcao, N.P. de S., Clement, C.R., Tsai, S.M., Comerford, N.B., 2009. *Pedology, Fertility, and Biology of Central Amazonian Dark Earths*.
- Fonti, P., von Arx, G., Garcia-Gonzalez, I., Eilmann, B., Sass-Klaassen, U., Gartner, H., Eckstein, D., 2010. Studying global change through investigation of the plastic responses of xylem anatomy in tree rings. *New Phytologist* 185, 42–53. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03030.x>
- Fromm, J., 2010. Wood formation of trees in relation to potassium and calcium nutrition. *Tree physiology* 30, 1140–7. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpq024>
- Fyllas, N.M., Patino, S., Baker, T.R., Bielefeld Nardoto, G., Martinelli, L.A., Quesada, C.A., Paiva, R., Schwarz, M., Horna, V., Mercado, L.M., Santos, A., Arroyo, L., Jiménez, E.M., Luizao, F.J., Neill, D.A., Silva, N., Prieto, A., Rudas, A., Silviera, M., G. Vieira, I.C., Lopez-Gonzalez, G., Malhi, Y., Phillips, O.L., Lloyd, J., 2009. Basin-wide

- variations in foliar properties of Amazonian forest: Phylogeny, soils and climate. *Biogeosciences* 6, 2677–2708. <https://doi.org/10.5194/bg-6-2677-2009>
- Galvão, F.G., Alves de Lima, A.L., Candeia de Oliveira, C., da Silva, V.F., Rodal, M.J.N., 2021. The importance of wood density in determining the phenology of tree species in a coastal rain forest. *Biotropica* 53, 1134–1141. <https://doi.org/10.1111/btp.12954>
- Goldstein, G., Bucci, S.J., Scholz, F.G., 2013. Why do trees adjust water relations and hydraulic architecture in response to nutrient availability? *Tree Physiology* 33, 238–240. <https://doi.org/10.1093/TREEPHYS/TPT007>
- Hacke, U.G., Sperry, J.S., 2001. Functional and ecological xylem anatomy. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 4, 97–115. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-15783-2>
- Hacke, U.G., Sperry, J.S., Pockman, W.T., Davis, S.D., McCulloh, K.A., 2001. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia* 126, 457–461. <https://doi.org/10.1007/s004420100628>
- Hacke, U.G., Sperry, J.S., Wheeler, J.K., Castro, L., 2006. Scaling of angiosperm xylem structure with safety and efficiency. *Tree Physiology* 26, 689–701. <https://doi.org/10.1093/TREEPHYS/26.6.689>
- Hajek, P., Kurjak, D., von Wühlisch, G., Delzon, S., Schuldt, B., 2016. Intraspecific Variation in Wood Anatomical, Hydraulic, and Foliar Traits in Ten European Beech Provenances Differing in Growth Yield. *Frontiers in Plant Science* 7, 791. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00791>
- Hättenschwiler, S., Aeschlimann, B., Coûteaux, M.-M., Roy, J., Bonal, D., 2008. High variation in foliage and leaf litter chemistry among 45 tree species of a neotropical rainforest community. *New Phytologist* 179, 165–175. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02438.x>
- Hauenstein, S., Nebel, M., Oelmann, Y., 2020. Impacts of Fertilization on Biologically Cycled P in Xylem Sap of *Fagus sylvatica* L. Revealed by Means of the Oxygen Isotope Ratio in Phosphate. *Frontiers in Forests and Global Change* 3.
- Heineman, K.D., Turner, B.L., Dalling, J.W., 2016. Variation in wood nutrients along a tropical soil fertility gradient. *New Phytologist* 211, 440–454. <https://doi.org/10.1111/nph.13904>
- Hogan, J.A., Jusino, M.A., Smith, M.E., Corrales, A., Song, X., Hu, Y., Yang, J., Cao, M., Valverde-Barrantes, O.J., Baraloto, C., 2023. Root-associated fungal communities are influenced more by soils than by plant-host root traits in a Chinese tropical forest. *New Phytologist* 238, 1849–1864. <https://doi.org/10.1111/nph.18821>
- Ingestad, T., Agren, G.I., 1991. The Influence of Plant Nutrition on Biomass Allocation. *Ecological Applications* 1, 168–174. <https://doi.org/10.2307/1941809>
- Ivanauskas, N.M., Monteiro, R., Rodrigues, R.R., 2008. Classificação fitogeográfica das florestas do Alto Rio Xingu. *Acta Amaz.* 38, 387–402. <https://doi.org/10.1590/S0044-59672008000300003>
- John, R., Dalling, J.W., Harms, K.E., Yavitt, J.B., Stallard, R.F., Mirabello, M., Hubbell, S.P., Valencia, R., Navarrete, H., Vallejo, M., Foster, R.B., 2007. Soil nutrients influence spatial distributions of tropical trees species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104, 864–869. <https://doi.org/10.1073/PNAS.0604666104>
- Lambers, H., 2022. Phosphorus Acquisition and Utilization in Plants. *Annual Review of Plant Biology* 73, 17–42. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-102720-125738>

- Lambers, H., Raven, J.A., Shaver, G.R., Smith, S.E., 2008. Plant nutrient-acquisition strategies change with soil age. *Trends Ecol Evol* 23, 95–103. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.10.008>
- Lambers, H., Shane, M.W., Cramer, M.D., Pearse, S.J., Veneklaas, E.J., 2006. Root Structure and Functioning for Efficient Acquisition of Phosphorus: Matching Morphological and Physiological Traits. *Annals of Botany* 98, 693–713. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl114>
- Lehmann, J., Kern, D., German, L., McCann, J., Martins, G., Moreira, A., 2003. Soil fertility and production potential 105–124.
- Lira-Martins, D., Humphreys-Williams, E., Strekopytov, S., Ishida, F.Y., Quesada, C.A., Lloyd, J., 2019. Tropical tree branch-leaf nutrient scaling relationships vary with sampling location. *Frontiers in Plant Science* 10. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00877>
- Lira-Martins, D., Quesada, C.A., Strekopytov, S., Humphreys-Williams, E., Herault, B., Lloyd, J., 2022. Wood Nutrient-Water-Density Linkages Are Influenced by Both Species and Environment. *Frontiers in Plant Science* 0, 528. <https://doi.org/10.3389/FPLS.2022.778403>
- Lisi, C.S., Tomazello-Filho, M., Botosso, P.C., Roig, F.A., Maria, V.R.B., Ferreira-fedele, L., Voigt, A.R.A., 2008. Tree-ring formation, radial increment periodicity, and phenology of tree species from a seasonal semi-deciduous forest in southeast Brazil 29, 189–207.
- Malavolta, E., Vitti, G.C., Oliveira, S.A. de, 1997. Avaliação do estado nutricional das plantas: princípios e aplicações.
- McLaughlin, S.B., Wimmer, R., 1999. Calcium physiology and terrestrial ecosystem processes. *New Phytologist* 142, 373–417. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1999.00420.x>
- Melo Jr, J.C.F., Amorim, M.W., Soffiatti, P., 2018. Comparative wood anatomy of *Ficus cestrifolia* (Moraceae) in two distinct soil conditions. *Rodriguésia* 69, 2109–2118. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201869440>
- Menezes, J., Garcia, S., Grandis, A., Nascimento, H., Domingues, T.F., Guedes, A.V., Aleixo, I., Camargo, P., Campos, J., Damasceno, A., Dias-Silva, R., Fleischer, K., Kruijt, B., Cordeiro, A.L., Martins, N.P., Meir, P., Norby, R.J., Pereira, I., Portela, B., Rammig, A., Ribeiro, A.G., Lapola, D.M., Quesada, C.A., 2022. Changes in leaf functional traits with leaf age: when do leaves decrease their photosynthetic capacity in Amazonian trees? *Tree Physiology* 42, 922–938. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpab042>
- Metcalfe, D.B., Asner, G.P., Martin, R.E., Silva Espejo, J.E., Huasco, W.H., Farfán Amézquita, F.F., Carranza-Jimenez, L., Galiano Cabrera, D.F., Baca, L.D., Sinca, F., Huaraca Quispe, L.P., Taype, I.A., Mora, L.E., Dávila, A.R., Solórzano, M.M., Puma Vilca, B.L., Laupa Román, J.M., Guerra Bustios, P.C., Revilla, N.S., Tupayachi, R., Girardin, C.A.J., Doughty, C.E., Malhi, Y., 2014. Herbivory makes major contributions to ecosystem carbon and nutrient cycling in tropical forests. *Ecology Letters* 17, 324–332. <https://doi.org/10.1111/ele.12233>
- Okiobé, S.T., Angue, M.A., Bougnom, B.P., Onana, B., Nwaga, D., 2015. Improvement of arbuscular mycorrhizal fungi inoculum production by nutrient solution concentration and soil texture variation. *Int J Agron Agric Res* 6, 7–20.
- Ordoñez, J.C., Van Bodegom, P.M., Witte, J.P.M., Wright, I.J., Reich, P.B., Aerts, R., 2009. A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. *Global Ecology and Biogeography* 18, 137–149. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2008.00441.x>

- Parsons, S.A., Congdon, R.A., Storlie, C.J., Shoo, L.P., Williams, S.E., 2012. Regional patterns and controls of leaf decomposition in Australian tropical rainforests. *Austral Ecology* 37, 845–854. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2011.02347.x>
- Patiño, S., Fyllas, N.M., Baker, T.R., Paiva, R., Quesada, C.A., Santos, A.J.B., Schwarz, M., ter Steege, H., Phillips, O.L., Lloyd, J., 2012. Coordination of physiological and structural traits in Amazon forest trees. *Biogeosciences* 9, 775–801. <https://doi.org/10.5194/bg-9-775-2012>
- Quesada, C.A., Lloyd, J., Schwarz, M., Al., E., Paiva, R., 2010a. Variations in chemical and physical properties of Amazon forest soils in relation to their genesis. *Biogeosciences*. <https://doi.org/10.5194/bg-7-1515-2010>
- Quesada, C.A., Lloyd, J., Schwarz, M., Al., E., Paiva, R., 2010b. Variations in chemical and physical properties of Amazon forest soils in relation to their genesis. *Biogeosciences*. <https://doi.org/10.5194/bg-7-1515-2010>
- Reed, S.C., Townsend, A.R., Davidson, E.A., Cleveland, C.C., 2012. Stoichiometric patterns in foliar nutrient resorption across multiple scales. *New Phytologist* 196, 173–180. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04249.x>
- Reich, P.B., Uhl, C., Walters, M.B., Ellsworth, D.S., 1991. Leaf lifespan as a determinant of leaf structure and function among 23 amazonian tree species. *Oecologia* 86, 16–24. <https://doi.org/10.1007/BF00317383>
- Reichert, T., Rammig, A., Fuchslueger, L., Lugli, L.F., Quesada, C.A., Fleischer, K., 2022. Plant phosphorus-use and -acquisition strategies in Amazonia. *New Phytologist* 234, 1126–1143. <https://doi.org/10.1111/nph.17985>
- Schenk, H.J., Jackson, R.B., 2002. Rooting depths, lateral root spreads and below-ground/above-ground allometries of plants in water-limited ecosystems. *Journal of Ecology* 90, 480–494. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2002.00682.x>
- Scholz, A., Klepsch, M., Karimi, Z., Jansen, S., 2013. How to quantify conduits in wood? *Frontiers in Plant Science*. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00056>
- Schuldt, B., Knutzen, F., Delzon, S., Jansen, S., Müller-Haubold, H., Burlett, R., Clough, Y., Leuschner, C., 2016. How adaptable is the hydraulic system of European beech in the face of climate change-related precipitation reduction? *New Phytologist* 210, 443–458. <https://doi.org/10.1111/nph.13798>
- Smith, S.E., Jakobsen, I., Grønlund, M., Smith, F.A., 2011. Roles of Arbuscular Mycorrhizas in Plant Phosphorus Nutrition: Interactions between Pathways of Phosphorus Uptake in Arbuscular Mycorrhizal Roots Have Important Implications for Understanding and Manipulating Plant Phosphorus Acquisition. *Plant Physiology* 156, 1050–1057. <https://doi.org/10.1104/pp.111.174581>
- Sombroek, W.G., 1966. Amazon soils : a reconnaissance of the soils of the Brazilian Amazon region.
- Soong, J.L., Janssens, I.A., Grau, O., Margalef, O., Stahl, C., Van Langenhove, L., Urbina, I., Chave, J., Dourdain, A., Ferry, B., Freycon, V., Herault, B., Sardans, J., Peñuelas, J., Verbruggen, E., 2020. Soil properties explain tree growth and mortality, but not biomass, across phosphorus-depleted tropical forests. *Scientific Reports* 10. <https://doi.org/10.1038/S41598-020-58913-8>
- Spannl, S., Homeier, J., Bräuning, A., 2016. Nutrient-induced modifications of wood anatomical traits of *Alchornea lojaensis* (Euphorbiaceae). *Frontiers in Earth Science* 4, 1–13. <https://doi.org/10.3389/feart.2016.00050>

- Sperry, J.S., Hacke, U.G., 2004. Analysis of circular bordered pit function I. Angiosperm vessels with homogenous pit membranes. *American journal of botany* 91, 369–385.
- Sperry, J.S., Hacke, U.G., Oren, R., Comstock, J.P., 2002. Water deficits and hydraulic limits to leaf water supply. *Plant, Cell and Environment* 25, 251–263.
<https://doi.org/10.1046/j.0016-8025.2001.00799.x>
- Tavakol, E., Jáklí, B., Cakmak, I., Dittert, K., Karlovsky, P., Pfohl, K., Senbayram, M., 2018. Optimized potassium nutrition improves plant-water-relations of barley under PEG-induced osmotic stress. *Plant Soil* 430, 23–35. <https://doi.org/10.1007/s11104-018-3704-8>
- Traversari, S., Neri, A., Traversi, M.L., Giovannelli, A., Francini, A., Sebastiani, L., 2020. Daily osmotic adjustments in stem may be good predictors of water stress intensity in poplar. *Plant Physiology and Biochemistry* 146, 13–22.
<https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2019.10.039>
- Turner, N.C., 2018. Turgor maintenance by osmotic adjustment: 40 years of progress. *Journal of Experimental Botany* 69, 3223–3233. <https://doi.org/10.1093/jxb/ery181>
- Tyree, M.T., Zimmermann, M.H., 2002. Xylem Structure and the Ascent of Sap, Springer Series in Wood Science. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg.
<https://doi.org/10.1007/978-3-662-04931-0>
- Wood, T.E., Lawrence, D., Wells, J.A., 2011. Inter-specific Variation in Foliar Nutrients and Resorption of Nine Canopy-tree Species in a Secondary Neotropical Rain Forest. *Biotropica* 43, 544–551. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2010.00740.x>
- Yan, Z., Li, P., Chen, Y., Han, W., Fang, J., 2016. Nutrient allocation strategies of woody plants: an approach from the scaling of nitrogen and phosphorus between twig stems and leaves. *Sci Rep* 6, 20099. <https://doi.org/10.1038/srep20099>
- Yang, B., He, M., Shishov, V., Tychkov, I., Vaganov, E., Rossi, S., Ljungqvist, F.C., Bräuning, A., Griesinger, J., 2017. New perspective on spring vegetation phenology and global climate change based on Tibetan Plateau tree-ring data. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114, 6966–6971. <https://doi.org/10.1073/pnas.1616608114>
- Yang, X., Tang, Z., Ji, C., Liu, H., Ma, W., Mohhamot, A., Shi, Z., Sun, W., Wang, T., Wang, X., Wu, X., Yu, S., Yue, M., Zheng, C., 2014. Scaling of nitrogen and phosphorus across plant organs in shrubland biomes across Northern China. *Sci Rep* 4, 5448.
<https://doi.org/10.1038/srep05448>

LISTA DE ANEXOS

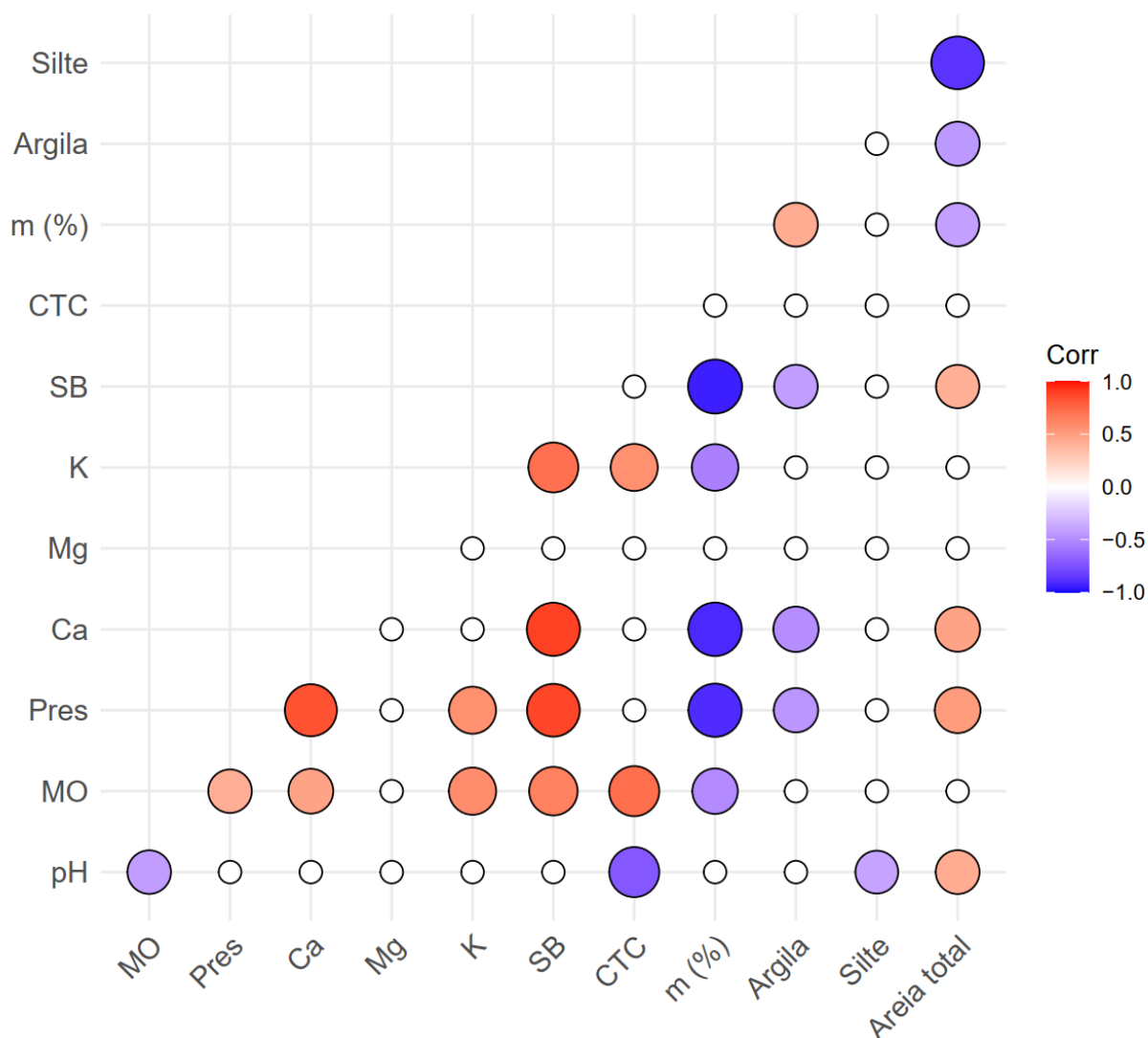


Figura S1. Correlação entre os parâmetros físicos: teor de areia, argila e silte e químicos dos solos: pH, matéria orgânica [MO], fósforo em resina (P res), Ca, Mg, K, soma de bases [SB], capacidade de troca catiônica [CTC] e saturação por Al^{+3} , m (%). Relações não significativas em círculos brancos. Relações significativas em vermelho (positiva) e azul (negativa). Método = Spearman.

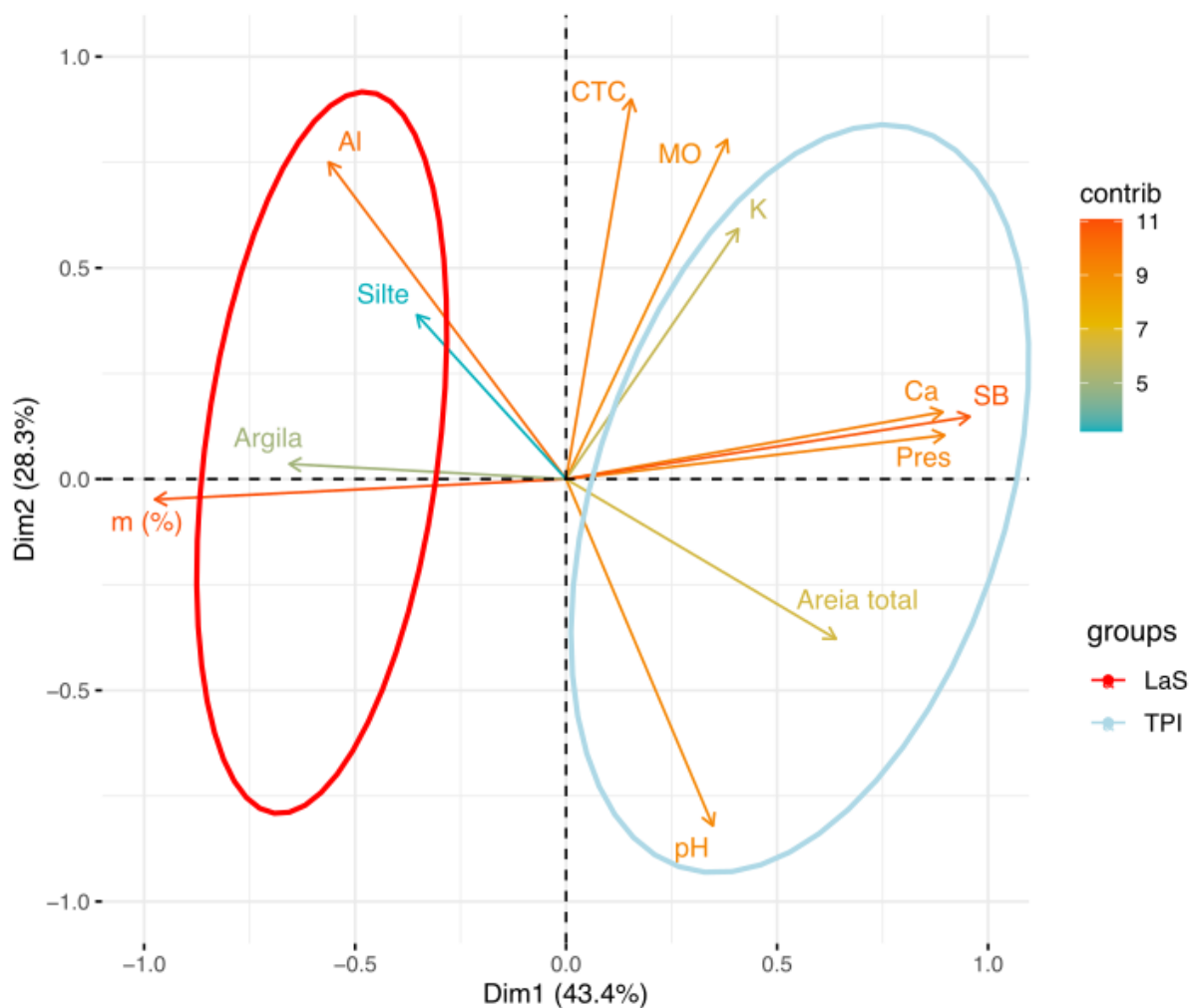


Figura S2. Análise de componentes principais dos parâmetros físicos: teor de areia, argila e silte e químicos dos solos: pH, matéria orgânica [MO], fósforo em resina (P res), Ca, K, soma de bases [SB], capacidade de troca catiônica [CTC] e saturação por Al^{+3} (m%), agrupados pelo tipo de solo: Latossolo (LaS) e Terra Preta de Índio (TPI).

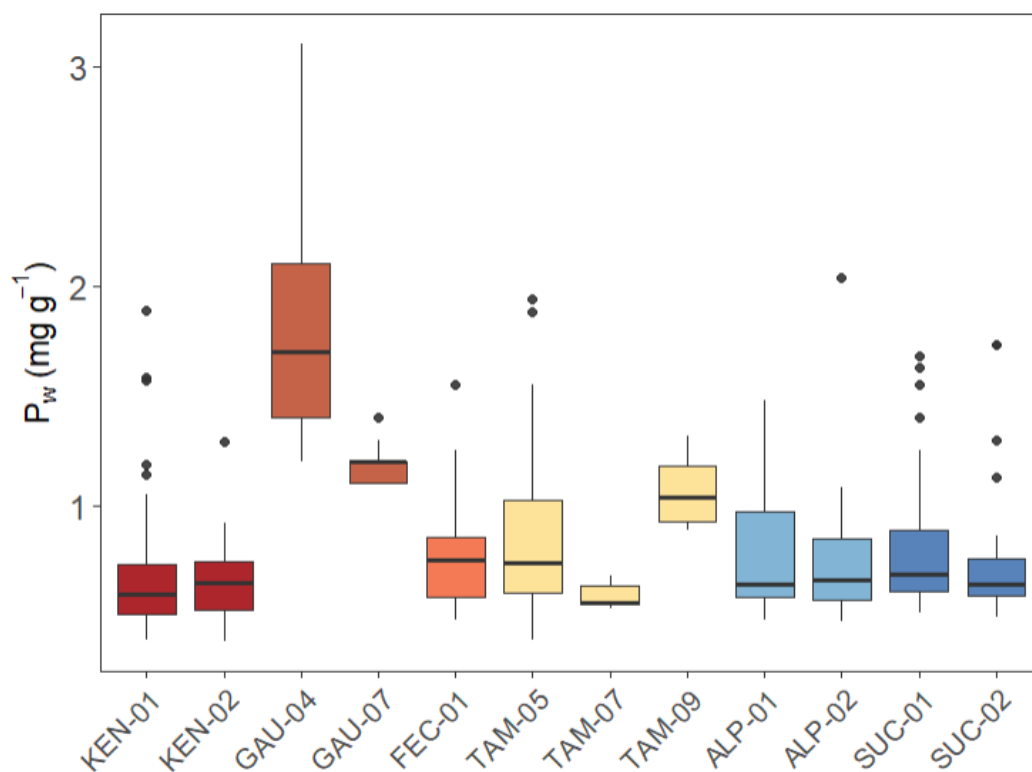


Figura S3. Variação do teor de fósforo na madeira dos ramos (P_w) de árvores de dossel ao longo de parcelas avaliadas na Bacia Amazônica. Para o presente capítulo, avaliamos diretamente apenas GAU-04 e GAU-07.

Tabela S1. Estimativas dos parâmetros dos modelos lineares de efeito misto entre nutrientes das folhas [L] e madeira (w) e densidade da madeira (WD). Para o efeito fixo (nutriente), descreveu-se a estimativa, erro padrão e o intervalo de confiança (IC 95%). Para o efeito aleatório (espécies) o Coeficiente de Correlação Intraclass – CCI (proporção da variabilidade total que é devida às diferenças entre as espécies) é observado. No caso de efeito estatisticamente significativo (p), os parâmetros são representados em negrito. Além disso, são mostrados o R^2 marginal (R^2_m) e condicional (R^2_c) (variância explicada sem e com efeitos aleatórios de espécies).

Modelo	Efeito fixo			Efeito aleatório				
	n	<i>Estim.</i>	<i>Err. pad</i>	<i>IC 95%</i>	<i>CCI</i>	R^2_m	R^2_c	p
$N_L \sim WD$	34	-0.21	0.21	-0.63 – 0.22	0.79	0.012	0.791	0.330
$P_L \sim WD$	34	-0.47	0.32	-1.12 – 0.19	0.58	0.044	0.601	0.160
$K_L \sim WD$	34	0.39	0.52	-0.66 – 1.45	0.16	0.019	0.180	0.453
$Ca_L \sim WD$	34	-0.05	0.61	-1.30 – 1.19	0.31	0.000	0.306	0.931
$Mg_L \sim WD$	34	-0.35	0.48	-1.32 – 0.63	0.35	0.016	0.360	0.472
$S_L \sim WD$	34	0.50	0.34	-0.20 – 1.19	0.38	0.060	0.415	0.154
$N_w \sim WD$	34	-0.61	0.42	-1.46 – 0.24	0.32	0.063	0.364	0.153
$P_w \sim WD$	34	-0.39	0.26	-0.92 – 0.14	0.07	0.068	0.137	0.145
$K_w \sim WD$	34	0.37	0.81	-1.29 – 2.03	0.20	0.007	0.201	0.651
$Ca_w \sim WD$	34	5.57	4.86	-4.35 – 15.49	0.33	0.039	0.356	0.260
$Mg_w \sim WD$	34	-1.30	1.91	-5.21 – 2.61	0.05	0.014	0.059	0.503
$S_w \sim WD$	34	-0.16	0.32	-0.82 – 0.49	0.36	0.008	0.367	0.615

Parâmetros passaram por transformação log 10

Tabela S2. Estimativas dos parâmetros dos modelos lineares de efeito misto entre atributos funcionais de vasos e teor de areia dos solos. Para o efeito fixo (atributo funcional), descreveu-se a estimativa, erro padrão e o intervalo de confiança (IC 95%). Para o efeito aleatório (espécies) o Coeficiente de Correlação Intraclass – CCI (proporção da variabilidade total que é devida às diferenças entre as espécies) é observado. No caso de efeito estatisticamente significativo (p), os parâmetros são representados em negrito. Além disso, são mostrados o R^2 marginal (R^2_m) e condicional (R^2_c) (variância explicada sem e com efeitos aleatórios de espécies).

Solo textura			Atributos funcionais															
Espécie	Areia t	$\pm$	VD	$\pm$	VF	$\pm$	DH	$\pm$	Kp	$\pm$	VI	$\pm$	VS	$\pm$	VM	$\pm$	WD	$\pm$
<i>A. guianensis</i>	842.7	25	0.034	0.005	55.9	18.7	0.042	0.007	4.9	2.1	0.001	0.000	36.3	13.9	63.7	13.9	0.663	0.037
<i>C. echinocarpus</i>	807.5	8	0.041	0.009	34.9	16.2	0.053	0.010	7.4	3.8	0.002	0.001	34.7	9.3	65.3	9.3	0.656	0.026
<i>M. floribunda</i>	822.0	33	0.031	0.004	58.2	28.7	0.040	0.005	3.6	0.5	0.001	0.001	76.6	13.2	23.4	13.2	0.772	0.035
<i>O. velloziana</i>	813.3	28	0.053	0.012	31.2	13.5	0.074	0.011	20.1	8.2	0.003	0.002	30.9	17.4	69.1	17.4	0.570	0.080
<i>P. pilosissimum</i>	807.6	32	0.032	0.003	55.7	20.5	0.044	0.004	5.3	1.3	0.001	0.000	69.5	9.6	30.6	9.6	0.702	0.097
<i>S. guianensis</i>	819.8	36	0.045	0.003	37.4	9.9	0.055	0.004	11.0	3.6	0.002	0.001	63.2	19.4	36.8	19.4	0.671	0.058
<i>X. amazonica</i>	827.8	35	0.041	0.009	53.0	26.1	0.057	0.007	11.4	3.8	0.001	0.001	17.9	9.1	82.1	9.1	0.629	0.066

CAPÍTULO 3 – Artigo original

Nutrientes e carboidratos não estruturais do xilema são modulados pelas espécies, solo e clima ao longo de um gradiente edafoclimático na Bacia Amazônica

Normas do periódico: *Global Change Biology*

Nutrientes e carboidratos não estruturais do xilema são modulados pelas espécies, solo e clima ao longo de um gradiente edafoclimático na Bacia Amazônica

Manolo Trindade Quintilhan¹, Demétrius Lira-Martins¹; Caroline Signori-Müller²; Julia V. Tavares³; David Galbraith⁴; Rafael Oliveira¹; Beatriz S. Marimon⁵; Peter Stoltenborg Groenendijk¹

¹Universidade Estadual de Campinas, manolo_trindade@yahoo.com.br; ²University of Exeter; ³University of Upsalla; ⁴University of Leeds; ⁵Universidade do Estado de Mato Grosso.

RESUMO

A biodiversidade da Floresta Amazônica detém vastas informações sobre os processos ecológicos de árvores tropicais. Essa diversidade é distribuída de maneira heterogênea em diversas condições ambientais, influenciando os processos evolutivos e estratégias funcionais das espécies. A interação entre o ambiente e a vegetação molda os atributos funcionais das árvores, afetando características morfológicas, fisiológicas, químicas e fenológicas. Essas mudanças têm um impacto significativo no crescimento, sobrevivência e reprodução das plantas. No entanto, ainda existem lacunas de conhecimento sobre como a composição química do xilema, a principal fonte de biomassa florestal, é afetada por fatores genéticos e abióticos, como as condições do solo e do clima. Neste estudo, investigamos a relação entre densidade da madeira, variáveis ambientais e composição química do xilema – nutrientes minerais e carboidratos não estruturais – compostos essenciais ao metabolismo vegetal. Para isso, analisamos mais de 100 espécies arbóreas distribuídas em um amplo gradiente edafoclimático na Amazônia (precipitação: 1.156 – 3.287 mm, soma de bases: 0,26 – 75,58 mmol kg⁻¹). Observamos que maior capacidade de armazenamento de água e nutrientes (i.e., menor densidade da madeira) apresentou relação positiva com maior teor de K, Na e açúcares solúveis. Entre localidades, as variações dos minerais na madeira ocorreram principalmente em função dos solos (para K e Ca), enquanto que os carboidratos não estruturais (NSC) apresentaram relação negativa com açúcares solúveis e amido e altos valores de déficit de pressão de vapor (VPD), além de equilíbrio homeostático na sua fração total (NSC_T). Os parâmetros avaliados, por modularem a taxa de crescimento das árvores, seu risco de mortalidade e ciclagem de nutrientes, são fundamentais para entender a produtividade, ciclos biogeoquímicos e taxas de mudanças de ecossistemas tropicais e globais. O balanço do carbono das florestas tropicais e suas variações em função do clima podem ser melhor avaliados por meio da análise de mecanismos hidráulico-nutricionais de suas árvores.

Palavras-chave: minerais, déficit de pressão de vapor, árvores tropicais.

INTRODUÇÃO

A biodiversidade da Floresta Amazônica é um vasto reservatório de informações sobre os processos ecológicos das árvores tropicais (Guayasamin et al., 2021; Ribas et al., 2012; Rull, 2011). Essa riqueza está distribuída de forma heterogênea, ao longo de diferentes condições ambientais, que regem os processos evolutivos e as estratégias funcionais das espécies (Giller, 1996; Hoorn et al., 2010; Sakschewski et al., 2016). A interação espaço-temporal entre o ambiente e a vegetação define como os atributos funcionais das árvores são influenciados, resultando em mudanças nas características morfológicas, fisiológicas, químicas e fenológicas (Aleixo et al., 2019; Hoorn et al., 2010; Patiño et al., 2012). Essas alterações têm implicações significativas no crescimento, sobrevivência e reprodução das plantas (Báez et al., 2022; Maracahipes et al., 2018; Quesada et al., 2012). No entanto, apesar dos atributos funcionais revelarem as estratégias ecológicas e adaptativas das árvores, ainda existe uma ampla lacuna de conhecimento sobre como a composição química do xilema – a principal fonte de biomassa florestal – é afetada por fatores genéticos e abióticos, como as condições do solo e clima (Bauters et al., 2022; Heineman et al., 2016; Lira-Martins et al., 2019).

Estudos anteriores demonstraram que os atributos químicos do xilema variam significativamente entre florestas, espécies e mesmo entre indivíduos da mesma espécie, influenciados por fatores como a densidade da madeira e a história de vida das árvores (Bauters et al., 2022; Heineman et al., 2016; Lira-Martins et al., 2022, 2019). Entender como essas variações afetam o funcionamento e o metabolismo de árvores é crítico para entender suas estratégias funcionais, relacionadas com a sua capacidade de das árvores em ambientes diversos (Báez et al., 2022; Maracahipes et al., 2018; Signori-Müller et al., 2021). Além disso, a densidade da madeira, é um indicador chave relacionado à capacidade de armazenamento de água e nutrientes, visto sua relação direta com a composição de minerais (principalmente K) e o balanço hídrico do xilema (Lira-Martins et al., 2022). Avanços na literatura evidenciaram como ao longo de ampla diversidade interespecífica variações na capacidade de armazenamento de água e nutrientes (i.e., densidade da madeira) está relacionada a composição de minerais (Bauters et al., 2022; Chave et al., 2009; Heineman et al., 2016; Lira-Martins et al., 2019, 2022; Zhao et al., 2020a) e carboidratos não estruturais (NSC) na madeira (Blumstein et al., 2023; Dickman et al., 2019; Signori-Müller et al., 2022, 2021). Entretanto, como a densidade da madeira modula a

composição de minerais e NSC de forma integrada, até onde sabemos, nunca foi testada ao longo de ampla diversidade de espécies e gradientes edafoclimáticos (Bauters et al., 2022; Blumstein et al., 2023; Chave et al., 2009).

Como a composição química do xilema é influenciada pelo clima e propriedades do solo é um aspecto ecológico chave ainda pouco compreendido, especialmente nos trópicos (Bauters et al., 2022; Bond, 2010; Van Langenhove et al., 2020). Ao longo de gradientes edafoclimáticos, como os observados na Bacia Amazônica, variações na precipitação e no status nutricional do solo são conhecidos por afetarem a estrutura da floresta, a biodisponibilidade de nutrientes e a composição química das árvores – principalmente folhas (Bond, 2010; Fyllas et al., 2009; Grau et al., 2017; Patiño et al., 2012; Signori-Müller et al., 2021). Isso ocorre devido as múltiplas funções que os minerais desempenham, como em processos celulares e entre órgãos, relacionados ao transporte de solutos, síntese de proteínas e expansão e diferenciação celular no meristema cambial (Deeken et al., 2002; Dreyer et al., 2017; Fromm, 2010). Além disso, a nível de processos ecossistêmicos, regem tanto a mortalidade, como a produtividade, estrutura e crescimento de florestas na Amazônia e no globo, influenciando ainda, sua resposta às mudanças do clima, considerando que em florestas com maior status nutricional, a produtividade tem aumentado em relação à fertilização de CO₂ atmosférico (Cunha et al., 2022; Fernández-Martínez et al., 2014; Fleischer et al., 2019; Soong et al., 2020). Entretanto, as informações sobre como a alocação de nutrientes absorvidos pelas raízes são transportados e alocados no xilema de árvores ao longo de gradientes ambientais são escassas e compreendê-las é um desafio (Bauters et al., 2022). Apesar disso, trabalhos prévios indicam que em resposta ao solo o teor de nutrientes na madeira escalona positivamente para Ca, K, Mg e P (Heineman et al., 2016) ao longo de gradientes no Panamá e estão associados principalmente com Ca e Na ao longo de florestas na Amazônia e Austrália (Lira-Martins et al., 2019).

Diante disso, o componente edáfico e climático emergem como os principais fatores que moldam os sistemas terrestres na Amazônia e na Terra (Joswig et al., 2022; Ordoñez et al., 2009; Quesada et al., 2012). Enquanto os minerais alocados no xilema estão principalmente associados com a qualidade do seu substrato – i.e., solos (Heineman et al., 2016) – a concentração de carboidratos não estruturais é especialmente modulada pelas variações do clima (Blumstein et al., 2023; Dickman et al., 2019; Signori-Müller et al., 2021). Os carboidratos não estruturais

(NSC) – amido e açúcares solúveis – são compostos orgânicos essenciais produzidos principalmente pela fotossíntese, desempenham diversas funções metabólicas (e.g., respiração e transporte de solutos) e são as principais reservas de energia das plantas (Hartmann and Trumbore, 2016). Por estarem diretamente associados a fotossíntese, maior precipitação comumente resulta em maior síntese de fotoassimilados, como carboidratos não estruturais (Newell et al., 2002). Enquanto o amido é uma das principais reservas energéticas das árvores, o açúcar solúvel atua como fonte de energia de rápida disponibilidade, regulando: o balanço hídrico celular (O'Brien et al., 2020), o crescimento reprodutivo (Hartmann and Trumbore, 2016) e temperatura foliar, visto suas maiores concentrações nos ramos de árvores, a fim de amenizar maior temperatura foliar (Dickman et al., 2019). Em escala global, atua como importante osmólito ao longo de ecossistemas, aliviando condições de estresse como temperaturas extremas, baixa disponibilidade hídrica e anomalias climáticas (Blumstein et al., 2023). Também desempenha importante papel a nível de Amazônia, visto que a dinâmica de conversão de amido em açúcares solúveis entre períodos de maior/menor precipitação é um dos principais mecanismos na mediação do estresse hídrico sazonal ao longo das florestas (Signori-Müller et al., 2021).

Devido a síntese dos carboidratos não estruturais ocorrer principalmente nas folhas, mudanças bióticas e abióticas que afetem o dossel florestal são especialmente importantes (Newell et al., 2002). Os ramos das árvores, especialmente os expostos a maior luz solar desempenham a maior fração do metabolismo global da planta (Dominguez and Niittylä, 2022; Klein et al., 2016). No entanto, estudos que investiguem como parâmetros climáticos diretamente ligados ao dossel florestal modulam a composição de carboidratos não estruturais são escassos (Yang et al., 2023). O déficit de pressão de vapor (VPD) é a diferença entre a pressão de vapor de saturação da água e a pressão de vapor real do ar e representa a força de dessecação atmosférica que aumenta com maiores temperaturas (Monteith and Unsworth, 2013). Altos valores de VPD elevam a capacidade do ar de reter vapor de água e afetam diretamente a planta, influenciando a transpiração e a fotossíntese (McDowell, 2011). Suas consequências estão associadas tanto com aumento do embolismo e falha do sistema hidráulico ligado à seca, como a escassez de carbono, dois dos principais mecanismos que geram a mortalidade de árvores (Choat et al., 2018; Li et al., 2022; McDowell et al., 2018). Além disso, foi sugerido que valores elevados de VPD associados

à seca podem reduzir a absorção do carbono, crescimento e teores de carboidratos não estruturais em florestas, devido ao estresse metabólico das árvores (Grossiord et al., 2020).

Neste contexto, buscamos para o presente estudo abordar estas lacunas, investigando como a composição química do xilema de árvores amazônicas de mais de 100 espécies varia em função da densidade da madeira e das diferenças interespecíficas e entre localidades ao longo de um amplo gradiente edafoclimático – 11 vegetações amazônicas. Através de uma abordagem multidisciplinar, integramos análises químicas, dados climáticos (precipitação e déficit de pressão de vapor), edáficos (N, P, K, Ca, Mg e S) e informações sobre a história de vida das árvores para vislumbrar a complexa relação entre a composição química do xilema e as funções metabólicas das árvores em diferentes níveis e contextos – ambientais e genéticos. Assim, buscamos responder às seguintes perguntas:

- P1) Como os atributos químicos do xilema – minerais e carboidratos não estruturais – de árvores amazônicas variam em função da densidade da madeira derivada das diferenças entre as espécies?
- P2) Qual o efeito do clima e das propriedades do solo sobre a composição química do xilema de ramos (minerais e carboidratos não estruturais) ao longo de um amplo gradiente edafoclimático na Amazônia?

Considerando que ao longo de árvores neotropicais observou-se relação negativa entre parâmetros de história da vida (densidade da madeira, WD) e nutrientes contidos na madeira: P, para Heineman et al. (2016); e K e Na para Lira-Martins et al. (2019) e ausente com (N, Ca e Mg). E, que entre densidade da madeira e amido relações negativas são observadas, devido a premissa de que estratégias conservativas, como crescimento lento e maior densidade da madeira estão associadas a maior armazenamento de carbono e amido (Signori-Muller et al., 2021; Poorter and Kitajima, 2007; Herrera-Ramírez et al., 2021), assim, hipotetizamos:

- H1A) Relação negativa entre P, K e Na e densidade da madeira (WD) e ausente com N, Ca, Mg e S; e
- H1B) Relação positiva entre amido (ST) ~ WD.

Considerando que observou-se escalonamento pareado entre maior teor de nutrientes no solo e xilema (Bauters et al., 2022; Heineman et al., 2016; Lira-Martins et al., 2019) e relação positiva entre precipitação e teor de amido nos tecidos de árvores (Signori-Muller et al., 2021; Bouyer et al., 2023). E, que altos valores de déficit de pressão de vapor (VPD), por sua vez, estão associados a redução da taxa fotossintética, devido ao aumento da regulação estomática das folhas e transpiração das árvores, portanto, redução esperada da síntese de carboidratos não estruturais (Blumstein et al., 2023; Grossiord et al., 2020; McDowell, 2011), assim, hipotetizamos:

H2A) Maior status nutricional do solo resultará em maior teor de nutrientes (pareados) no xilema, para P, K, Ca, Mg, exceto N e S; e

H2B) Regiões caracterizadas por menor precipitação e maior VPD resultarão em menor teor de carboidratos não estruturais totais NSC_T, amido (ST) e açúcares solúveis (SS).

MATERIAL E MÉTODOS

Locais e espécies

O material vegetal para análise da composição química foi coletado ao longo de 11 parcelas na Amazônia (Fig. 1 e Tabela 1). Esses locais foram selecionados da rede RAINFOR de parcelas florestais permanentes e bem identificadas (Lopez-Gonzalez et al., 2011; Malhi et al., 2002; Phillips et al., 2009). Essa seleção ocorreu de forma a representar um amplo gradiente de precipitação média anual (MAP) e sazonalidade em toda a Amazônia. Os locais de estudo também abrangem uma ampla gama de tipos de solo e comunidades de plantas florestais (c.f. Quesada et al., 2010; Sakschewski et al., 2016). Nossos locais incluíram florestas estacionais sem estação seca climatológica (nenhum mês com precipitação ≤ 100 mm (Sombroek, 2001); ALP e SUC); florestas com estação seca moderada (1–4 meses com precipitação ≤ 100 mm; FEC e TAM) e duas vegetações de transição florestal de diferentes sazonalidades (5 meses com precipitação <100 mm; GAU (Ivanauskas et al., 2008); e 7 meses com precipitação <100 mm; KEN) (Fick and Hijmans, 2017). Para a obtenção dos climáticos: precipitação média total anual (MAP) e déficit de pressão de vapor médio mensal (VPD), utilizamos dados do TerraClimate, World Clim v.2, 1980-2020, Abatzoglou et al., 2018).

A amostragem ocorreu durante anos climatologicamente normais e durante a estação chuvosa. No total foram amostradas 102 espécies de árvores de dossel, de 79 gêneros e 34 famílias, resultando em um montante de 414 indivíduos. Em cada local, a amostragem concentrou-se nas espécies de dossel mais dominantes em termos de área basal, com o número total de espécies amostradas em cada local variando de 9 a 31. A identificação em nível de espécie de todas as árvores amostradas é baseada em comprovantes botânicos previamente coletados e depositados nos herbários do estado da Amazônia (AMAZ, CUZ, HOXA, INPA, UFACPZ, USZ) e pelos parceiros da RAINFOR. Todas as árvores da parcela são marcadas e as identificações foram obtidas no banco de dados ForestPlots.net (Lopez-Gonzalez et al., 2011) ([//www.forestplots.net/](http://www.forestplots.net/); KEN, GAU, FEC, TAM, ALP e SUC). Todos os ramos coletados apresentavam folhas totalmente expandidas, sem evidências de infestação ou lesões de cipós e não estavam sombreados.

Amostragem e composição química da madeira

Dois a seis indivíduos foram amostrados por espécie, sendo todos os indivíduos com diâmetro à altura do peito (DAP) >20 cm. Os ramos utilizados para as análises foram obtidos por um escalador profissional. As amostras estavam completamente expostas a luz solar e com folhas totalmente expandidas. Todo o preparo das amostras foi realizado na Universidade Estadual de Campinas, no laboratório de Ecofisiologia Vegetal. Antes da quantificação dos nutrientes e carboidratos não estruturais (NSC) e suas frações (amido – ST e açúcares solúveis – SS), as amostras foram moídas até formar um pó fino (moinho Geno/Grinder® SPEX Sample Prep). As amostras de ramos tiveram a casca removida antes de serem moídas.

Para a avaliação do teor de nutrientes da madeira (P, K, Ca, Mg e S) as amostras foram submetidas à digestão nitroperclórica e as soluções foram analisadas e determinada: P (colorimetria), K (fotometria com emissão de chama), Ca e Mg (espectrofotometria de absorção atômica, Perkin Elmer) e S (turbidimetria) (Malavolta et al., 1997). O N, por sua vez, foi determinado pelo Método Kjeldahl (digestão sulfúrica) (Bremner and Mulvaney, 1996). Exceto pelo espectrofotômetro, todos os demais equipamentos são da marca Fento. Todas as análises foram realizadas no Laboratório de Solos da Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”,

da Universidade de São Paulo (ESALQ-USP). Os dados de NSC utilizados são referentes ao trabalho de Signori-Müller et al. (2021). Para maiores informações da metodologia empregada para determinação dos carboidratos não estruturais, conferir o trabalho.

Análise estatística

Todas as análises estatísticas foram realizadas em R (R Core Team 2020, versão 4.2.3). Os testes preliminares incluíram: análise de normalidade (Shapiro-Wilk) e homogeneidade de variâncias para cada atributo funcional testado. Devido à ausência de normalidade dos dados os atributos passaram por transformação em log10 (West, 2022) antes da partição de variância. Para determinar a importância relativa da identidade taxonômica e do local de amostragem na determinação dos atributos funcionais, realizamos uma análise de particionamento de variância conforme descrição de Fyllas et al. (2009), onde um modelo linear de efeito misto (multinível) foi primeiro ajustado para cada atributo funcional de acordo com Equação 1:

$$T = \mu + p + s + \varepsilon \quad (1)$$

Onde μ é o valor médio geral da espécie de cada atributo funcional (T), p é o efeito aleatório do local (*plot* ou *sítio*), ou seja, o efeito do local em cada indivíduo (solo e clima), s representa o efeito aleatório causado pela composição taxonômica dos dados, e ε é o termo residual, que inclui tanto a variabilidade intraespecífica não explicada pela localidade, quanto qualquer erro de medição. Todos os parâmetros foram estimados pelo método de Máxima Verossimilhança Residual ou Restrita (REML) com o pacote “lme4” no R (Bates et al., 2014). Após a partição da variância filtramos os efeitos aleatórios individualmente (espécies e *plots*), e o avaliamos por meio de análise de componentes principais (PCA) e correlação (*spearman*). Isso nos permitiu verificar de forma particionada como as diferenças entre as espécies e entre *plots* afetaram os atributos funcionais. Assim:

Para testar H1 – relação entre menor densidade da madeira e maior concentração de P, K e Na – testamos relações bivariadas com os produtos derivados da partição da variância do efeito aleatório das espécies. A densidade da madeira foi utilizada como variável preditora e os nutrientes (minerais e carboidratos não estruturais) como variável resposta.

Para testar H2A – maior teor de nutrientes no solo resultando em maior concentração de P, K, Ca e Mg na madeira – testamos relações bivariadas com os produtos derivados da partição da variância do efeito aleatório das localidades (*plots*). Os nutrientes dos solos foram utilizados como variável preditora e os nutrientes da madeira (N, P, K, Ca, Mg e Na) como variável resposta.

Para testar H2B – maior estresse ambiental (menor precipitação e maior VPD) resultando em menor teor de carboidratos não estruturais totais NSC_T, amido (ST) e açúcares solúveis (SS) – testamos relações bivariadas com os produtos derivados da partição da variância do efeito aleatório das localidades (*plots*). A densidade da madeira foi utilizada como variável preditora e os nutrientes (minerais e carboidratos não estruturais) como variável resposta.

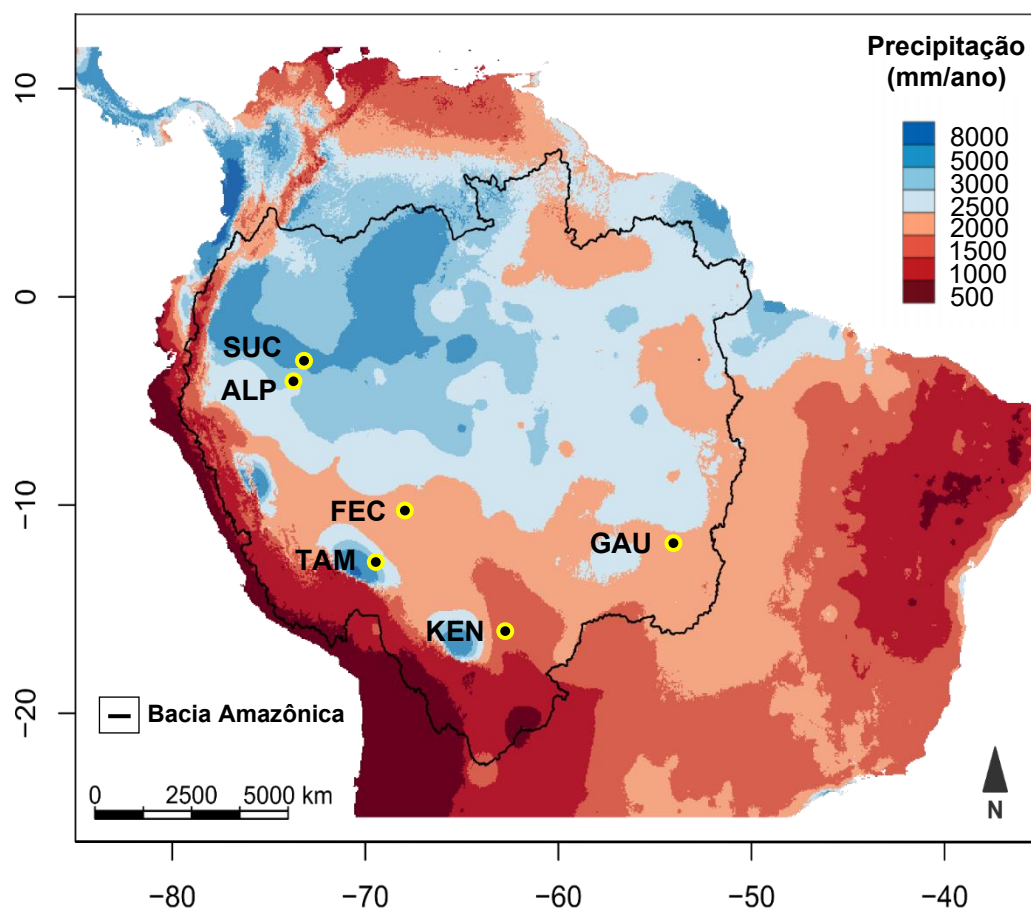


Figura 1. Mapa das localidades do estudo distribuídas ao longo de um gradiente de precipitação na Bacia Amazônica. Tons de azul à vermelho indicam a precipitação total anual média (WorldClim v2). Bacia Amazônica delimitada por linha preta (adaptado de Signori-Müller et al., 2021).

Tabela 1. Variáveis ambientais das parcelas (Plot) do presente estudo. Composta por parâmetros químicos dos solos: pH, C e N (%); fósforo total (P_T) (mg kg^{-1}); K, Ca, Mg, Al, soma de bases (SB) e capacidade de troca catiônica (ECEC) (mmol kg^{-1}). Parâmetros físicos: areia, argila e silte (%) e classificação dos solos (*World Reference Bases for soil resources*, WRB). E variáveis climáticas: déficit de pressão de vapor médio mensal anual, (VPD, kPa); precipitação média anual (MAP, mm) e número de meses em que a precipitação é inferior a 100 mm mensais (MLP). Para todos os 11 *plots* as análises foram feitas na camada de 0-30 cm de profundidade. Variáveis de solo conforme (Quesada et al., 2010) e clima (TerraClimate, World Clim v.2, 1980-2020, Abatzoglou et al., 2018).

Plot	Solos												Clima					
	Química											Física			Classificação			
	pH	C	N	P_T	K	Ca	Mg	Al	Na	SB	ECEC	Areia	Argila	Silte		VPD	MAP	MLP
SUC-01	4.55	1.59	0.17	305.33	1.00	3.10	3.60	29.80	0.20	7.90	37.70	38.38	47.26	14.36	Plinthosols	0.069	3287	0
SUC-02	4.42	1.78	0.17	263.91	1.10	1.80	2.40	31.70	0.10	5.40	37.10	32.36	45.72	21.92	Acrisols	0.069	3287	0
ALP-01	4.26	0.68	0.06	110.30	1.10	1.50	1.30	32.20	0.10	4.00	36.20	52.79	20.67	26.54	Gleysols	0.069	2784	0
ALP-02	4.46	1.73	0.16	110.24	1.20	7.90	1.60	40.50	0.10	10.80	51.30	32.52	34.46	33.15	Plinthosols	0.069	2784	0
TAM-05	3.91	1.51	0.16	256.29	0.90	0.30	1.00	42.50	0.10	2.20	44.70	39.76	43.53	16.71	Cambisols	0.084	2379	3
TAM-07	4.22	1.42	0.14	178.22	0.80	0.40	1.00	31.60	0.30	2.20	33.80	47.01	28.79	24.20	Cambisols	0.084	2379	3
TAM-09	4.21	0.77	0.11	326.33	1.31	2.31	2.84	15.55	1.00	7.46	23.01	39.59	22.13	38.28	Alisols	0.084	2379	3
FEC-01	4.13	0.85	0.11	478.17	1.04	3.12	1.99	2.83	0.10	6.25	9.08	62.36	23.03	14.62	Acrisols	0.070	1711	4
GAU-07	3.81			70.56	0.26	1.00	1.00	11.96		0.26	64.41	80.43	13.09	6.48	Ferrosol	0.099	1697	5
KEN-01	6.84	2.43	0.22	447.08	3.25	64.55	7.75	0.35	0.03	75.58	75.92	58.05	19.13	22.82	Cambisols	0.095	1156	7
KEN-02	5.23	1.98	0.17	244.65	2.16	47.76	10.78	1.14	0.04	60.74	61.88	55.48	18.25	26.27	Cambisols	0.095	1156	7

RESULTADOS

Variação intraespecífica, interespecífica e entre parcelas dos atributos funcionais da madeira

O valor do teor de compostos químicos da madeira (minerais e carboidratos não estruturais) e a densidade da madeira ao longo das parcelas estudadas são observadas na Figura 2. Para visualização dos dados de carboidratos não estruturais, açúcar solúvel e amido para as mesmas parcelas, entre órgãos (ramos: madeira e folhas) e períodos de precipitação, conferir Signori-Müller et al. (2021). O maior valor de N_w na madeira foi observado para FEC-01 (13,13 mg g⁻¹), enquanto o menor para KEN-01 (2,26 mg g⁻¹). Para P_w , em média, os maiores valores foram observados para GAU-07 (~1,2 mg g⁻¹) e os menores para KEN-01 (~0,6 mg g⁻¹); entre parcelas de um mesmo sítio ampla variação foi observada em TAM (especialmente entre TAM-07 e TAM-09). O Ca_w , por sua vez, foi um dos nutrientes que menos variou entre e intra parcelas, exceto por KEN-01 e KEN-02, onde os maiores valores (acima de 20 mg g⁻¹) e variações foram observados, sendo os menores valores (próximos de 0 mg g⁻¹), para espécies do gênero *Ocotea* e parcelas GAU-07 e TAM-05. Na_w apresentou padrão similar com Ca_w , sendo KEN a localidade com maior teor desse nutriente na madeira (em média 0,03 mg g⁻¹), enquanto FEC e TAM os com menor (próximos de 0 mg g⁻¹). Os maiores teores de S_w , por sua vez, apresentaram-se associados a *Jacaratia digitata* e a FEC (~ 2 mg g⁻¹), enquanto os menores para GAU (~0,3 mg g⁻¹), destacando-se das demais localidades. Exceto por KEN-01, observou-se uma tendência das parcelas sob menor precipitação apresentarem valores mais elevados de densidade da madeira (WD), por exemplo: *Spondias mombin* em KEN-02 com 0,89 g cm⁻³ e *Apeiba aspera* com 0,29 g cm⁻³ em SUC-01. Para os carboidratos não estruturais observou-se maiores valores de NSC (~230 mg g⁻¹) e amido (ST, 210 mg g⁻¹) associados a espécies da família Fabaceae e Moraceae. Para açúcar solúvel (SS), no entanto, alta variação, sendo os menores valores observados (<0,4 mg g⁻¹) no sítio mais úmido (SUC-02), e o maior em outra parcela com alta precipitação: ALP-02 (77,26 g mg⁻¹).

A partição da variância derivada da Equação 1 é observada na Figura 3. Nela, é possível observar quanto da variância total do atributo funcional é explicado pelas diferenças entre as espécies e as parcelas. Por exemplo, a identidade das espécies explicou a maior parte da variação de densidade da madeira (0,62) e Mg (0,31), com o efeito da localização da parcela explicando 0,31 para WD e 0,47 para Mg das variâncias totais. Em contraste, o local de amostragem

explicou a maior parte da variância de todos os carboidratos não estruturais NSC (0,87), SS (0,86), ST (0,79) e N (0,73). Finalmente, os atributos que apresentaram a maior variância explicada por variações intraespecíficas e erros de amostragem (i.e., residual): S (0,67) e Ca (0,51), foram também os que apresentaram a menor fração da variância explicada pelas parcelas: Ca (0,28) e S (0,24).

Para visualização de como os atributos funcionais estão associados – relativo ao efeito das espécies, conforme Equação 1 – utilizamos análise de componentes principais (Figura 4). Para visualização da associação dos atributos funcionais por meio de matriz de correlação (Spearman) cf. Figura S1. Para a associação entre atributos selecionamos apenas as parcelas onde as espécies apresentaram sobreposição entre todos os atributos funcionais, resultando em 71 sp. e 286 observações (parcelas KEN-02 e GAU-07 removidas). No eixo 1, onde 26,7% da variância dos dados é explicada, observamos valores mais negativos associados com maior teor de P na madeira. O eixo 2, por sua vez, apresentou 17,4% da variância observada dos dados, sendo os menores valores associados principalmente com maior teor de amido (ST). Curiosamente, observou-se maior associação entre açúcar solúvel (SS) e alguns cátions osmorreguladores, como Ca, Na e K, ao invés de outros carboidratos não estruturais, como NSC e ST. Os minerais que apresentaram maior associação com os demais atributos da madeira foram S e K, sendo o potássio o atributo que apresentou a relação mais forte com a densidade da madeira ($p=0,0001$) e o único a ter relação significativa com outros 7 compostos químicos (Figura S1).

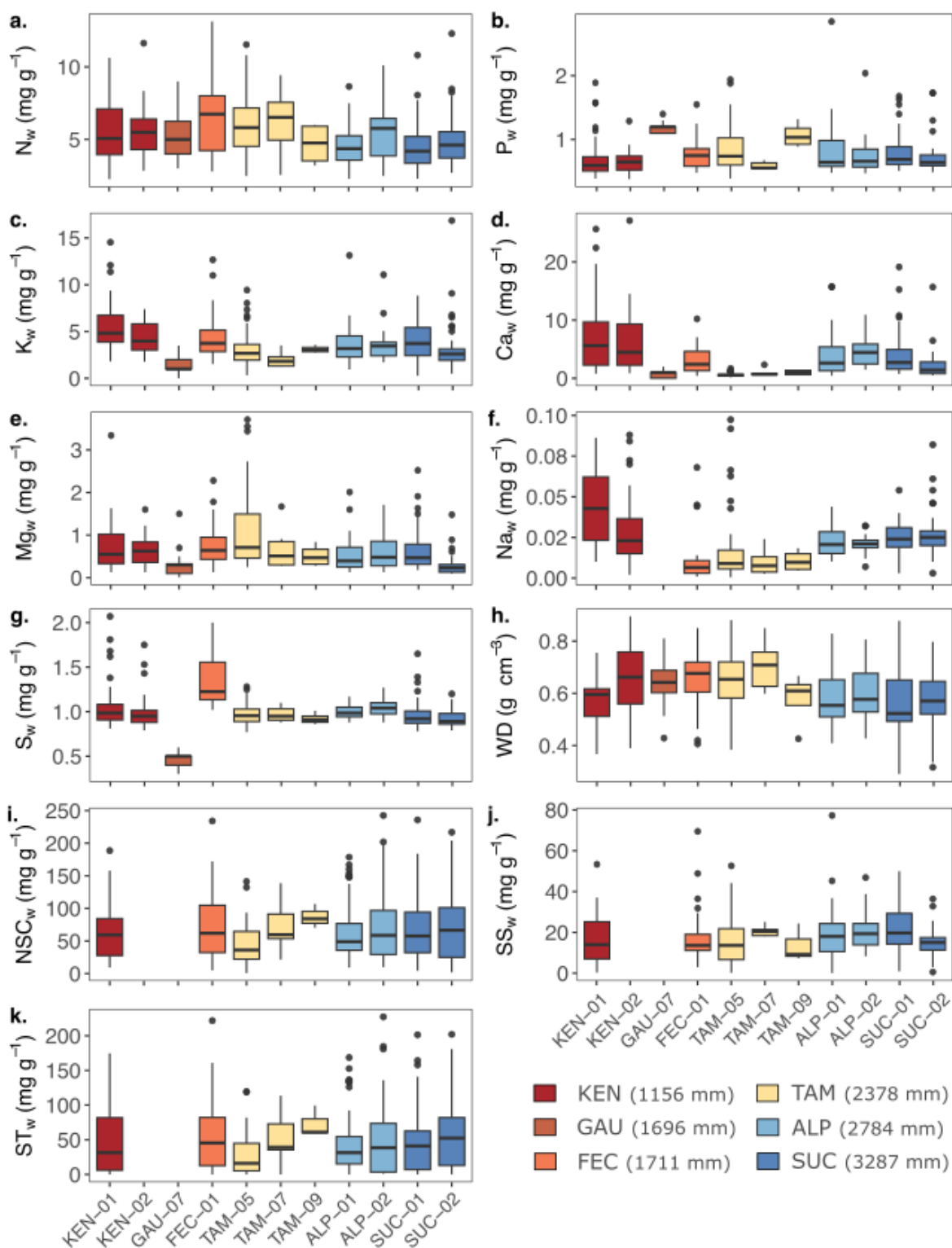


Figura 2. Variação dos atributos funcionais das parcelas do estudo. Teor de compostos químicos da madeira (w), sendo: **a.** nitrogênio (N), **b.** fósforo (P), **c.** potássio (K), **d.** cálcio (Ca), **e.** magnésio (Mg), **f.** sódio (Na), **g.** enxofre (S) e **h.** densidade da madeira (WD). Valores de Na indisponíveis para GAU-07.

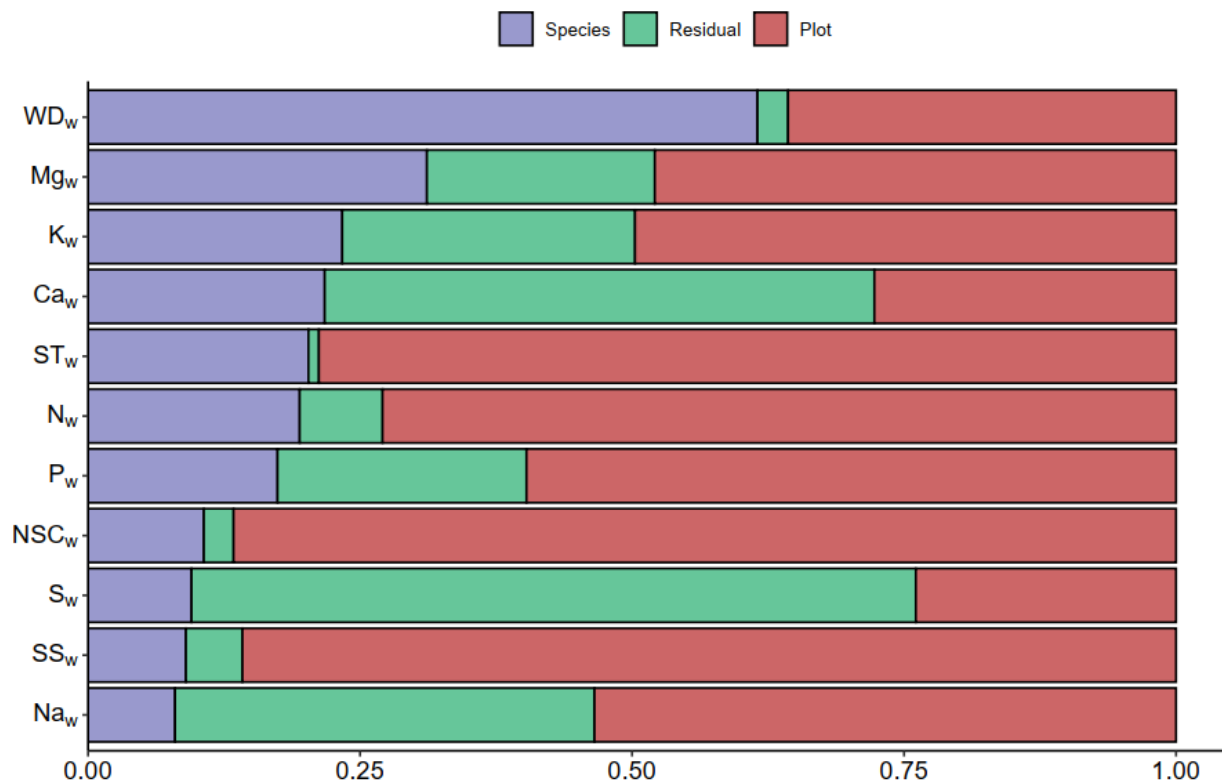


Figura 3. Particionamento da variância total para cada atributo da madeira (eixo y) em função do efeito das espécies (*Species*), ambiente (*Plot*) e erro (*Residual*). As características foram classificadas de acordo com a contribuição relativa do componente de variância associada à espécie. Todos os valores foram transformados em log10 antes da análise.

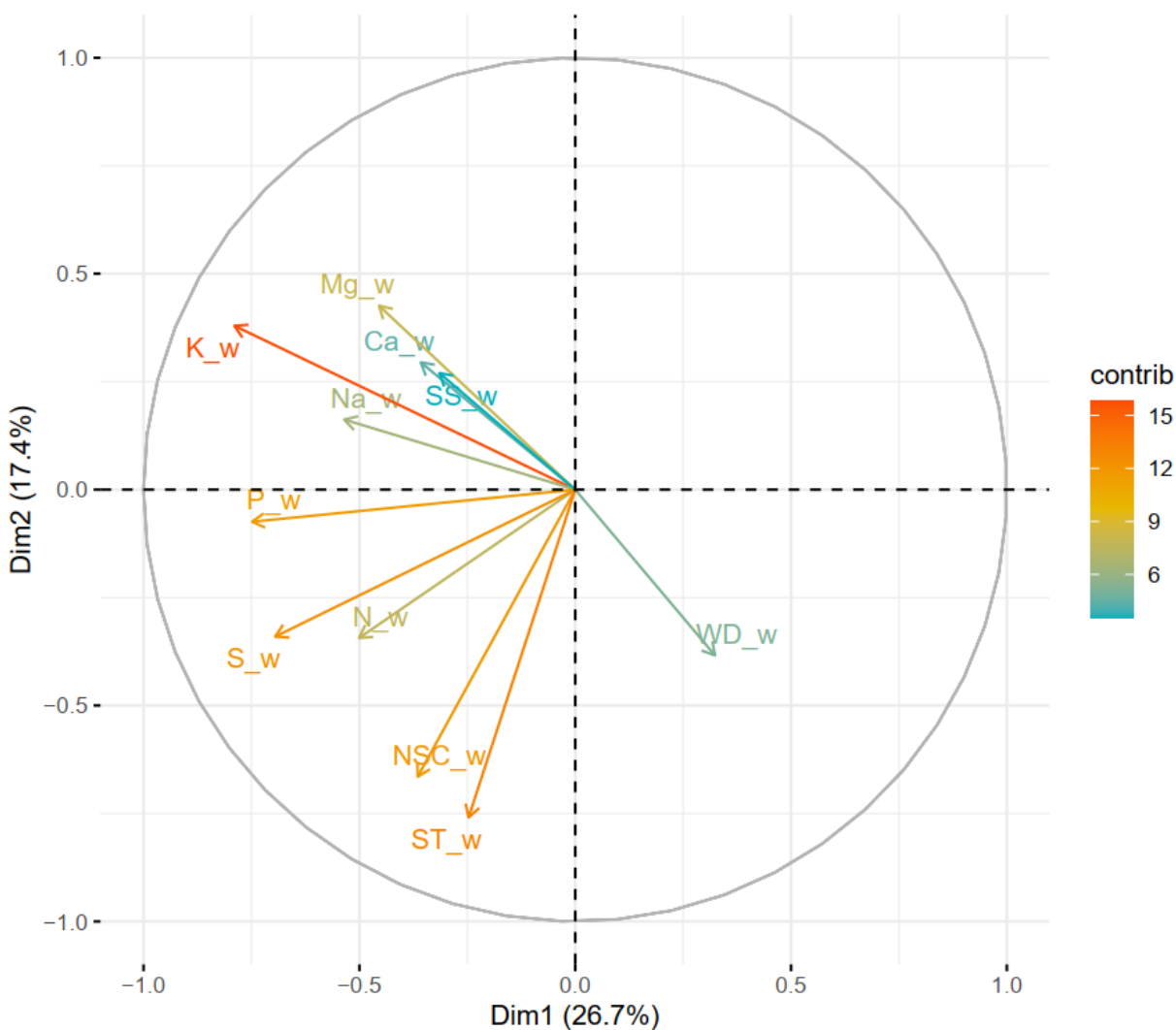


Figura 4. Análise de componentes principais dos atributos funcionais da madeira relativos ao efeito aleatório das espécies, conforme Equação 1. Setas de maior comprimento e intensidade de vermelho resultam em maior contribuição para a variância dos dados. Para a análise, filtramos as localidades onde os atributos funcionais se sobrepõem entre parcelas, totalizando 71 espécies ao longo de 9 parcelas.

Nutrientes e carboidratos não estruturais e sua associação com a densidade da madeira

O nível e significância das associações intraespecíficas entre atributos químicos e densidade da madeira (modelos hierárquicos, Equação 1) são apresentados na Tabela 2. Entre todos os dez compostos químicos avaliados, apenas três apresentaram associação significativa com WD, sendo todas negativas e com cátions osmorreguladores: K ($R^2_m = 0,049$; $R^2_c = 0,498$; $p < 0,001$), Mg ($R^2_m = 0,013$; $R^2_c = 0,525$; $p < 0,024$) e Na ($R^2_m = 0,017$; $R^2_c = 0,436$; $p = 0,006$). Além disso, todos os atributos apresentaram interceptos significativos em função da densidade da madeira, ou seja, a identidade das espécies resultou em diferenças significativas (resultados não apresentados), exceto para Ca e S. A correlação entre os atributos químicos e a densidade da madeira derivada do efeito aleatório das espécies (Equação 1) é observada na Figura 5. Entre as espécies, observou-se relação significativa e negativa apenas para K ($R = -0,38$; $p = 0,0007$) e Na ($R = -0,31$; $p = 0,0294$) e açúcar solúvel, SS ($R = -0,26$, $p = 0,027$). K e Na em função da densidade da madeira apresentaram relações negativas significativas tanto intraespécies como interespecies (Tabela 2, Figura 5).

Tabela 2. Estimativas dos parâmetros dos modelos lineares de efeito misto entre atributos químicos (w) e densidade da madeira (WD). Para o efeito fixo (atributo químico), descreveu-se a estimativa, erro padrão e o intervalo de confiança (IC 95%). Para os efeitos aleatórios, ou seja, espécies (*species*) e local de amostragem (*plot*), observa-se a variância de cada parâmetro e o resíduo do modelo (variabilidade intraespecífica e erro). No caso de efeito estatisticamente significativo (p), os parâmetros são representados em negrito. Além disso, são apresentados os coeficientes de determinação onde a proporção da variância é explicada apenas pelos efeitos fixos do modelo (R^2_m) vs. proporção da variância explicada pelos efeitos fixos e aleatórios do modelo (R^2_c). Para determinação dos atributos químicos ~ WD, o n amostral variou entre atributos, para: N, P, K, Ca, Mg e S (11 plots e 101 espécies), Na (10 plots e 92 espécies) e NSC, SS e ST (parcelas, n=9; espécies, n=71).

Var. resposta	n	Efeito fixo			CCI	Efeito aleatório			R^2_m	R^2_c	p
		Estimativa	Er. padrão	IC 95%		Sp. (σ_s^2)	Plot (σ_s^2)	Res. (σ_s^2)			
N [w]	376	0.17	0.10	-0.03 – 0.38	0.25	0.00456	0.00153	0.01815	0.008	0.258	0.102
P [w]	376	-0.12	0.10	-0.31 – 0.07	0.42	0.00445	0.00592	0.01427	0.004	0.423	0.160
K [w]	376	-0.83	0.18	-1.19 – -0.47	0.47	0.01824	0.02600	0.04940	0.049	0.498	<0.001
Ca [w]	376	0.39	0.29	-0.19 – 0.96	0.73	0.07897	0.19794	0.10471	0.003	0.726	0.188
Mg [w]	376	-0.49	0.21	-0.91 – -0.07	0.52	0.03701	0.02756	0.05985	0.013	0.525	0.024
S [w]	375	-0.01	0.05	-0.11 – 0.08	0.78	0.00135	0.01124	0.00352	0.000	0.782	0.769
Na [w]	349	-0.61	0.22	-1.05 – -0.17	0.43	0.00863	0.05865	0.09036	0.017	0.436	0.006
NSC [w]	286	0.37	0.32	-0.25 – 1.00	0.15	0.01649	0.00520	0.12631	0.006	0.151	0.244
SS [w]	286	-0.54	0.32	-1.17 – 0.09	0.13	0.01226	0.00707	0.13295	0.012	0.137	0.092
ST [w]	286	1.89	1.11	-0.29 – 4.07	0.23	0.36846	0.03332	1.33761	0.012	0.241	0.089

Parâmetros passaram por transformação log 10

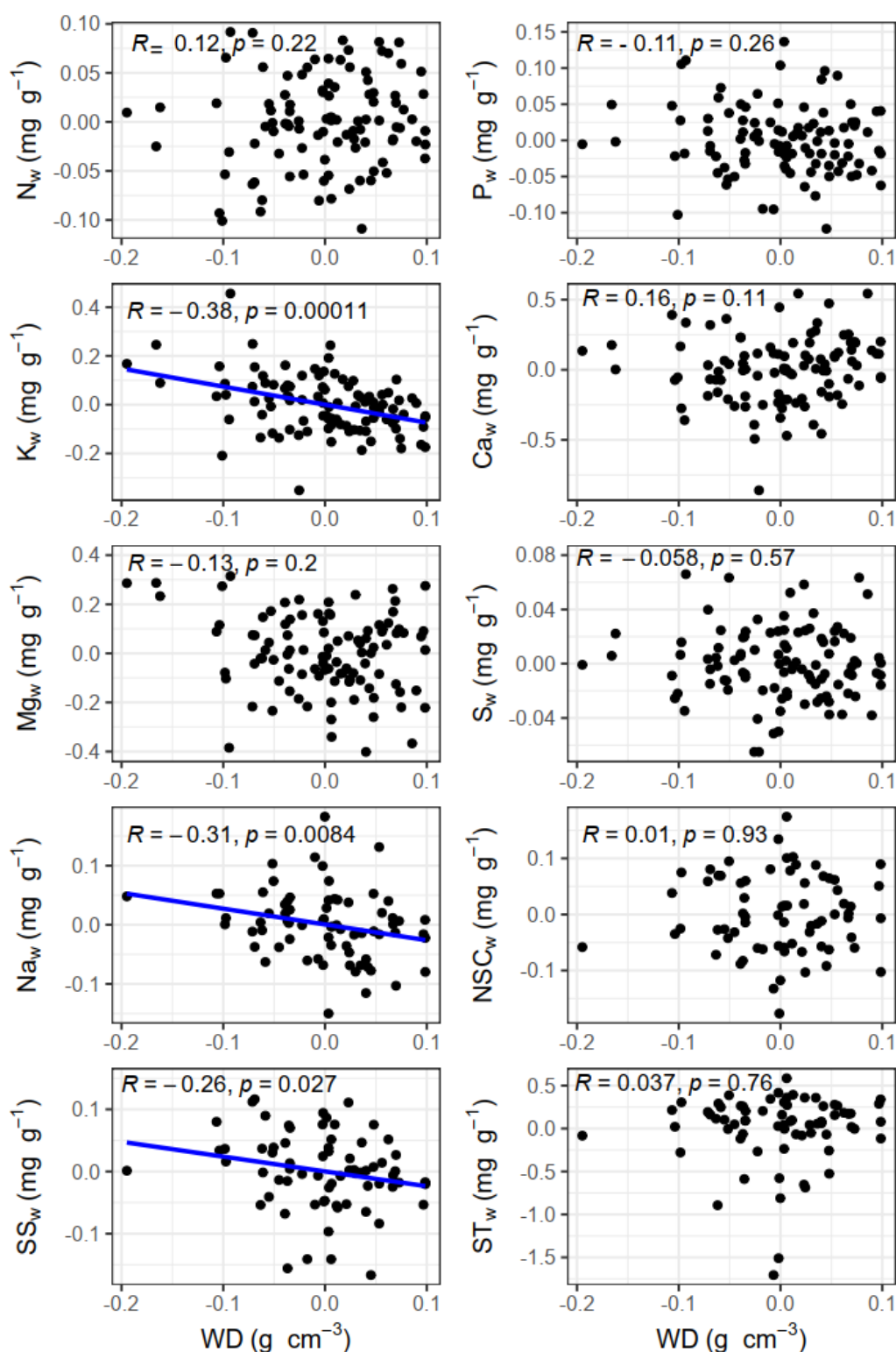


Figura 5. Relações entre atributos químicos ($_w$) e densidade da madeira (WD) relativos ao efeito das espécies (coluna à esquerda) e das parcelas (colunas à direita) conforme Equação 1. ST (amido), NSC (carboidratos não estruturais totais) e SS (açúcares solúveis). Linha em azul indica quando as correlações são significativas (Spearman, $p < 0,05$). Todas as variáveis foram transformadas em $\log_{10}$ antes da análise.

Escalonamento entre nutrientes do solo e da madeira ao longo do gradiente edafoclimático

A relação entre a composição química dos solos e o teor de nutrientes da madeira derivados do efeito do local de amostragem (entre *plots*, Equação 1) são observados na Figura 6. Observamos relações de escalonamento positiva e significativas apenas para K e ($R = 0,75$; $p = 0,008$) e Ca ($R = 0,86$; $p = 0,001$). Enquanto para potássio uma relação próxima da linearidade é observada (madeira $\sim$ solo), para cálcio uma curva exponencial é formada (Figura 6). Para os demais nutrientes: N, P, Mg e Na, não foi observado um padrão entre maior teor de nutrientes no solo e na madeira.

Precipitação e déficit de pressão de vapor e sua relação com carboidratos não estruturais

As relações entre a composição química orgânica da madeira e variáveis climáticas derivadas do efeito do local de amostragem (entre sítios, conforme Equação 1) são observadas na Figura 7. Para visualização de como os demais atributos funcionais e variáveis ambientais estão associados (Figura S3) e correlacionados (Figura S4), conferir figuras suplementares. Não observamos relação significativa entre precipitação e carboidratos não estruturais: totais (NSC_T ; $R = 0,091$; $p = 0,88$), açúcares solúveis (SS; $R = 0,77$; $p = 0,13$) e amido (ST; $R = 0,61$; $p = 0,27$). Entretanto, para as relações entre estes compostos químicos e déficit de pressão de vapor (VPD) relações negativas e significativas foram observadas com SS ($R = -0,98$; $p = 0,003$) e ST ($R = -0,83$; $p = 0,022$), sendo ausente com NSC_T ($-0,53$; $p = 0,36$).

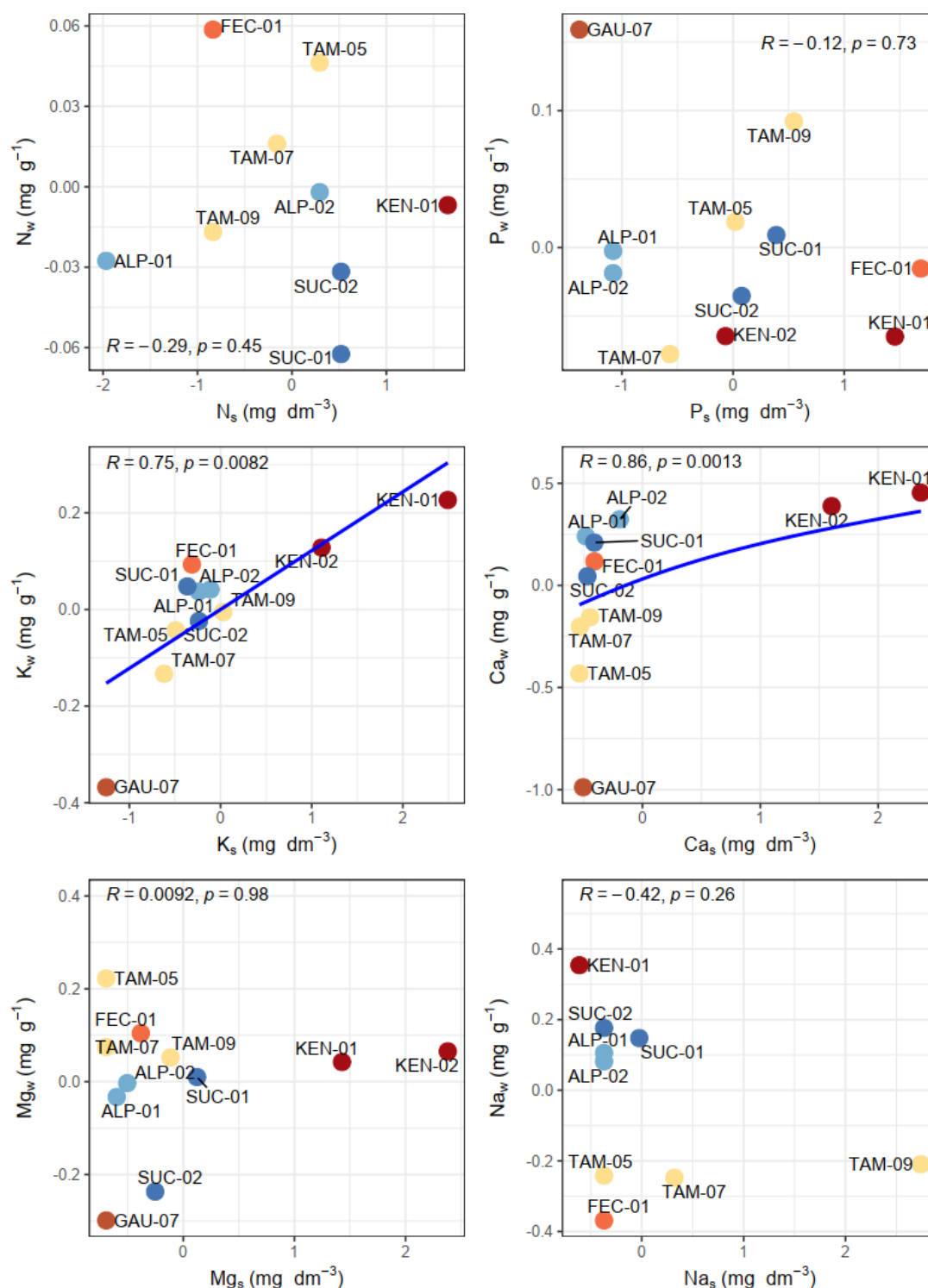


Figura 6. Relações entre atributos químicos da madeira (w) e do solo (s) derivados das diferenças entre *plots* conforme Equação 1. Linha em azul indica quando as correlações são significativas (Spearman, $p < 0,05$). Todas as variáveis foram transformadas em log10 antes da análise. Para P, K, Ca e Mg 11 parcelas foram avaliadas; para N e Na, 9. Para K linha de tendência linear (“lm”) e para Ca, modelos aditivos generalizados (“GAM”).

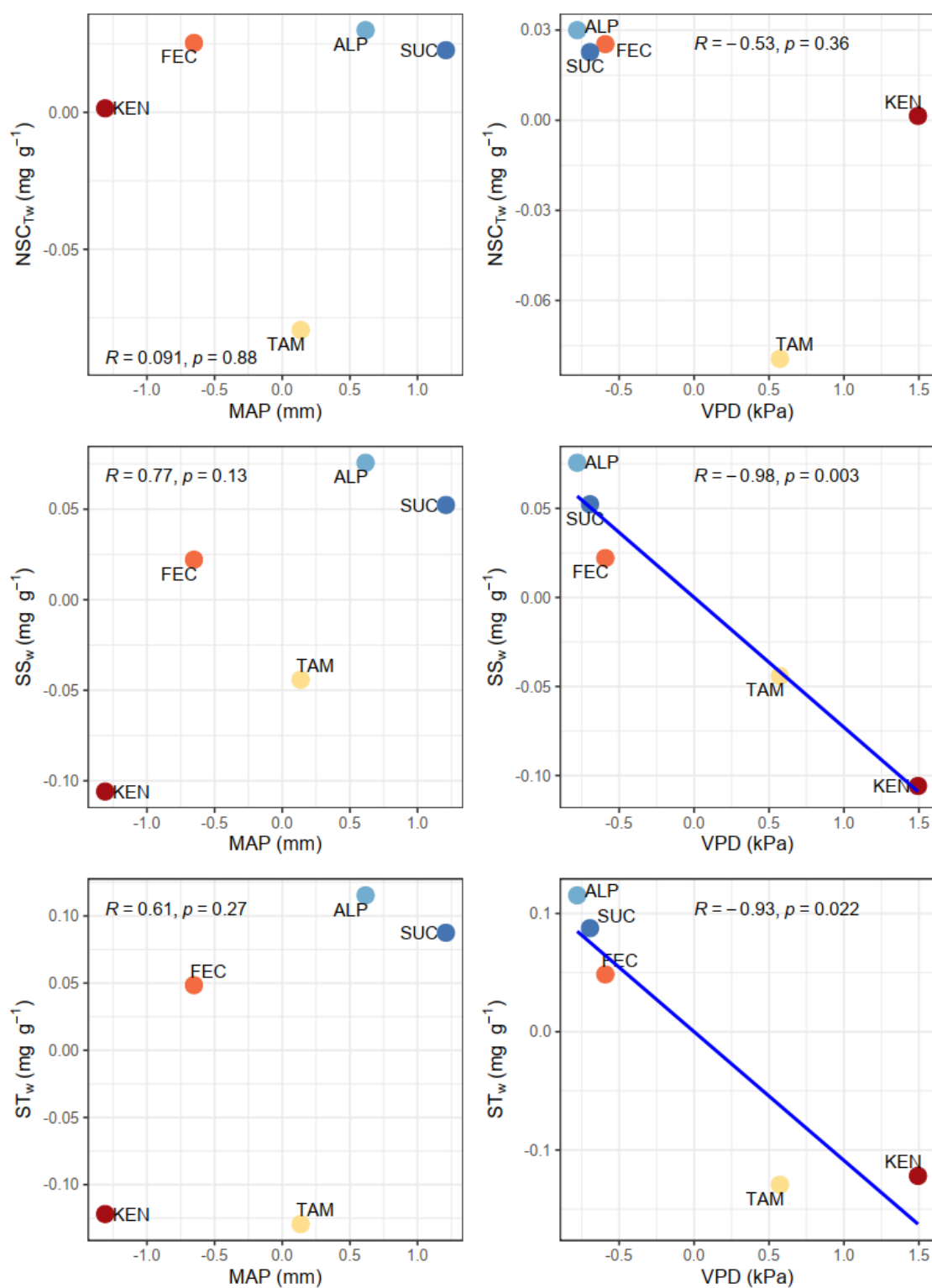


Figura 7. Relações entre atributos químicos da madeira (w) e clima (precipitação, MAP e déficit de pressão de vapor, VPD) derivados das diferenças entre sítios conforme Equação 1. NSC (carboidratos não estruturais totais), SS (açúcares solúveis) e ST (amido). Linha em azul indica quando as correlações são significativas (Pearson, $p < 0,05$). Todas as variáveis foram transformadas em log10 antes da análise.

DISCUSSÃO

No presente estudo observamos como ao longo de um amplo gradiente de precipitação e status nutricional dos solos na Amazônia (MAP: 1.156 – 3.287 mm, SB: 0,26 – 75,58 mmol kg⁻¹) a composição química e funcional da madeira de ramos de mais de 100 espécies arbóreas de dossel é modulada pela identidade taxonômica e características edafoclimáticas. Entre as espécies, estratégia de maior alocação de osmólitos (K, Na e SS) em ramos com maior capacidade de armazenamento de água e nutrientes (i.e., menor densidade da madeira) foi constatada. Entre as florestas avaliadas a composição dos nutrientes da madeira foi modulada principalmente pelo solo, onde maior teor de K e Ca no solo resultaram na sua maior concentração na madeira. O clima, por sua vez, esteve associado principalmente aos carboidratos não estruturais, onde altos valores de déficit de pressão de vapor (VPD) apresentaram relação com menor teor de açúcares solúveis e amido. A análise conjunta da composição química da madeira – mineral e orgânica – apresenta-se como um elo para compreensão dos efeitos edafoclimáticos sinérgicos que moldam a vegetação da Bacia Amazônica.

Maior capacidade de armazenamento resulta em maior teor de osmólitos no xilema

Menor densidade da madeira esteve relacionada com maior teor de K, Na e açúcares solúveis (SS), confirmando em parte nossas previsões – H1A (Figura 5). Espera-se que a densidade da madeira module o teor de água, nutrientes e carboidratos não estruturais (NSC) nos tecidos, visto sua associação com a fração de células vivas de armazenamento (e.g., parênquima radial) e estratégias de alocação de recursos (Carlquist, 2018; Janssen et al., 2020; Poorter and Kitajima, 2007). Por exemplo, Lira-Martins et al. (2022) ao avaliarem 48 espécies arbóreas e 6 parcelas na Amazônia, observaram que árvores com menor densidade da madeira estiveram associadas com maior armazenamento de água e nutrientes (principalmente K), indo de acordo com o observado na Figura 5 e outros estudos com espécies tropicais (Inagawa et al., 2023; Lira-Martins et al., 2019). Apesar desse balanço esperado entre menor densidade da madeira e maior armazenamento de água e nutrientes, o oposto é apontado em relação ao amido (Kitajima, 1996; Poorter and Kitajima, 2007; Signori-Müller et al., 2022). Estudos indicam que estratégias mais conservadoras, como menor taxa de crescimento e maior densidade da madeira estão associadas com maior

alocação de carboidratos não estruturais para a madeira, principalmente amido (ST) (Kitajima, 1996; Poorter and Kitajima, 2007; Signori-Müller et al., 2022).

Maior teor de osmólitos – minerais e orgânicos – associados a menor densidade da madeira de árvores tropicais foram observados na literatura, para: K (Inagawa et al., 2023; Lira-Martins et al., 2022, 2019), Na (Lira-Martins et al., 2019) e açúcares solúveis (Dickman et al., 2019). No entanto, além de K:WD, esperávamos relação significativa entre P:WD (Heineman et al., 2016; Inagawa et al., 2023) e ST:WD (Signori-Müller et al., 2022) conforme hipotetizado.

Em relação aos minerais da madeira diferentes causas podem explicar as divergências observadas. Enquanto avaliamos a madeira de ramos, Heineman et al. (2016) analisaram o fuste de árvores; Inagawa et al. (2023) por sua vez, quantificaram a composição química do fuste ao longo de variações verticais e radiais (casca-alburno-cerne). No trabalho, apesar da avaliação de um número restrito de espécies florestais (10) na Malásia e sem variações do status nutricional do solo é interessante observar que as relações encontradas entre menor WD e maior teor de minerais: K, Mg e P convergem com o nosso em relação a K. Ainda, observaram que essa relação K:WD ocorre tanto na parte inferior do fuste (1,30 m), como na parte média, próxima a formação da copa e sempre na região do xilema ativo (alburno) (Inagawa et al., 2023). Isso fortalece o papel do K como cátion central nas relações de balanço hídrico e nutricional (Lira-Martins et al., 2022). Além disso, o K foi justamente o composto químico que apresentou a maior associação positiva com os demais atributos da madeira (Figuras S1 e S2). Sua associação positiva foi observada entre todos os minerais e açúcares solúveis. Possivelmente, o K atua tanto para o carregamento eficiente de sacarose do floema para outras partes da planta – e.g., das folhas às raízes – (Deeken et al., 2002), como na alocação de outros nutrientes no xilema – e.g., das raízes ao xilema dos ramos. Considerando sua função energética, osmorreguladora e de transporte, evidências centralizam o K como elemento chave no funcionamento de árvores tropicais, devido sua forte associação positiva com volume de água e nutrientes na madeira, como Mg, N, Ca e P (Lira-Martins et al., 2022; Heineman et al., 2016) e seu papel na xilogênese, onde suas maiores concentrações na região cambial regulam a expansão celular e o balanço osmótico dos tecidos (Fromm, 2010).

As divergências relacionadas ao trabalho de Heineman et al. (2016) possivelmente ocorreram devido ao delineamento, órgão analisado e a abordagem para avaliação do efeito

das espécies. No estudo, avaliaram a madeira do fuste de mais de 100 espécies arbóreas ao longo de um amplo gradiente de precipitação e status nutricional do solo no Panamá. Além disso, utilizaram a técnica PIC (*Phylogenetically Independent Contrasts*) para análise do efeito da história evolutiva das espécies sobre os nutrientes da madeira. Contrastando com a análise que utilizamos – partição da variância (REML) –, que possibilita separar a variância explicada apenas pelas diferenças entre as espécies para análise do seu efeito sobre as variáveis resposta de interesse (c.f. 2.4. Análises Estatísticas). Ou seja, parte do efeito das características ambientais não são controlados por meio da análise PIC, enquanto REML apresenta maior controle sobre a estrutura aninhada de dados ecológicos e possibilita analisar de forma isolada (particionada) suas diferentes fontes de variação (Snijders and Bosker, 2012; Zuur et al., 2009). Por exemplo, Lira-Martins et al. (2019) comparando modelos hierárquicos (MEM), onde controlou-se o efeito aleatório das espécies e o local de amostragem, encontrou que ao utilizar modelos lineares simples (OLS), onde não há controle do efeito das variáveis aleatórias, constatou que diversas relações significativas só surgiram (e.g., P na madeira ~ P foliar) ao desconsiderar a estrutura aninhada dos dados (OLS), apesar da dependência das observações em relação a sua taxonomia e local de amostragem.

Para os carboidratos não estruturais o único padrão observado entre WD foi a associação negativa entre SS:WD (Figura 5). Portanto, não encontramos a relação esperada entre maior WD e teor de amido – H1B (Kitajima, 1996; Poorter and Kitajima, 2007; Signori-Müller et al., 2022). Possivelmente, a ausência de relação observada pode ser explicada pelas diferenças entre órgãos e no tamanho das plantas avaliadas, considerando que a maior parte dos trabalhos avaliaram plântulas (Kitajima, 1996; O'Brien et al., 2020) e o fuste das árvores (Poorter and Kitajima, 2007), enquanto avaliamos os ramos. Entretanto, maior teor de açúcar solúvel associado a menor densidade da madeira dos ramos foi constatado por Dickman et al. (2019). No trabalho, ao avaliarem 23 espécies tropicais no Panamá, observaram que redução no teor de açúcares solúveis na madeira dos ramos além de estarem associados com maior densidade da madeira, também resultaram em aumento da temperatura foliar e diminuição da taxa fotossintética das espécies. Maior teor de SS provê importante fonte de carbono e energia acessível à planta, principalmente aos ramos (Hartmann and Trumbore, 2016). Esse osmólito regula tanto o balanço hídrico das plantas, como a fotossíntese e transpiração – e.g., regulação da temperatura foliar, cf. Dickman et al. (2019). Sua regulação favorece tanto a regulação hídrica e a troca gasosa – fotossíntese e transpiração – como auxilia na sinalização química em resposta a patógenos e estressores ambientais (Hartmann and Trumbore, 2016;

Myers and Kitajima, 2007; Poorter and Kitajima, 2007). Assim, suas variações podem favorecer o estabelecimento, crescimento e o desenvolvimento de plantas (Hartmann and Trumbore, 2016)

Entre as espécies avaliadas observamos que as árvores desenvolveram estratégias de aumento do teor de osmólitos (K, Na e SS) em condições de maior capacidade de armazenamento de água e nutrientes nos tecidos lenhosos dos ramos (menor densidade da madeira). Maior teor desses solutos, é especialmente importante na copa das árvores, visto que estes órgãos (ramos e folhas) são os que desempenham maior papel no metabolismo global das plantas (Dominguez and Niittylä, 2022). Tanto o K, Na e SS são compostos que atuam desde a regulação estomática das folhas, balanço osmótico e transporte de solutos (Battie-Laclau et al., 2014; Hartmann and Trumbore, 2016), como apresentam função energético, no caso do K (cf. “bateria de potássio (Dreyer et al., 2017) e açúcares solúveis – reservas energéticas de rápido acesso (Hartmann and Trumbore, 2016; Newell et al., 2002; Piper and Paula, 2020). Portanto, maior teor de K, Na e açúcares solúveis na copa das árvores deve desempenhar importante papel na modulação das estratégias das espécies (Signori-Müller et al., 2022; Zhao et al., 2020a, 2017). Por exemplo, comumente menor densidade da madeira está associada com estratégias mais aquisitivas, que frequentemente resultam em maiores taxas de crescimento, *turnover* de C e mortalidade (Choat et al., 2018; Franco et al., 2014; Hacke et al., 2001). As espécies que apresentam maior distribuição geográfica, menor WD e maior teor de osmólitos possivelmente apresentam alta contribuição na dinâmica de nutrientes e carbono da vegetação amazônica, como o caso de *Carapa guianensis* e espécies do gênero *Virola* e *Protium*.

Os três compostos químicos com maior associação com a WD das espécies atuam como osmorreguladores e, em conjunto, podem modular o estresse abiótico e biótico de forma sinérgica (Battie-Laclau et al., 2014; Chambi-Legoas et al., 2019; Nieves-Cordones et al., 2016). Seu papel afeta desde a regulação hídrica celular à troca gasosa da vegetação (Deeken et al., 2002; Dreyer et al., 2017; Nieves-Cordones et al., 2016). Essas características possivelmente moldam a produtividade e dinâmica de nutrientes da vegetação, visto que o crescimento comumente é restringido pela disponibilidade um ou mais nutrientes (cf. Lei do Mínimo de Liebig) (Baligar et al., 2001), enquanto que a mortalidade das árvores está principalmente associada com o seu balanço hídrico (falha hidráulica) e/ou escassez de carbono (*carbon starvation*) (Choat et al., 2018; Li et al., 2022; McDowell et al., 2018).

Modulações na composição química mineral e orgânica devem modular os balanços de água, carbono e energia de sistemas terrestres em múltiplas escalas.

Maior teor de K e Ca nos solos resultam no seu aumento na madeira dos ramos

Entre as florestas avaliadas – a nível de parcela – observamos que solos com maior teor de K e Ca resultaram na sua maior concentração na madeira (Figura 6), indo de encontro com o observado por Lira-Martins et al. (2019) em relação a cálcio. Para os demais nutrientes: N, P, Mg e Na, não foi observado um padrão entre maior teor de nutrientes no solo e na madeira, apesar do trabalho de Heineman et al. (2016) indicarem que essa é uma tendência esperada em florestas tropicais do Panamá (exceto N). Portanto, parcialmente a H2A foi confirmada. As divergências encontradas possivelmente ocorreram devido aos diferentes gradientes ambientais avaliados, estratégias associadas a composição genética das vegetações e órgãos avaliados. Por exemplo, no estudo de Heineman et al. (2016) a madeira do fuste das árvores foi analisada, ao invés dos ramos, como no presente estudo e em Lira-Martins et al. (2019). Apesar de Heineman et al. (2016) encontrarem relação positiva entre madeira-solos para P, Mg, K e Ca e que comumente há conservação nas estratégias de alocação de nutrientes entre-órgãos (Yan et al., 2016; Yang et al., 2014; Zhao et al., 2020b), esse padrão é menos comum para a madeira dos ramos de árvores tropicais (Lira-Martins et al., 2019).

A composição de nutrientes na madeira apresenta ampla variabilidade tanto entre espécies, como entre localidades (Bauters et al., 2022; Heineman et al., 2016; Lira-Martins et al., 2019). A diversidade de funções, mobilidade dos nutrientes e estratégias entre espécies variam em diferentes condições ambientais (Achat et al., 2018; Fyllas et al., 2009; Quesada et al., 2012). Por exemplo, como os padrões observados por Fortunel et al. (2012) ao avaliarem os atributos estruturais e nutricionais de raízes, fuste e folhas de 758 espécies neotropicais. No trabalho, encontraram um *trade-off* entre dois eixos principais que explicaram a composição estrutural-nutricional das espécies, sendo um associado aos atributos raízes-fuste e o segundo relativo as folhas. É possível que o xilema formado mais próximo das folhas (i.e., ramos) apresente características nutricionais mais semelhantes com as folhas (Lira-Martins et al., 2019; Yan et al., 2016), do que com outros órgãos, como fuste e raízes (Schreeg et al., 2014), especialmente considerando a dinâmica nutricional entre esses órgãos,

como a reabsorção de N e P durante o processo de senescência das folhas (Aerts, 1996; Reed et al., 2012; Wood et al., 2011).

A composição de Ca e K de vegetações da Amazônia regulam a estrutura, funcionamento e sua diversidade florística (Fyllas et al., 2009; Patiño et al., 2012; Quesada et al., 2012). Enquanto o K é um mineral móvel osmorregulador e central no transporte de solutos na planta e na produtividade florestal (cf. seu papel no tópico anterior), o Ca apresenta baixa mobilidade e é responsável por múltiplas funções fisiológicas, desde o nível celular à padrões em escala de ecossistemas (McLaughlin and Wimmer, 1999). A composição desses nutrientes está principalmente estocada na biomassa do xilema florestal, onde algumas estimativas encontraram valores acima de 90% do estoque total do sistema, sendo esses valores maiores em florestas com solos rasos e de baixo teor do status nutricional (Bond, 2010). Tanto o K, como o Ca representam a maior parte do estoque de minerais da vegetação, sendo o Ca o principal nutriente alocado na biomassa florestal (19 kg/ha/ano) seguido do K (9 kg/ha/ano), conforme avaliações em florestas tropicais na Guiana Francesa (Bauters et al., 2022; Van Langenhove et al., 2020).

O cálcio por estar associado ao crescimento por meio da divisão, diferenciação celular e espessamento da parede celular modula a resistência mecânica da planta e sua resposta celular as condições ambientais, como extremos climáticos (Fromm, 2010; McLaughlin and Wimmer, 1999; Oulehle et al., 2023). Seu papel também se encontra associado a estabilidade das membranas celulares por meio da regulação da sua permeabilidade modulando seu balanço hídrico e homeostático (Fromm, 2010). Além disso, dispõe de um dos principais mecanismos na regulação da troca gasosa da vegetação, devido seu papel na regulação da abertura e fechamento dos estômatos foliares (Wang et al., 2012). Finalmente, também é responsável pela defesa contra patógenos, visto que o xilema afetado por xilófagos é isolado por barreiras físico-químicas de alta densidade da madeira e elevado teor de Ca – compartimentalização, cf. Shigo (1984) – dificultando o avanço da doença nas árvores (Santini et al., 2019). Portanto, variações do teor de Ca na madeira de florestas amazônicas deve gerar importante impacto na modulação dos riscos de mortalidade – principalmente os bióticos e associados à seca e a eficiência do uso da água (Asner et al., 2014; McLaughlin and Wimmer, 1999; Oulehle et al., 2023; Wang et al., 2012). Finalmente, também altera a produtividade e a dinâmica de nutrientes florestal, considerando que solos com maior teor de Ca na Amazônia e nos trópicos do globo estão associados a maior performance, mortalidade e

menor tempo de residência de biomassa acima do solo (Galbraith et al., 2013; Muller-Landau et al., 2021).

Alto déficit de pressão de vapor está associado com a redução de amido e açúcares solúveis

As diferenças entre as localidades avaliadas, tanto a nível de sítio, como de parcelas não apresentaram relação significativa entre carboidratos não estruturais totais (NSC_T) e parâmetros climáticos – déficit de pressão de vapor (VPD) e precipitação média total anual (MAP) (Figuras 7 e S3). Em relação aos açúcares solúveis (SS), amido (ST) e VPD, observamos relação negativa, onde altos valores de VPD estiveram associados a redução do teor de SS e ST. Isso, em parte, refuta a H2B testada, indicando que mesmo ao longo de um amplo gradiente ambiental, entre as florestas, manteve-se o equilíbrio homeostático em relação ao seu teor de NSC_T apesar da redução de açúcares solúveis e amido (Giordano, 2013). Por exemplo, mesmo KEN sendo o sítio com menor precipitação (MAP: 1156 mm) as diferenças entre localidades na associação clima: NSC_T foi similar aos sítios com maior precipitação, como SUC (MAP: 3287). Os resultados convergem com o observado por Dickman et al. (2018) ao observarem que mesmo ao longo de um amplo gradiente ambiental no Panamá não houveram variações do NSC_T das folhas e da madeira dos ramos, nem mesmo com o aumento da severidade da seca resultante de um El Niño (2015-2016). Considerando que a homeostase é a manutenção do equilíbrio ideal dentro de um sistema autorregulado que aumenta sua probabilidade de sobrevivência (Giordano, 2013) e que esse balanço é priorizado na síntese de compostos essenciais e em órgãos com maior atividade metabólica (Aerts and Chapin, 1999; Wang et al., 2018; Zhao et al., 2020). Isso evidencia a importância dos carboidratos não estruturais – especialmente dos ramos – na modulação de estresses e variações ambientais (Martínez-Vilalta et al., 2016). Seu papel foi observado tanto na mediação do estresse hídrico sazonal ao longo de florestas da Amazônia (Signori-Müller et al., 2021), como em relação a mortalidade de árvores tropicais em diferentes estágios de desenvolvimento (Blumstein et al., 2023; Myers and Kitajima, 2007; Poorter and Kitajima, 2007).

O teor de açúcares solúveis (SS) e amido (ST), por sua vez, apresentaram relação negativa com o déficit de pressão de vapor (VPD) entre sítios e parcelas (Figuras 7 e S3). O VPD, por ser a quantidade de vapor de água que o ar pode reter, é uma função curvilínea da

temperatura do ar (Lawrence, 2005) e, portanto, regula tanto a troca de gases como o balanço hídrico das plantas (Grossiord et al., 2020). Valores elevados de VPD, portanto, estão associados com condições atmosféricas secas e de maior temperatura, que aumentam a evapotranspiração da vegetação, induzindo o fechamento dos estômatos para minimizar a perda de água e evitar tensões críticas na coluna d'água das plantas (Hacke and Sperry, 2001; Tyree and Zimmermann, 2002). Esse balanço, no entanto, ocorre em detrimento da fotossíntese, reduzindo a síntese de fotoassimilados, como os carboidratos não estruturais (McDowell, 2011). Possivelmente, esse é o principal mecanismo a explicar as concentrações menores de SS e ST associadas aos maiores valores de VPD (Figura 7). A redução continuada das principais reservas de energia que as plantas dispõem (i.e., NSC e suas frações) tem implicações severas no metabolismo da planta e, em casos extremos, podem leva-las a falha hidráulica e *carbon starvation* (Blumstein et al., 2023; Choat et al., 2018; Grossiord et al., 2020).

A precipitação total anual (MAP) é um dos principais parâmetros climáticos que regula o balanço hídrico de plantas e seus atributos funcionais associados ao processo da fotossíntese e a formação do xilema (Guan et al., 2015; Rahman et al., 2019; Schuur, 2003). No entanto, não encontramos relação significativa com SS e ST (Figura 7). Parte da relação encontrada com VPD e ausente com MAP para SS e ST possivelmente pode ser explicada pelo efeito variado desses parâmetros ao longo do estrato vertical da floresta. Apesar de ambos parâmetros regerem diferentes processos que afetam a vegetação de múltiplas formas, o dossel florestal é especialmente sensível as variações de VPD, sendo superior a outros parâmetros climáticos, como, por exemplo, o teor de umidade do solo entre biomas (Flo et al., 2022). Estudos avaliando angiospermas tropicais constataram que variações do estado-estável dos estômatos das folhas em resposta ao VPD ocorreram em poucos minutos (2-25 min) (McAdam et al., 2016). Caso valores elevados de VPD persistam os estômatos progredirão até o seu fechamento completo, reduzindo sua condutância até o ponto de perda de turgescência foliar (Li et al., 2022). Nesse processo as plantas continuarão a perder água, principalmente através das cutículas foliares, estômatos permeáveis e outros tecidos (Choat et al., 2018); o avanço desse processo resulta na desidratação de espaços intercelulares, apoplastos ou tecidos vivos (capacitância hidráulica), reduzindo a condutividade do xilema por meio da sua cavitação e embolismo até a falha hidráulica total e mortalidade da árvore (Choat et al., 2018; Li et al., 2022; McDowell, 2011). A exemplo disso, observa-se o trabalho de Hollunder et al. (2024) que ao avaliarem a recuperação de árvores de sub-bosque em

florestas tropicais após um intenso El Niño (2014-2016), constataram que alto VPD foi um dos principais componentes que explicaram sua mortalidade. Essa alta sensibilidade dos órgãos (ramos e folhas) que mais representam o metabolismo global da planta ao VPD pode explicar porque a mortalidade de árvores é tão influenciada por esse parâmetro climático em múltiplas escalas (Aleixo et al., 2019; Grossiord et al., 2020; Hollunder et al., 2024; McDowell et al., 2022).

Perspectivas

Apesar do nosso delineamento possibilitar investigarmos um amplo gradiente de clima e solos, sua composição é majoritariamente em florestas da parte ocidental da Amazônia. É justamente nessa porção da Bacia Amazônia que comumente os solos apresentam maior teor de nutrientes considerando a influência da Cordilheira dos Andes na pedogênese dos solos (Quesada et al., 2010). Em relação a porção oriental, ainda não se sabe como os componentes genéticos e ambientais estão associados com a composição química mineral e orgânica do xilema de árvores da Amazônia. Essas comparações são especialmente importantes considerando que a região oriental da Bacia Amazônica opera com atributos hidráulicos de menor risco de mortalidade (Tavares et al., 2023). Possivelmente, o balanço mineral-orgânico entre as espécies mais comuns ao oriente sejam distintos das ocidentais, gerando implicações quanto ao seu risco de mortalidade, e na sua capacidade de alocar nutrientes e biomassa (Lira-Martins et al., 2022; Patiño et al., 2012; Quesada et al., 2012; Tavares et al., 2023).

A análise integrada da química da madeira, composta pelo seu teor de minerais e carboidratos não estruturais nunca foi avaliada ao longo de um gradiente edafoclimático tão amplo e com a diversidade de espécies que abordarmos. Os principais achados do nosso trabalho estão associados à como as diferenças entre as espécies modulam a relação: maior alocação de osmólitos (K, Na e SS) em um xilema com maior capacidade de armazenamento (i.e., menor densidade da madeira). Além de, como as diferenças entre as localidades modularam o teor de K e Ca na madeira em resposta ao solo, e como a associação entre carboidratos não estruturais está associada a altos valores de VPD, resultando em menor teor de SS e ST e equilíbrio homeostático para NSC_T . Todas os parâmetros avaliados e relações observadas tem implicações graves em múltiplas escaladas, pois estão fortemente associadas a produtividade, ciclos biogeoquímicos e mortalidade de árvores em sistemas terrestres tropicais e globais (Hollunder et al., 2024; Joswig et al., 2022; Quesada et al., 2012). Essas

informações podem nos auxiliar a melhor entender como mecanismos e processos hidráulicos de árvores predizem o balanço de carbono e mortalidade de florestas na Amazônia (Tavares et al., 2023). Como também, avançar na compreensão de como carboidratos não estruturais mediam o estresse hídrico ao longo de florestas amazônicas (Signori-Müller et al., 2021), considerando a associação entre açúcares solúveis e minerais osmorreguladores, especialmente K.

Os avanços aqui realizados podem ser combinados com técnicas avançadas de mapeamento de elementos químicos do xilema, como técnicas baseadas em luz síncrotron (e.g., micro fluorescência de raios-X, cf. (Alves et al., 2021; Ortega Rodriguez et al., 2023) e quantificação da fração de tecidos: parênquima, fibras, vasos, lúmen e parede celular (Janssen et al., 2020). Isso possibilitará identificar quais são os principais componentes que regem o elo: forma-função-composição e quais suas consequências na identificação de padrões ecológicos. Finalmente, os atributos químicos devem ser inseridos em diferentes modelos ecológicos, como: Baseados em Atributos Funcionais, de Nicho Ecológico e de Dinâmica de Vegetação Global (DGVM) (Pearman et al., 2008; Quillet et al., 2010; Zakharova et al., 2019). Esse *input* deve favorecer a confiança dos modelos, considerando as divergências observadas entre mortalidade e produtividade de florestas medidas em campo vs. modeladas (Bircher et al., 2015), e que não está claro quais são os mecanismos que explicam a ocorrência de uma espécie fora do seu nicho ecológico (Sillero et al., 2021). Compreender como a resposta da vegetação em função das estratégias de alocação de compostos químicos – especialmente osmólitos – está associada a produtividade, dinâmica de nutrientes e fluxos biogeoquímicos deve ser um importante avanço na ecologia tropical.

CONCLUSÕES

A composição química da madeira dos ramos – minerais e carboidratos não estruturais – foi modulada pelas diferenças entre as espécies e condições ambientais, de solo e clima.

Entre as espécies, xilema com maior capacidade de retenção de água e nutrientes (i.e., menor densidade da madeira) apresentou relação positiva com osmólitos na madeira: K, Na e açúcar solúvel (SS). Além disso, as evidências indicam o K da madeira como atributo funcional central intra e interespecies, visto ser o composto químico a apresentar maior associação positiva com os demais nutrientes na madeira (N, P, Ca, Mg, Na, S), o único associado a açúcar solúvel, sendo ainda, fortemente modulado pela estratégia funcional das espécies (densidade da madeira).

Solos com maior teor de K e Ca resultaram no escalonamento positivo destes nutrientes na madeira entre as florestas avaliadas. Quanto as variáveis climáticas, observamos associação significativa e negativa principalmente entre déficit de pressão de vapor e compostos orgânicos (amido e açúcares solúveis) e ausente em relação a precipitação.

Agradecimentos

Agradecemos à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001 e à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP, bolsas nº 2019/01847-0, nº 2018/24514-7 e nº 2020/21579-3) e às equipes que possibilitaram as coletas de campo e análise do material. Em especial, a toda a equipe do Projeto *TREMOR: Mechanisms and consequences of increasing TREE MORTality in Amazonian rainforests*, liderado pelo Prof. David Galbraith, da University of Leeds e pelas pesquisadoras Dra. Caroline Signori-Müller e Dra. Julia Valentim Tavares, que coletaram esse amplo material ao longo da Bacia Amazônica. Como também, às equipes que tem monitorado as parcelas permanentes do Rainfor, e ao Beto Quesada, por compartilhar conosco os dados de solos dessas localidades.

REFERÊNCIAS

- Abatzoglou, J.T., Dobrowski, S.Z., Parks, S.A., Hegewisch, K.C., 2018. TerraClimate, a high-resolution global dataset of monthly climate and climatic water balance from 1958–2015. *Sci Data* 5, 170191. <https://doi.org/10.1038/sdata.2017.191>
- Achat, D.L., Pousse, N., Nicolas, M., Augusto, L., 2018. Nutrient remobilization in tree foliage as affected by soil nutrients and leaf life span. *Ecological Monographs* 88, 408–428. <https://doi.org/10.1002/ecm.1300>
- Aerts, R., 1996. Nutrient Resorption from Senescing Leaves of Perennials: Are there General Patterns? *Journal of Ecology* 84, 597–608. <https://doi.org/10.2307/2261481>
- Aerts, R., Chapin, F.S., 1999. The Mineral Nutrition of Wild Plants Revisited: A Re-evaluation of Processes and Patterns, in: Fitter, A.H., Raffaelli, D.G. (Eds.), *Advances in Ecological Research*. Academic Press, pp. 1–67. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60016-1](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60016-1)
- Aleixo, I., Norris, D., Hemerik, L., Barbosa, A., Prata, E., Costa, F., Poorter, L., 2019. Amazonian rainforest tree mortality driven by climate and functional traits. *Nature Climate Change* 2019 9:5 9, 384–388. <https://doi.org/10.1038/s41558-019-0458-0>
- Alves, E.E.N., Ortega Rodriguez, D.R., Rocha, P. de A., Vergütz, L., Santini Junior, L., Hesterberg, D., Pessenda, L.C.R., Tomazello-Filho, M., Costa, L.M. da, 2021. Synchrotron-based X-ray microscopy for assessing elements distribution and speciation in mangrove tree-rings. *Results in Chemistry* 3, 100121. <https://doi.org/10.1016/j.rechem.2021.100121>
- Asner, G.P., Martin, R.E., Tupayachi, R., Anderson, C.B., Sinca, F., Carranza-Jiménez, L., Martinez, P., 2014. Amazonian functional diversity from forest canopy chemical assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 111, 5604–5609. <https://doi.org/10.1073/pnas.1401181111>
- Báez, S., Fadrique, B., Feeley, K., Homeier, J., 2022. Changes in tree functional composition across topographic gradients and through time in a tropical montane forest. *PLOS ONE* 17, e0263508. <https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PONE.0263508>
- Baligar, V.C., Fageria, N.K., He, Z.L., 2001. Nutrient use efficiency in plants. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*. <https://doi.org/10.1081/CSS-100104098>
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S., 2014. lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. R package version 1.
- Battie-Laclau, P., Laclau, J.-P., Domec, J.-C., Christina, M., Bouillet, J.-P., de Cassia Piccolo, M., de Moraes Gonçalves, J.L., Moreira, R.M. e, Krusche, A.V., Bouvet, J.-M., Nouvellon, Y., 2014. Effects of potassium and sodium supply on drought-adaptive mechanisms in *Eucalyptus grandis* plantations. *New Phytologist* 203, 401–413. <https://doi.org/10.1111/nph.12810>
- Bauters, M., Grau, O., Doetterl, S., Heineman, K.D., Dalling, J.W., Prada, C.M., Griepentrog, M., Malhi, Y., Riutta, T., Scalon, M., Oliveras, I., Inagawa, T., Majalap, N., Beeckman, H., Van den Bulcke, J., Perring, M.P., Dourdain, A., Hérault, B., Vermeir, P., Makelele, I.A., Fernández, P.R., Sardans, J., Peñuelas, J., Janssens, I.A., 2022. Tropical wood stores substantial amounts of nutrients, but we have limited understanding why. *Biotropica* 54, 596–606. <https://doi.org/10.1111/btp.13069>
- Bircher, N., Cailleret, M., Bugmann, H., 2015. The agony of choice: different empirical mortality models lead to sharply different future forest dynamics. *Ecological Applications* 25, 1303–1318. <https://doi.org/10.1890/14-1462.1>

- Blumstein, M., Gersony, J., Martínez-Vilalta, J., Sala, A., 2023. Global variation in nonstructural carbohydrate stores in response to climate. *Global Change Biology* 29, 1854–1869. <https://doi.org/10.1111/gcb.16573>
- Bond, W.J., 2010. Do nutrient-poor soils inhibit development of forests? A nutrient stock analysis. *Plant and Soil*. <https://doi.org/10.1007/s11104-010-0440-0>
- Bremner, J., Mulvaney, C., 1996. Nitrogen-total. *Methods of soil analysis, Part 2*. Soil Science Society of America Book Series 5, 1085–1121.
- Carlquist, S., 2018. Living Cells in Wood 3. Overview; Functional Anatomy of the Parenchyma Network. *Botanical Review* 84, 242–294. <https://doi.org/10.1007/s12229-018-9198-5>
- Chambi-Legoas, R., Chaix, G., Tomazello-Filho, M., 2019. Effects of potassium/sodium fertilization and throughfall exclusion on growth patterns of *Eucalyptus grandis* W. Hill ex Maiden during extreme drought periods. *New Forests*. <https://doi.org/10.1007/s11056-019-09716-x>
- 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, 351–366. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x>
- Choat, B., Brodribb, T.J., Brodersen, C.R., Duursma, R.A., López, R., Medlyn, B.E., 2018. Triggers of tree mortality under drought. *Nature* 558, 531–539. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0240-x>
- Cunha, H.F.V., Andersen, K.M., Lugli, L.F., Santana, F.D., Aleixo, I.F., Moraes, A.M., Garcia, S., Di Ponzio, R., Mendoza, E.O., Brum, B., Rosa, J.S., Cordeiro, A.L., Portela, B.T.T., Ribeiro, G., Coelho, S.D., de Souza, S.T., Silva, L.S., Antonieto, F., Pires, M., Salomão, A.C., Miron, A.C., de Assis, R.L., Domingues, T.F., Aragão, L.E.O.C., Meir, P., Camargo, J.L., Manzi, A.O., Nagy, L., Mercado, L.M., Hartley, I.P., Quesada, C.A., 2022. Direct evidence for phosphorus limitation on Amazon forest productivity. *Nature* 608, 558–562. <https://doi.org/10.1038/s41586-022-05085-2>
- Deeken, R., Geiger, D., Fromm, J., Koroleva, O., Ache, P., Langenfeld-Heyser, R., Sauer, N., May, S.T., Hedrich, R., 2002. Loss of the AKT2/3 potassium channel affects sugar loading into the phloem of *Arabidopsis*. *Planta* 216, 334–344. <https://doi.org/10.1007/s00425-002-0895-1>
- Dickman, L.T., McDowell, N.G., Grossiord, C., Collins, A.D., Wolfe, B.T., Detto, M., Wright, S.J., Medina-Vega, J.A., Goodsman, D., Rogers, A., Serbin, S.P., Wu, J., Ely, K.S., Michaletz, S.T., Xu, C., Kueppers, L., Chambers, J.Q., 2019. Homeostatic maintenance of nonstructural carbohydrates during the 2015–2016 El Niño drought across a tropical forest precipitation gradient. *Plant, Cell & Environment* 42, 1705–1714. <https://doi.org/10.1111/pce.13501>
- Dominguez, P.G., Niittylä, T., 2022. Mobile forms of carbon in trees: metabolism and transport. *Tree Physiology* 42, 458–487. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpab123>
- Dreyer, I., Gomez-Porras, J.L., Riedelsberger, J., 2017. The potassium battery: a mobile energy source for transport processes in plant vascular tissues. *New Phytologist* 216, 1049–1053. <https://doi.org/10.1111/nph.14667>
- Fernández-Martínez, M., Vicca, S., Janssens, I.A., Sardans, J., Luyssaert, S., Campioli, M., Chapin III, F.S., Ciais, P., Malhi, Y., Obersteiner, M., Papale, D., Piao, S.L., Reichstein, M., Rodà, F., Peñuelas, J., 2014. Nutrient availability as the key regulator of global forest carbon balance. *Nature Clim Change* 4, 471–476. <https://doi.org/10.1038/nclimate2177>
- Fick, S.E., Hijmans, R.J., 2017. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 37, 4302–4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>

- Fleischer, K., Rammig, A., De Kauwe, M.G., Walker, A.P., Domingues, T.F., Fuchslueger, L., Garcia, S., Goll, D.S., Grandis, A., Jiang, M., Haverd, V., Hofhansl, F., Holm, J.A., Kruijt, B., Leung, F., Medlyn, B.E., Mercado, L.M., Norby, R.J., Pak, B., von Randow, C., Quesada, C.A., Schaap, K.J., Valverde-Barrantes, O.J., Wang, Y.P., Yang, X., Zaehle, S., Zhu, Q., Lapola, D.M., 2019. Amazon forest response to CO₂ fertilization dependent on plant phosphorus acquisition. *Nature Geoscience*. <https://doi.org/10.1038/s41561-019-0404-9>
- Flo, V., Martínez-Vilalta, J., Granda, V., Mencuccini, M., Poyatos, R., 2022. Vapour pressure deficit is the main driver of tree canopy conductance across biomes. *Agricultural and Forest Meteorology* 322, 109029. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2022.109029>
- Fortunel, C., Fine, P.V.A., Baraloto, C., 2012. Leaf, stem and root tissue strategies across 758 Neotropical tree species. *Functional Ecology* 26, 1153–1161. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2012.02020.x>
- Franco, M., Martinez, A., Nathalie, M., 2014. Wood density proxies of adaptive traits linked with resistance to drought in Wood density proxies of adaptive traits linked with resistance to drought in Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb .) Franco). <https://doi.org/10.1007/s00468-014-1003-4>
- Fromm, J., 2010. Wood formation of trees in relation to potassium and calcium nutrition. *Tree physiology* 30, 1140–7. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpq024>
- Fyllas, N.M., Patiño, S., Baker, T.R., Bielefeld Nardoto, G., Martinelli, L.A., Quesada, C.A., Paiva, R., Schwarz, M., Horna, V., Mercado, L.M., Santos, A., Arroyo, L., Jiménez, E.M., Luizão, F.J., Neill, D.A., Silva, N., Prieto, A., Rudas, A., Silviera, M., Vieira, I.C.G., Lopez-Gonzalez, G., Malhi, Y., Phillips, O.L., Lloyd, J., 2009. Basin-wide variations in foliar properties of Amazonian forest: phylogeny, soils and climate. *Biogeosciences* 6, 2677–2708. <https://doi.org/10.5194/bg-6-2677-2009>
- Galbraith, D., Malhi, Y., Affum-Baffoe, K., Castanho, A.D.A., Doughty, C.E., Fisher, R.A., Lewis, S.L., Peh, K.S.-H., Phillips, O.L., Quesada, C.A., Sonké, B., Lloyd, J., 2013. Residence times of woody biomass in tropical forests. *Plant Ecology & Diversity* 6, 139–157. <https://doi.org/10.1080/17550874.2013.770578>
- Giller, P.S., 1996. The diversity of soil communities, the ‘poor man’s tropical rainforest’. *Biodiversity & Conservation* 1996 5:2 5, 135–168. <https://doi.org/10.1007/BF00055827>
- Giordano, M., 2013. Homeostasis: An underestimated focal point of ecology and evolution. *Plant Science* 211, 92–101. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2013.07.008>
- Grau, O., Peñuelas, J., Ferry, B., Freycon, V., Blanc, L., Desprez, M., Baraloto, C., Chave, J., Descroix, L., Dourdain, A., Guitet, S., Janssens, I.A., Sardans, J., Hérault, B., 2017. Nutrient-cycling mechanisms other than the direct absorption from soil may control forest structure and dynamics in poor Amazonian soils. *Sci Rep* 7, 45017. <https://doi.org/10.1038/srep45017>
- Grossiord, C., Buckley, T.N., Cernusak, L.A., Novick, K.A., Poulter, B., Siegwolf, R.T.W., Sperry, J.S., McDowell, N.G., 2020. Plant responses to rising vapor pressure deficit. *New Phytologist* 226, 1550–1566. <https://doi.org/10.1111/nph.16485>
- Guan, K., Pan, M., Li, H., Wolf, A., Wu, J., Medvigy, D., Caylor, K.K., Sheffield, J., Wood, E.F., Malhi, Y., Liang, M., Kimball, J.S., Saleska, S.R., Berry, J., Joiner, J., Lyapustin, A.I., 2015. Photosynthetic seasonality of global tropical forests constrained by hydroclimate. *Nature Geosci* 8, 284–289. <https://doi.org/10.1038/ngeo2382>
- Guayasamin, J.M., Ribas, C.C., Carnaval, A.C., Carrillo, J.D., Hoorn, C., Lohmann, L.G., Riff, D., Ulloa Ulloa, C., Albert, J.S., 2021. Chapter 2: Evolution of Amazonian biodiversity, in: Nobre, C., Encalada, A., Anderson, E., Roca Alcazar, F.H., Bustamante, M., Mena, C., Peña-Claros, M., Poveda, G., Rodriguez, J.P., Saleska, S.,

- Trumbore, S.E., Val, A., Villa Nova, L., Abramovay, R., Alencar, A., Rodriguez Alzza, A.C., Armenteras, D., Artaxo, P., Athayde, S., Barretto Filho, H.T., Barlow, J., Berenguer, E., Bortolotto, F., Costa, F.D.A., Costa, M.H., Cuvi, N., Fearnside, P., Ferreira, J., Flores, B.M., Frieri, S., Gatti, L.V., Guayasamin, J.M., Hecht, S., Hirota, M., Hoorn, C., Josse, C., Lapola, D.M., Larrea, C., Larrea-Alcazar, D.M., Lehm Ardaya, Z., Malhi, Y., Marengo, J.A., Melack, J., Moraes R., M., Moutinho, P., Murmis, M.R., Neves, E.G., Paez, B., Painter, L., Ramos, A., Rosero-Peña, M.C., Schmink, M., Sist, P., Ter Steege, H., Val, P., Van Der Voort, H., Varese, M., Zapata-Ríos, G. (Eds.), Amazon Assessment Report 2021. UN Sustainable Development Solutions Network (SDSN). <https://doi.org/10.55161/CZWN4679>
- Hacke, U.G., Sperry, J.S., 2001. Functional and ecological xylem anatomy. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 4, 97–115. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-15783-2>
- Hacke, U.G., Sperry, J.S., Pockman, W.T., Davis, S.D., McCulloh, K.A., 2001. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia* 126, 457–461. <https://doi.org/10.1007/s004420100628>
- Hartmann, H., Trumbore, S., 2016. Understanding the roles of nonstructural carbohydrates in forest trees – from what we can measure to what we want to know. *New Phytologist* 211, 386–403. <https://doi.org/10.1111/nph.13955>
- Heineman, K.D., Turner, B.L., Dalling, J.W., 2016. Variation in wood nutrients along a tropical soil fertility gradient. *New Phytologist* 211, 440–454. <https://doi.org/10.1111/nph.13904>
- Hollunder, R.K., Garbin, M.L., Scarano, F.R., Carrijo, T.T., Cavatte, P.C., Stein-Soares, B., Mendonça, C., Mariotte, P., 2024. Vapor pressure deficit drives the mortality of understorey woody plants during drought recovery in the Atlantic Forest. *Journal of Vegetation Science* 35, e13222. <https://doi.org/10.1111/jvs.13222>
- Hoorn, C., Wesselingh, F.P., ter Steege, H., Bermudez, M.A., Mora, A., Sevink, J., Sanmartín, I., Sanchez-Meseguer, A., Anderson, C.L., Figueiredo, J.P., Jaramillo, C., Riff, D., Negri, F.R., Hooghiemstra, H., Lundberg, J., Stadler, T., Särkinen, T., Antonelli, A., 2010. Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science* 330, 927–931. <https://doi.org/10.1126/science.1194585>
- Inagawa, T., Riutta, T., Majalap-Lee, N., Nilus, R., Josue, J., Malhi, Y., 2023. Radial and vertical variation of wood nutrients in Bornean tropical forest trees. *Biotropica* 55, 1019–1032. <https://doi.org/10.1111/btp.13250>
- Ivanauskas, N.M., Monteiro, R., Rodrigues, R.R., 2008. Classificação fitogeográfica das florestas do Alto Rio Xingu. *Acta Amaz.* 38, 387–402. <https://doi.org/10.1590/S0044-59672008000300003>
- Janssen, T.A.J., 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, 965–980. <https://doi.org/10.1111/pce.13687>
- Joswig, J.S., Wirth, C., Schuman, M.C., Kattge, J., Reu, B., Wright, I.J., Sippel, S.D., Rüger, N., Richter, R., Schaepman, M.E., van Bodegom, P.M., Cornelissen, J.H.C., Díaz, S., Hattingh, W.N., Kramer, K., Lens, F., Niinemets, Ü., Reich, P.B., Reichstein, M., Römermann, C., Schrod, F., Anand, M., Bahn, M., Byun, C., Campetella, G., Cerabolini, B.E.L., Craine, J.M., Gonzalez-Melo, A., Gutiérrez, A.G., He, T., Higuchi, P., Jactel, H., Kraft, N.J.B., Minden, V., Onipchenko, V., Peñuelas, J., Pillar, V.D., Sosinski, Ê., Soudzilovskaia, N.A., Weiher, E., Mahecha, M.D., 2022. Climatic and soil factors explain the two-dimensional spectrum of global plant trait variation. *Nat Ecol Evol* 6, 36–50. <https://doi.org/10.1038/s41559-021-01616-8>

- Kitajima, K., 1996. Ecophysiology of Tropical Tree Seedlings, in: Mulkey, S.S., Chazdon, R.L., Smith, A.P. (Eds.), *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Springer US, Boston, MA, pp. 559–596. https://doi.org/10.1007/978-1-4613-1163-8_19
- Klein, T., Vitasse, Y., Hoch, G., 2016. Coordination between growth, phenology and carbon storage in three coexisting deciduous tree species in a temperate forest. *Tree Physiology* 36, 847–855. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpw030>
- Lawrence, M.G., 2005. The Relationship between Relative Humidity and the Dewpoint Temperature in Moist Air: A Simple Conversion and Applications. *Bulletin of the American Meteorological Society* 86, 225–234. <https://doi.org/10.1175/BAMS-86-2-225>
- Li, X., Xi, B., Wu, X., Choat, B., Feng, J., Jiang, M., Tissue, D., 2022. Unlocking Drought-Induced Tree Mortality: Physiological Mechanisms to Modeling. *Front Plant Sci* 13, 835921. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.835921>
- Lira-Martins, D., Humphreys-Williams, E., Strekopytov, S., Ishida, F.Y., Quesada, C.A., Lloyd, J., 2019. Tropical tree branch-leaf nutrient scaling relationships vary with sampling location. *Frontiers in Plant Science* 10. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00877>
- Lira-Martins, D., Quesada, C.A., Strekopytov, S., Humphreys-Williams, E., Herault, B., Lloyd, J., 2022. Wood Nutrient-Water-Density Linkages Are Influenced by Both Species and Environment. *Frontiers in Plant Science* 0, 528. <https://doi.org/10.3389/FPLS.2022.778403>
- Lopez-Gonzalez, G., Lewis, S.L., Burkitt, M., Phillips, O.L., 2011. ForestPlots.net: a web application and research tool to manage and analyse tropical forest plot data. *Journal of Vegetation Science* 22, 610–613. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01312.x>
- Malavolta, E., Vitti, G.C., Oliveira, S.A. de, 1997. Avaliação do estado nutricional das plantas: princípios e aplicações.
- Malhi, Y., Phillips, O. L., Lloyd, J., Baker, T., Wright, J., Almeida, S., Arroyo, L., Frederiksen, T., Grace, J., Higuchi, N., Killeen, T., Laurance, W. f., Leão, C., Lewis, S., Meir, P., Monteagudo, A., Neill, D., Núñez Vargas, P., Panfil, S. n., Patiño, S., Pitman, N., Quesada, C. a., Rudas-Ll., A., Salomão, R., Saleska, S., Silva, N., Silveira, M., Sombroek, W. g., Valencia, R., Vásquez Martínez, R., Vieira, I. c. g., Vinceti, B., 2002. An international network to monitor the structure, composition and dynamics of Amazonian forests (RAINFOR). *Journal of Vegetation Science* 13, 439–450. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2002.tb02068.x>
- Maracahipes, L., Carlucci, M.B., Lenza, E., Marimon, B.S., Marimon, B.H., Guimarães, F.A.G., Cianciaruso, M.V., 2018. How to live in contrasting habitats? Acquisitive and conservative strategies emerge at inter- and intraspecific levels in savanna and forest woody plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 34, 17–25. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2018.07.006>
- Martínez-Vilalta, J., Sala, A., Asensio, D., Galiano, L., Hoch, G., Palacio, S., Piper, F.I., Lloret, F., 2016. Dynamics of non-structural carbohydrates in terrestrial plants: a global synthesis. *Ecological Monographs* 86, 495–516. <https://doi.org/10.1002/ecm.1231>
- McAdam, S.A.M., Sussmilch, F.C., Brodribb, T.J., 2016. Stomatal responses to vapour pressure deficit are regulated by high speed gene expression in angiosperms. *Plant Cell Environ* 39, 485–491. <https://doi.org/10.1111/pce.12633>
- McDowell, N., Allen, C.D., Anderson-Teixeira, K., Brando, P., Brien, R., Chambers, J., Christoffersen, B., Davies, S., Doughty, C., Duque, A., Espirito-Santo, F., Fisher, R., Fontes, C.G., Galbraith, D., Goodsman, D., Grossiord, C., Hartmann, H., Holm, J., Johnson, D.J., Kassim, A.R., Keller, M., Koven, C., Kueppers, L., Kumagai, T.,

- Malhi, Y., McMahon, S.M., Mencuccini, M., Meir, P., Moorcroft, P., Muller-Landau, H.C., Phillips, O.L., Powell, T., Sierra, C.A., Sperry, J., Warren, J., Xu, C., Xu, X., 2018. Drivers and mechanisms of tree mortality in moist tropical forests. *New Phytologist* 219, 851–869. <https://doi.org/10.1111/NPH.15027>
- McDowell, N.G., 2011. Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality. *Plant physiology* 155, 1051–1059.
- McDowell, N.G., Sapes, G., Pivovarov, A., Adams, H.D., Allen, C.D., Anderegg, W.R.L., Arend, M., Breshears, D.D., Brodribb, T., Choat, B., 2022. Mechanisms of woody-plant mortality under rising drought, CO₂ and vapour pressure deficit. *Nature Reviews Earth & Environment* 3, 294–308.
- McLaughlin, S.B., Wimmer, R., 1999. Calcium physiology and terrestrial ecosystem processes. *New Phytologist* 142, 373–417. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1999.00420.x>
- Monteith, J.L., Unsworth, M.H., 2013. *Principles of environmental physics: plants, animals, and the atmosphere*, 4th ed. ed. Elsevier/Academic Press, Amsterdam ; Boston.
- Muller-Landau, H.C., Cushman, K.C., Arroyo, E.E., Martinez Cano, I., Anderson-Teixeira, K.J., Backiel, B., 2021. Patterns and mechanisms of spatial variation in tropical forest productivity, woody residence time, and biomass. *New Phytologist* 229, 3065–3087. <https://doi.org/10.1111/nph.17084>
- Myers, J.A., Kitajima, K., 2007. Carbohydrate storage enhances seedling shade and stress tolerance in a neotropical forest. *Journal of Ecology* 95, 383–395. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01207.x>
- Newell, E.A., Mulkey, S.S., Wright, J.S., 2002. Seasonal patterns of carbohydrate storage in four tropical tree species. *Oecologia* 131, 333–342. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-0888-6>
- Nieves-Cordones, M., Al Shiblawi, F.R., Sentenac, H., 2016. Roles and Transport of Sodium and Potassium in Plants. *Met Ions Life Sci* 16, 291–324. https://doi.org/10.1007/978-3-319-21756-7_9
- O'Brien, M.J., Valtat, A., Abiven, S., Studer, M.S., Ong, R., Schmid, B., 2020. The role of soluble sugars during drought in tropical tree seedlings with contrasting tolerances. *Journal of Plant Ecology* 13, 389–397. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtaa017>
- Ordoñez, J.C., Van Bodegom, P.M., Witte, J.P.M., Wright, I.J., Reich, P.B., Aerts, R., 2009. A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. *Global Ecology and Biogeography* 18, 137–149. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2008.00441.x>
- Ortega Rodriguez, D.R., Sánchez-Salguero, R., Hevia, A., Bovi, R.C., Ferreira, M.J., Speer, J.H., Roig, F.A., Tomazello-Filho, M., 2023. Does climate change alter the nutrient trends of *Cedrela fissilis* Vell. trees in the southern Brazilian Amazon? *Ecological Processes* 12, 58. <https://doi.org/10.1186/s13717-023-00472-7>
- Oulehle, F., Urban, O., Tahovská, K., Kolář, T., Rybníček, M., Büntgen, U., Hruška, J., Čáslavský, J., Trnka, M., 2023. Calcium availability affects the intrinsic water-use efficiency of temperate forest trees. *Commun Earth Environ* 4, 1–8. <https://doi.org/10.1038/s43247-023-00822-5>
- Patiño, S., Fyllas, N.M., Baker, T.R., Paiva, R., Quesada, C.A., Santos, A.J.B., Schwarz, M., ter Steege, H., Phillips, O.L., Lloyd, J., 2012. Coordination of physiological and structural traits in Amazon forest trees. *Biogeosciences* 9, 775–801. <https://doi.org/10.5194/bg-9-775-2012>
- Pearman, P.B., Guisan, A., Broennimann, O., Randin, C.F., 2008. Niche dynamics in space and time. *Trends in Ecology & Evolution* 23, 149–158. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.11.005>

- Phillips, O.L., Aragão, L.E.O.C., Lewis, S.L., Fisher, J.B., Lloyd, J., López-González, G., Malhi, Y., Monteagudo, A., Peacock, J., Quesada, C.A., van der Heijden, G., Almeida, S., Amaral, I., Arroyo, L., Aymard, G., Baker, T.R., Bánki, O., Blanc, L., Bonal, D., Brando, P., Chave, J., de Oliveira, Á.C.A., Cardozo, N.D., Czimczik, C.I., Feldpausch, T.R., Freitas, M.A., Gloor, E., Higuchi, N., Jiménez, E., Lloyd, G., Meir, P., Mendoza, C., Morel, A., Neill, D.A., Nepstad, D., Patiño, S., Peñuela, M.C., Prieto, A., Ramírez, F., Schwarz, M., Silva, J., Silveira, M., Thomas, A.S., Steege, H. ter, Stropp, J., Vásquez, R., Zelazowski, P., Dávila, E.A., Andelman, S., Andrade, A., Chao, K.-J., Erwin, T., Di Fiore, A., C., E.H., Keeling, H., Killeen, T.J., Laurance, W.F., Cruz, A.P., Pitman, N.C.A., Vargas, P.N., Ramírez-Angulo, H., Rudas, A., Salamão, R., Silva, N., Terborgh, J., Torres-Lezama, A., 2009. Drought Sensitivity of the Amazon Rainforest. *Science* 323, 1344–1347. <https://doi.org/10.1126/science.1164033>
- Piper, F.I., Paula, S., 2020. The role of nonstructural carbohydrates storage in forest resilience under climate change. *Current Forestry Reports* 6, 1–13.
- Poorter, L., Kitajima, K., 2007. Carbohydrate Storage and Light Requirements of Tropical Moist and Dry Forest Tree Species. *Ecology* 88, 1000–1011. <https://doi.org/10.1890/06-0984>
- Posit team, 2023. RStudio: Integrated Development Environment for R. Posit Software, PBC, Boston, MA.
- Quesada, C.A., Lloyd, J., Schwarz, M., Al., E., Paiva, R., 2010. Variations in chemical and physical properties of Amazon forest soils in relation to their genesis. *Biogeosciences*. <https://doi.org/10.5194/bg-7-1515-2010>
- Quesada, C.A., Phillips, O.L., Schwarz, M., Al., E., Lloyd, J., 2012. Basin-wide variations in Amazon forest structure and function are mediated by both soils and climate. *Biogeosciences*. <https://doi.org/10.5194/bg-9-2203-2012>
- Quillet, A., Peng, C., Garneau, M., 2010. Toward dynamic global vegetation models for simulating vegetation–climate interactions and feedbacks: recent developments, limitations, and future challenges. *Environ. Rev.* 18, 333–353. <https://doi.org/10.1139/A10-016>
- Rahman, M.H., Nugroho, W.D., Nakaba, S., Kitin, P., Kudo, K., Yamagishi, Y., Begum, S., Marsoem, S.N., Funada, R., 2019. Changes in cambial activity are related to precipitation patterns in four tropical hardwood species grown in Indonesia. *American Journal of Botany* 106, 760–771. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1297>
- Reed, S.C., Townsend, A.R., Davidson, E.A., Cleveland, C.C., 2012. Stoichiometric patterns in foliar nutrient resorption across multiple scales. *New Phytologist* 196, 173–180. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04249.x>
- Ribas, C.C., Aleixo, A., Nogueira, A.C.R., Miyaki, C.Y., Cracraft, J., 2012. A palaeobiogeographic model for biotic diversification within Amazonia over the past three million years. *Proc Biol Sci* 279, 681–689. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.1120>
- Rull, V., 2011. Origins of biodiversity. *Science* 331, 398–399; author reply 399–400. <https://doi.org/10.1126/science.331.6016.398-c>
- Sakschewski, B., Bloh, W.V., Boit, A., Poorter, L., Peña-Claros, M., Heinke, J., Joshi, J., Thonicke, K., 2016. Resilience of Amazon forests emerges from plant trait diversity. *Nature Climate Change* 6, 1032–1036. <https://doi.org/10.1038/nclimate3109>
- Santini, L., Ortega Rodríguez, D.R., Quintilhan, M.T., Brazolin, S., Tommasiello Filho, M., 2019. Evidence to wood biodeterioration of tropical species revealed by non-destructive techniques. *Science of the Total Environment* 672. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.03.429>

- Schreeg, L.A., Santiago, L.S., Wright, S.J., Turner, B.L., 2014. Stem, root, and older leaf N:P ratios are more responsive indicators of soil nutrient availability than new foliage. *Ecology* 95, 2062–2068. <https://doi.org/10.1890/13-1671.1>
- Schuur, E.A.G., 2003. Productivity and global climate revisited: the sensitivity of tropical forest growth to precipitation. *Ecology* 84, 1165–1170. <https://doi.org/10.1890/0012-9658>
- Shigo, A.L., 1984. Compartmentalization: A Conceptual Framework for Understanding How Trees Grow and Defend Themselves. *Annual Review of Phytopathology*. <https://doi.org/10.1146/annurev.py.22.090184.001201>
- Signori-Müller, C., Oliveira, R.S., Barros, F. de V., Tavares, J.V., Gilpin, M., Diniz, F.C., Zevallos, M.J.M., Yupayccana, C.A.S., Acosta, M., Bacca, J., Chino, R.S.C., Cuellar, G.M.A., Cumapa, E.R.M., Martinez, F., Mullisaca, F.M.P., Nina, A., Sanchez, J.M.B., da Silva, L.F., Tello, L., Tintaya, J.S., Ugarteche, M.T.M., Baker, T.R., Bittencourt, P.R.L., Borma, L.S., Brum, M., Castro, W., Coronado, E.N.H., Cosio, E.G., Feldpausch, T.R., Fonseca, L. d'Agosto M., Gloor, E., Llampazo, G.F., Malhi, Y., Mendoza, A.M., Moscoso, V.C., Araujo-Murakami, A., Phillips, O.L., Salinas, N., Silveira, M., Talbot, J., Vasquez, R., Mencuccini, M., Galbraith, D., 2021. Non-structural carbohydrates mediate seasonal water stress across Amazon forests. *Nature Communications* 12, 1–10. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-22378-8>
- Signori-Müller, C., Oliveira, R.S., Valentim Tavares, J., Carvalho Diniz, F., Gilpin, M., de V. Barros, F., Marca Zevallos, M.J., Salas Yupayccana, C.A., Nina, A., Brum, M., Baker, T.R., Cosio, E.G., Malhi, Y., Monteagudo Mendoza, A., Phillips, O.L., Rowland, L., Salinas, N., Vasquez, R., Mencuccini, M., Galbraith, D., 2022. Variation of non-structural carbohydrates across the fast–slow continuum in Amazon Forest canopy trees. *Functional Ecology* 36, 341–355. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13971>
- Sillero, N., Arenas-Castro, S., Enriquez-Urzelai, U., Vale, C.G., Sousa-Guedes, D., Martínez-Freiría, F., Real, R., Barbosa, A.M., 2021. Want to model a species niche? A step-by-step guideline on correlative ecological niche modelling. *Ecological Modelling* 456, 109671. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2021.109671>
- Snijders, T.A.B., Bosker, R.J., 2012. *Multilevel analysis: an introduction to basic and advanced multilevel modeling* - Ghent University Library, 2nd ed. ed.
- Sombroek, W., 2001. Spatial and temporal patterns of Amazon rainfall. Consequences for the planning of agricultural occupation and the protection of primary forests. *Ambio* 30, 388–396. <https://doi.org/10.1579/0044-7447-30.7.388>
- Soong, J.L., Janssens, I.A., Grau, O., Margalef, O., Stahl, C., Van Langenhove, L., Urbina, I., Chave, J., Dourdain, A., Ferry, B., Freycon, V., Herault, B., Sardans, J., Peñuelas, J., Verbruggen, E., 2020. Soil properties explain tree growth and mortality, but not biomass, across phosphorus-depleted tropical forests. *Scientific Reports* 10. <https://doi.org/10.1038/S41598-020-58913-8>
- Tavares, J.V., Oliveira, R.S., Mencuccini, M., Signori-Müller, C., Pereira, L., Diniz, F.C., Gilpin, M., Marca Zevallos, M.J., Salas Yupayccana, C.A., Acosta, M., Pérez Mullisaca, F.M., Barros, F. de V., Bittencourt, P., Jancoski, H., Scalón, M.C., Marimon, B.S., Oliveras Menor, I., Marimon, B.H., Fancourt, M., Chambers-Ostler, A., Esquivel-Muelbert, A., Rowland, L., Meir, P., Lola da Costa, A.C., Nina, A., Sanchez, J.M.B., Tintaya, J.S., Chino, R.S.C., Baca, J., Fernandes, L., Cumapa, E.R.M., Santos, J.A.R., Teixeira, R., Tello, L., Ugarteche, M.T.M., Cuellar, G.A., Martinez, F., Araujo-Murakami, A., Almeida, E., da Cruz, W.J.A., del Aguila Pasquel, J., Aragão, L., Baker, T.R., de Camargo, P.B., Brien, R., Castro, W., Ribeiro, S.C., Coelho de Souza, F., Cosio, E.G., Davila Cardozo, N., da Costa Silva, R., Disney, M., Espejo, J.S., Feldpausch, T.R., Ferreira, L., Giacomini, L., Higuchi, N., Hirota, M.,

- Honorio, E., Huaraca Huasco, W., Lewis, S., Flores Llampazo, G., Malhi, Y., Monteagudo Mendoza, A., Morandi, P., Chama Moscoso, V., Muscarella, R., Penha, D., Rocha, M.C., Rodrigues, G., Ruschel, A.R., Salinas, N., Schlickmann, M., Silveira, M., Talbot, J., Vásquez, R., Vedovato, L., Vieira, S.A., Phillips, O.L., Gloor, E., Galbraith, D.R., 2023. Basin-wide variation in tree hydraulic safety margins predicts the carbon balance of Amazon forests. *Nature* 617, 111–117. <https://doi.org/10.1038/s41586-023-05971-3>
- Tyree, M.T., Zimmermann, M.H., 2002. Xylem Structure and the Ascent of Sap, Springer Series in Wood Science. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg. <https://doi.org/10.1007/978-3-662-04931-0>
- Van Langenhove, L., Verryckt, L.T., Bréchet, L., Courtois, E.A., Stahl, C., Hofhansl, F., Bauters, M., Sardans, J., Boeckx, P., Fransen, E., Peñuelas, J., Janssens, I.A., 2020. Atmospheric deposition of elements and its relevance for nutrient budgets of tropical forests. *Biogeochemistry* 149, 175–193. <https://doi.org/10.1007/s10533-020-00673-8>
- Wang, Jingyuan, Wang, Jiannan, Guo, W., Li, Y., Wang, G.G., Wu, T., 2018. Stoichiometric homeostasis, physiology, and growth responses of three tree species to nitrogen and phosphorus addition. *Trees* 32, 1377–1386. <https://doi.org/10.1007/s00468-018-1719-7>
- Wang, W.-H., Yi, X.-Q., Han, A.-D., Liu, T.-W., Chen, J., Wu, F.-H., Dong, X.-J., He, J.-X., Pei, Z.-M., Zheng, H.-L., 2012. Calcium-sensing receptor regulates stomatal closure through hydrogen peroxide and nitric oxide in response to extracellular calcium in *Arabidopsis*. *J Exp Bot* 63, 177–190. <https://doi.org/10.1093/jxb/err259>
- West, R.M., 2022. Best practice in statistics: The use of log transformation. *Ann Clin Biochem* 59, 162–165. <https://doi.org/10.1177/00045632211050531>
- Wood, T.E., Lawrence, D., Wells, J.A., 2011. Inter-specific Variation in Foliar Nutrients and Resorption of Nine Canopy-tree Species in a Secondary Neotropical Rain Forest. *Biotropica* 43, 544–551. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2010.00740.x>
- Yan, Z., Li, P., Chen, Y., Han, W., Fang, J., 2016. Nutrient allocation strategies of woody plants: an approach from the scaling of nitrogen and phosphorus between twig stems and leaves. *Sci Rep* 6, 20099. <https://doi.org/10.1038/srep20099>
- Yang, X., Jiang, Y., Xue, F., Ding, X., Cui, M., Dong, M., Kang, M., 2023. Effects of Environmental Factors on the Nonstructural Carbohydrates in *Larix principis-rupprechtii*. *Forests* 14, 345. <https://doi.org/10.3390/f14020345>
- Yang, X., Tang, Z., Ji, C., Liu, H., Ma, W., Mohhamot, A., Shi, Z., Sun, W., Wang, T., Wang, X., Wu, X., Yu, S., Yue, M., Zheng, C., 2014. Scaling of nitrogen and phosphorus across plant organs in shrubland biomes across Northern China. *Sci Rep* 4, 5448. <https://doi.org/10.1038/srep05448>
- Zakharova, L., Meyer, K.M., Seifan, M., 2019. Trait-based modelling in ecology: A review of two decades of research. *Ecological Modelling* 407, 108703. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2019.05.008>
- Zhao, N., Yu, G., Wang, Q., Wang, R., Zhang, J., Liu, C., He, N., 2020a. Conservative allocation strategy of multiple nutrients among major plant organs: From species to community. *Journal of Ecology* 108, 267–278. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13256>
- Zhao, N., Yu, G., Wang, Q., Wang, R., Zhang, J., Liu, C., He, N., 2020b. Conservative allocation strategy of multiple nutrients among major plant organs: From species to community. *Journal of Ecology* 108, 267–278. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13256>

- Zhao, Y.-T., Ali, A., Yan, E.-R., 2017. The plant economics spectrum is structured by leaf habits and growth forms across subtropical species. *Tree Physiology* 37, 173–185. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpw098>
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N.J., Saveliev, A.A., Smith, G.M., 2009. *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. Springer, New York.

LISTA DE ANEXOS

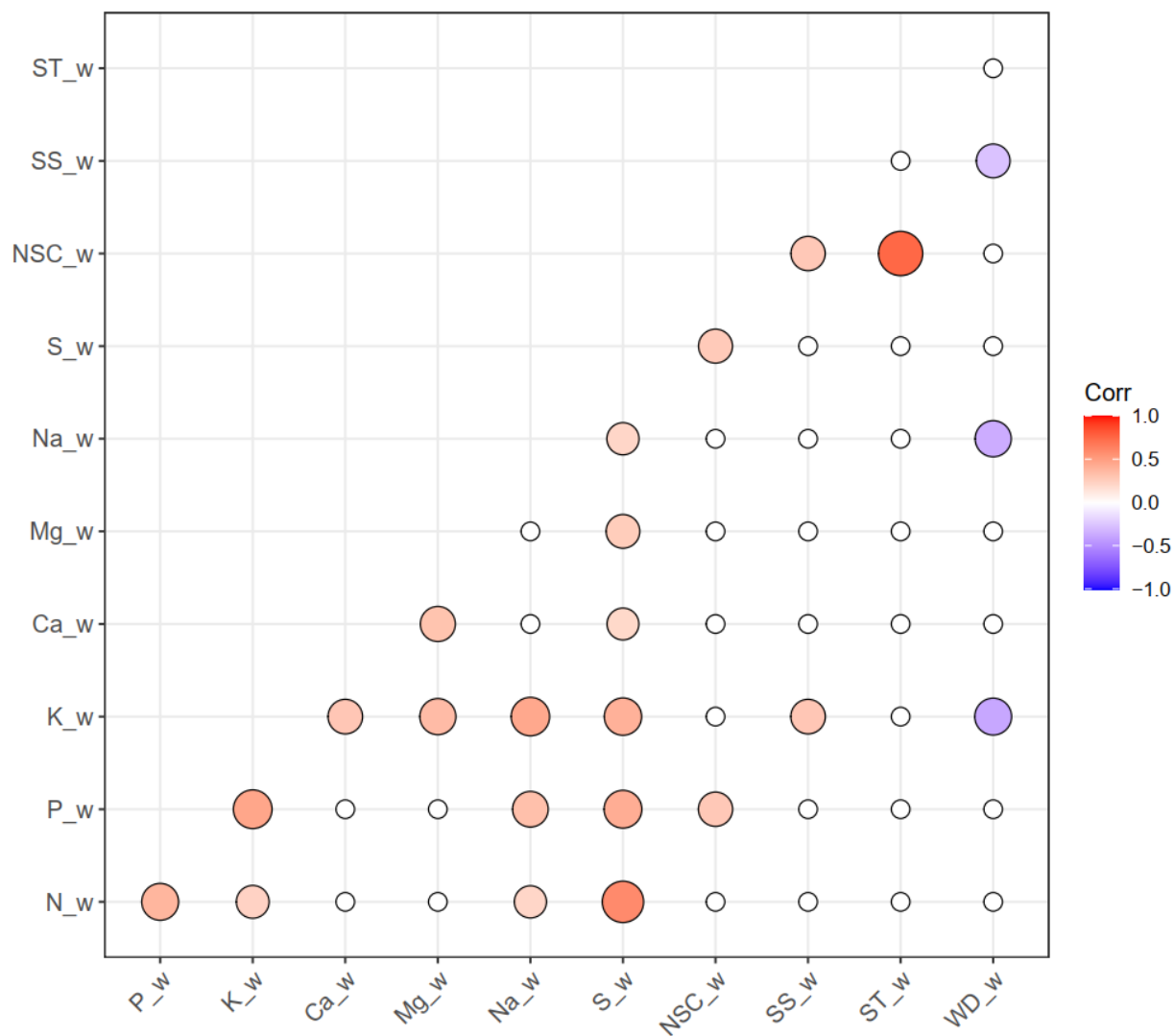


Figura S1. Matriz de correlação (Spearman) entre os atributos funcionais da madeira relativos ao efeito aleatório das espécies, conforme Equação 1. Para a análise, filtramos as localidades onde os atributos funcionais se sobrepõem entre parcelas, totalizando 71 espécies ao longo de 9 parcelas.

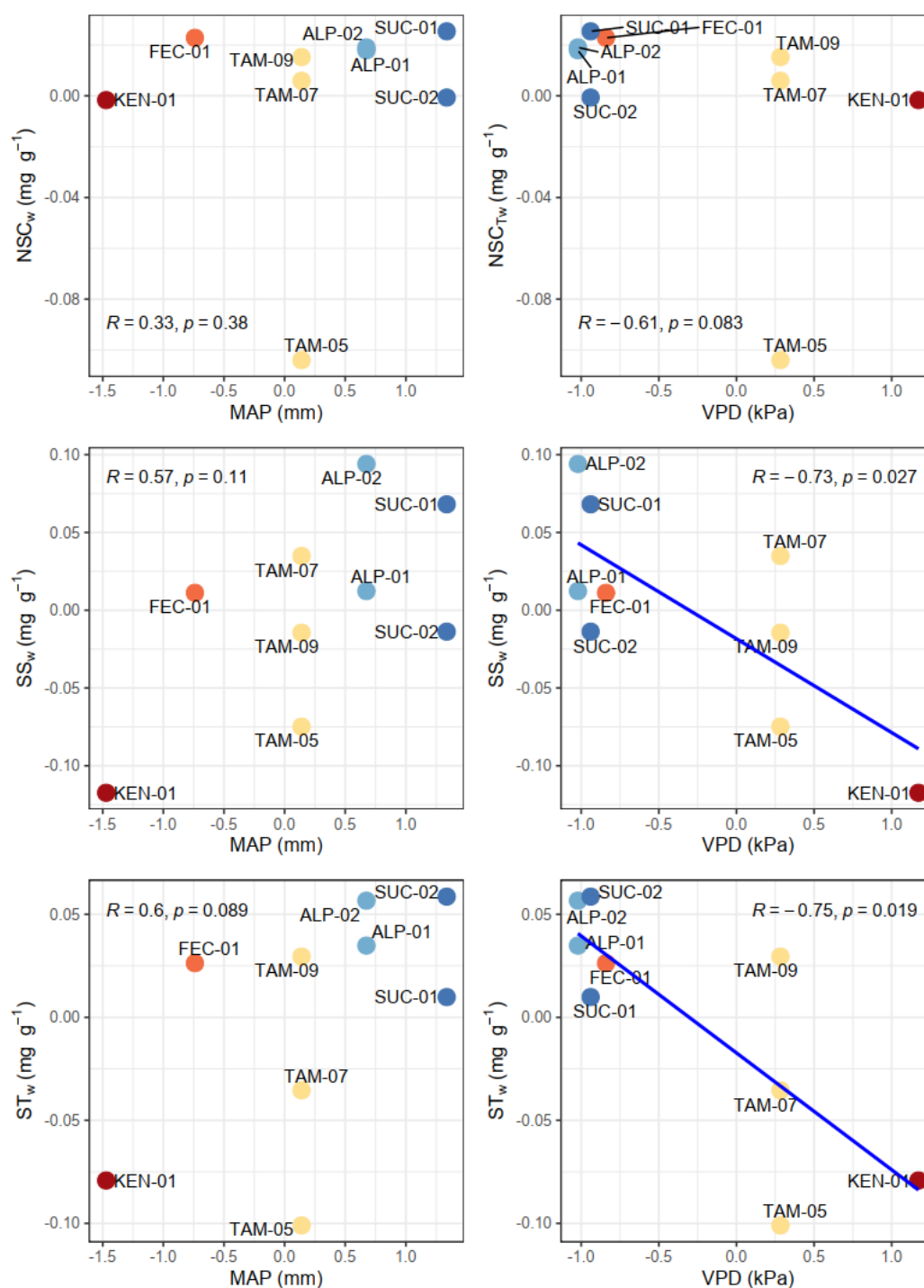


Figura S2. Relações entre atributos químicos da madeira (_w) e clima (precipitação, MAP e déficit de pressão de vapor, VPD) derivados das diferenças entre *plots* conforme Equação 1. Linha em azul indica quando as correlações são significativas (Spearman, $p < 0,05$). Todas as variáveis foram transformadas em $\log_{10}$ antes da análise.

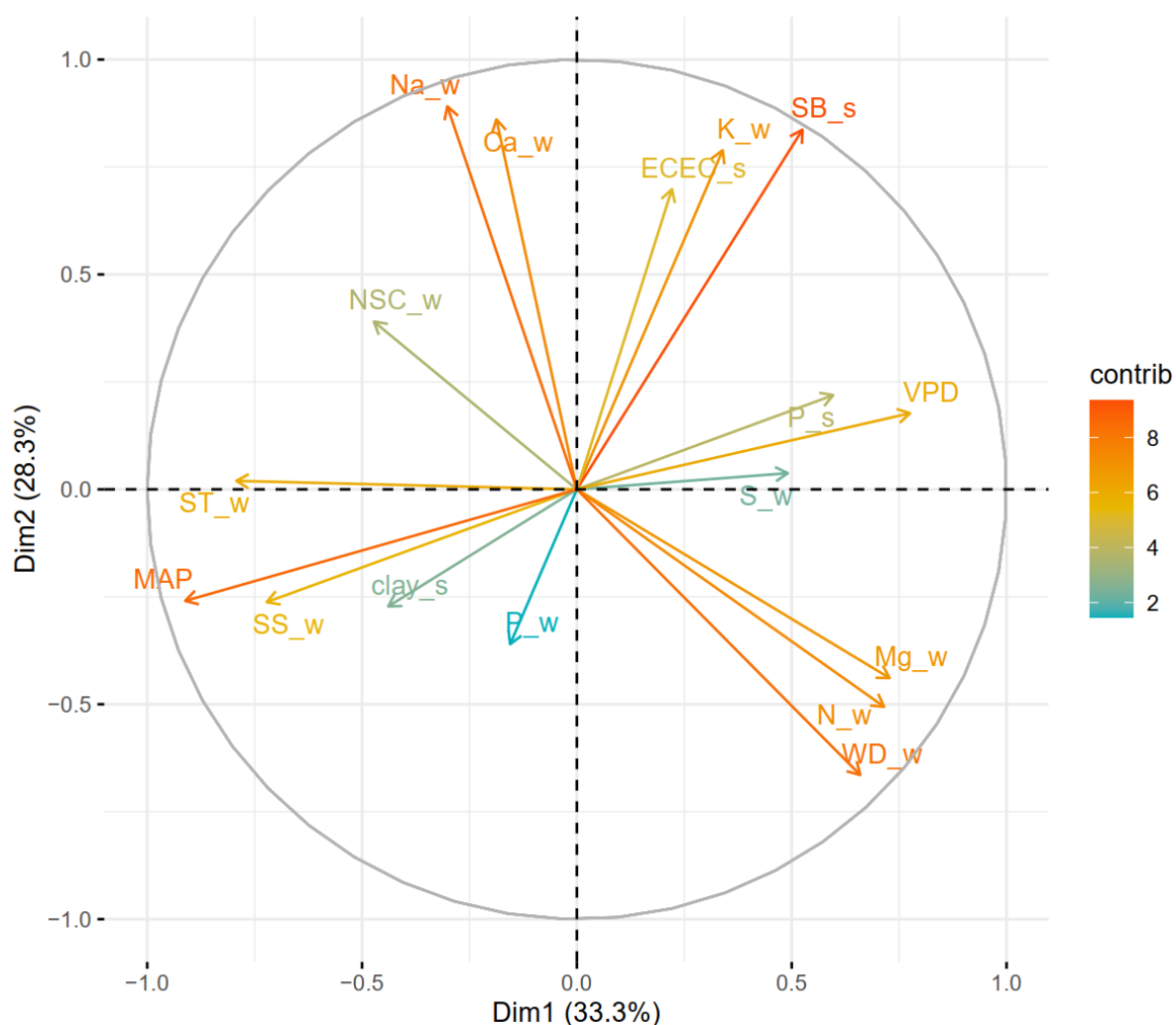


Figura S3. Análise de componentes principais dos atributos funcionais da madeira e variáveis edafoclimáticas relativos ao efeito aleatório das localidades (*plots*), conforme Equação 1. Setas de maior comprimento e intensidade de vermelho resultam em maior contribuição para a variância dos dados. Para a análise, filtramos as localidades onde todos os atributos funcionais se sobrepõem entre parcelas, totalizando 9: SUC-01 e 02; ALP-01 e 02, TAM-05, 07 e 09; FEC-01 e KEN-01.

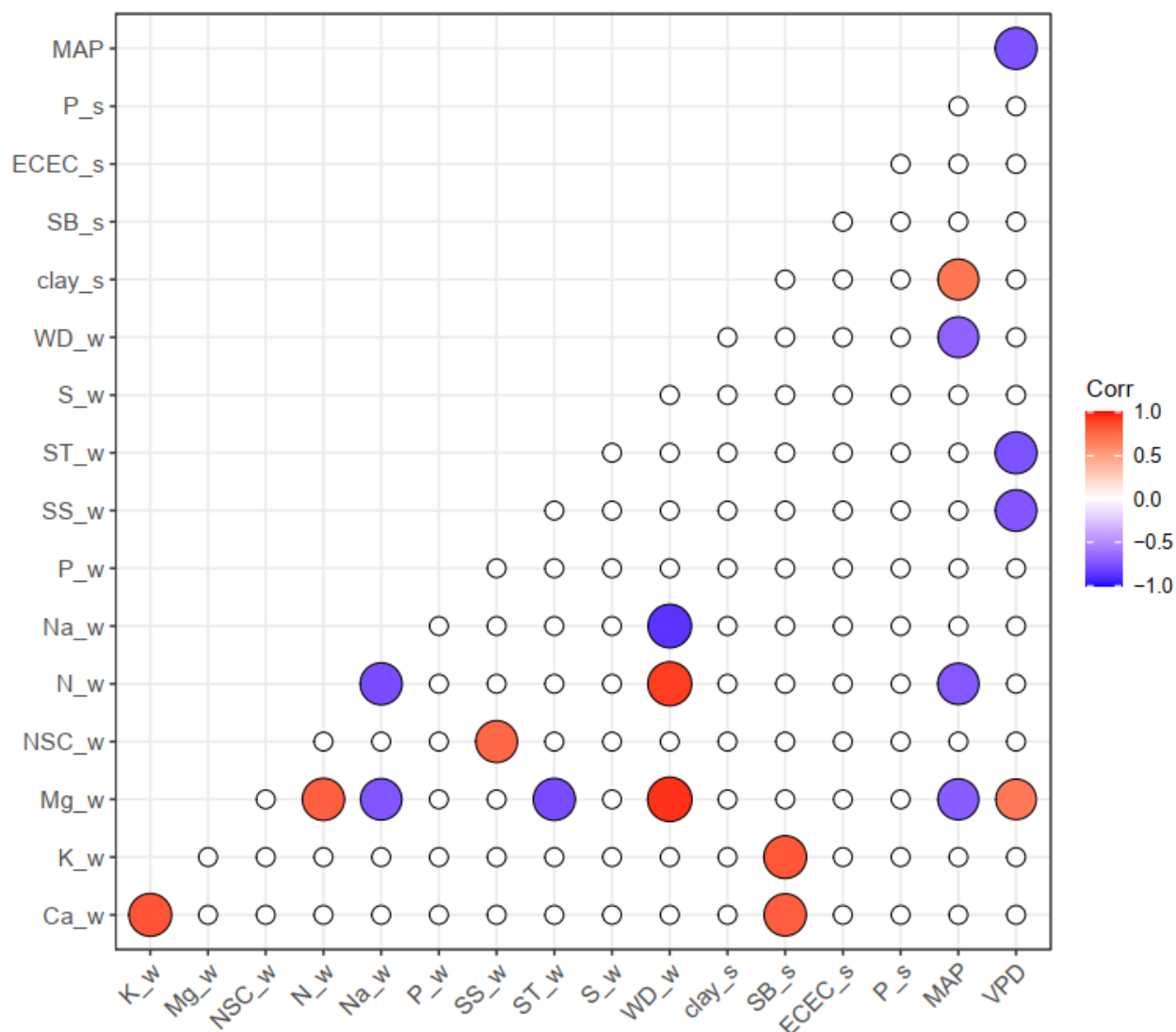


Figura S4. Matriz de correlação (Spearman) entre os atributos funcionais da madeira e variáveis edafoclimáticas relativos ao efeito aleatório dos *plots*, conforme Equação 1. Para a análise, filtramos as localidades onde todos os atributos funcionais se sobrepõem entre parcelas, totalizando 9: SUC-01 e 02; ALP-01 e 02, TAM-05, 07 e 09; FEC-01 e KEN-01.

CONCLUSÃO GERAL

As análises utilizadas nos possibilitaram compreender como o crescimento e o funcionamento hidráulico e nutricional de espécies arbóreas são moldados por fatores genéticos e ambientais, como clima e solo. Para a avaliação do efeito de fitofisionomias contrastantes no crescimento e a estrutura hidráulica de árvores tropicais analisamos duas populações de *Hymenaea courbaril* L. em Cerrado Denso-Típico e Floresta Estacional Sempre Verde. E, para a análise da complexa interação entre atributos estruturais-hidráulicos e compostos químicos de árvores e as propriedades ambientais (solo e clima), avaliamos o efeito das espécies e dos gradientes edafoclimáticos, ao longo de mais de 100 espécies e 11 florestas na Pan-Amazônia.

A análise dos anéis de crescimento de *Hymenaea courbaril* revelou a importância dos parâmetros climáticos e edáficos na determinação da longevidade e do crescimento das árvores. Ao longo do Cerrado, caracterizado por solos mais arenosos, as árvores estruturaram seu sistema hidráulico de forma a potencializar, simultaneamente, atributos de maior eficiência e segurança hidráulica. Este ajuste funcional foi fundamental para garantir a sobrevivência e maiores taxas de crescimento para árvores jovens em condições de maior estresse, quando comparado a Floresta Sempre Verde. Essa característica, de modulação da estrutura do xilema, particularmente a formação de vasos com maior frequência e eficiência hidráulica no Cerrado, sugere uma estratégia adaptativa em condições ambientais de temperaturas mais elevadas, maior irradiação solar, e solos mais arenosos.

A composição física e química dos solos na Amazônia, por sua vez, mostrou-se determinante na modulação dos atributos funcionais de espécies arbóreas, principalmente os nutricionais. Curiosamente, o efeito da textura do solo não apresentou relação com os atributos de vasos ao longo de gradientes extremos de status nutricional do solo em escala local. O sinal ecológico mais claro foi químico, onde a alocação diferencial de nutrientes, como Ca, P e K, nas folhas e na madeira das árvores, sugere uma interação complexa entre as estratégias nutricionais das espécies e a disponibilidade de recursos no solo. Esta complexidade é evidenciada pela forma como a mobilidade dos nutrientes pode afetar sua alocação e balanço nos tecidos vegetais, com o solo influenciando diretamente a composição nutricional da madeira e das folhas. A variabilidade na composição nutricional entre solos e tecidos vegetais ressalta a necessidade de compreender as estratégias de absorção, uso e alocação de nutrientes pelas árvores em resposta às condições edáficas (bióticas e abióticas).

A investigação da composição química da madeira ao longo de um extenso gradiente edafoclimático na Bacia Amazônica revelou como as diferenças entre as espécies e as condições ambientais influenciam a alocação de minerais e carboidratos não estruturais nos ramos. As relações estabelecidas entre a densidade da madeira e a alocação de osmólitos, como K, Na e açúcares solúveis, sugerem estratégias adaptativas complexas pouco exploradas na literatura. Suas variações ocorreram tanto em função do componente genético, no caso dos carboidratos não estruturais, como em resposta a estressores ambientais, como o déficit de pressão de vapor (VPD). Essa análise enfatiza a importância do balanço químico entre compostos minerais e orgânicos no xilema e sua relação com a produtividade, ciclos biogeoquímicos e a mortalidade de árvores em sistemas terrestres tropicais e globais.

Uma visão integrada e detalhada do crescimento e do funcionamento hidráulico-nutricional das árvores tropicais, levando em conta sua diversidade genética e ambiental, é urgente e necessária. Compreender o funcionamento das florestas tropicais por meio da análise integrada de seus atributos genéticos, edáficos e climáticos pode subsidiar a formulação de estratégias e políticas de gestão, manejo e conservação adaptadas às características biológicas e ecológicas desses ecossistemas. A abordagem adotada e os dados obtidos trazem novos *insights* e avanços na ecologia de espécies e ecossistemas neotropicais, principalmente sobre suas características nutricionais. Esses resultados podem fortalecer modelos estatísticos que integrem atributos funcionais relacionados à resiliência e à produtividade de árvores e florestas diante das mudanças e extremos climáticos. Assim, será possível prever com maior precisão os impactos das mudanças globais sobre as florestas tropicais e, com isso, definir áreas prioritárias para a criação de Unidades de Conservação, pesquisa florestal, recuperação de áreas degradadas, ou manejo florestal sustentável. Essas ações são fundamentais para assegurar a preservação desses ecossistemas para as atuais e futuras gerações, garantindo que continuem desempenhando seu papel na manutenção da biodiversidade e na regulação climática global.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS GERAIS

- Abatzoglou, John T., Solomon Z. Dobrowski, Sean A. Parks, e Katherine C. Hegewisch. 2018. “TerraClimate, a High-Resolution Global Dataset of Monthly Climate and Climatic Water Balance from 1958–2015”. *Scientific Data* 5(1): 170191. doi:10.1038/sdata.2017.191.
- Achat, David Ludovick, Noémie Pousse, Manuel Nicolas, e Laurent Augusto. 2018. “Nutrient Remobilization in Tree Foliage as Affected by Soil Nutrients and Leaf Life Span”. *Ecological Monographs* 88(3): 408–28. doi:10.1002/ecm.1300.
- Aerts, R., e F. S. Chapin. 1999. “The Mineral Nutrition of Wild Plants Revisited: A Re-evaluation of Processes and Patterns”. Em *Advances in Ecological Research*, orgs. A. H. Fitter e D. G. Raffaelli. Academic Press, 1–67. doi:10.1016/S0065-2504(08)60016-1.
- Aerts, Rien. 1996. “Nutrient Resorption from Senescing Leaves of Perennials: Are there General Patterns?” *Journal of Ecology* 84(4): 597–608. doi:10.2307/2261481.
- Ahmad, N., 2016. Tropical clay soils, their use and management: Outlook on Agriculture, 13, 87–95 <https://doi.org/10.1177/003072708401300205>.
- Aleixo, Izabela, Darren Norris, Lia Hemerik, Antenor Barbosa, Eduardo Prata, Flávia Costa, e Lourens Poorter. 2019. “Amazonian rainforest tree mortality driven by climate and functional traits”. *Nature Climate Change* 2019 9:5 9(5): 384–88. doi:10.1038/s41558-019-0458-0.
- Ali, A., 2019. Forest stand structure and functioning: Current knowledge and future challenges. *Ecol. Indic.* 98, 665–677. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.11.017>
- Alvares, C.A., Stape, J.L., Sentelhas, P.C., de Moraes Gonçalves, J.L., Sparovek, G., 2013. Köppen’s climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift* 711–728. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>
- Alves, Elton Eduardo Novais, Daigard Ricardo Ortega Rodriguez, Pablo de Azevedo Rocha, Leonardus Vergütz, Luiz Santini Junior, Dean Hesterberg, Luiz Carlos Ruiz Pessenda, Mario Tomazello-Filho, e Liovando Marciano da Costa. 2021. “Synchrotron-based X-ray microscopy for assessing elements distribution and speciation in mangrove tree-rings”. *Results in Chemistry* 3: 100121. doi:10.1016/j.rechem.2021.100121.
- “Amazon Assessment Report 2021”. 2021. <https://www.theamazonwewant.org/amazon-assessment-report-2021/> (15 de fevereiro de 2024).
- Andrade, E.M., Aquino, D. do N., Chaves, L.C.G., Lopes, F.B., 2017. Water as Capital and Its Uses in the Caatinga, in: Silva, J.M.C. da, Leal, I.R., Tabarelli, M. (Eds.), *Caatinga*. Springer International Publishing, Cham, pp. 281–302.
- Aoyagi, Ryota, Kanehiro Kitayama, e Benjamin L. Turner. 2022. “How Do Tropical Tree Species Maintain High Growth Rates on Low-Phosphorus Soils?” *Plant and Soil* 480(1): 31–56. doi:10.1007/s11104-022-05602-2.
- Aoyagi, R., Kitayama, K., 2016. Nutrient allocation among plant organs across 13 tree species in three Bornean rain forests with contrasting nutrient availabilities. *J Plant Res* 129, 675–684. <https://doi.org/10.1007/s10265-016-0826-z>
- Aragão, J.R. V., Zuidema, P.A., Groenendijk, P., 2022. Climate-growth relations of congeneric tree species vary across a tropical vegetation gradient in Brazil. *Dendrochronologia* 71, 125913. <https://doi.org/10.1016/J.DENDRO.2021.125913>
- Araújo, F.S. de, Martins, F.R., Shepherd, G.J., 1999. Variações estruturais e florísticas do carrasco no planalto da Ibiapaba, estado do Ceará. *Rev. Bras. Biol.* 59, 663–678. <https://doi.org/10.1590/S0034-71081999000400015>
- Araújo, F.S., Martins, F.R., Shepherd, G.J., 1999. Variations of structure and of flora of the “carrasco” vegetation of the Ibiapaba plateau, state of Ceará, Brazil. *Rev. Bras. Biol.*

- 59, 663–678. <https://doi.org/10.1590/S0034-71081999000400015>
- Asner, Gregory P., Roberta E. Martin, Raul Tupayachi, Christopher B. Anderson, Felipe Sinca, Loreli Carranza-Jiménez, e Paola Martinez. 2014. “Amazonian functional diversity from forest canopy chemical assembly”. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 111(15): 5604–9. doi:10.1073/pnas.1401181111.
- Babst, F., Bouriaud, O., Papale, D., Gielen, B., Janssens, I.A., Nikinmaa, E., Ibrom, A., Wu, J., Bernhofer, C., Köstner, B., Grünwald, T., Seufert, G., Ciais, P., Frank, D., 2014. Above-ground woody carbon sequestration measured from tree rings is coherent with net ecosystem productivity at five eddy-covariance sites. *New Phytol.* 201, 1289–1303. <https://doi.org/10.1111/nph.12589>
- Babst, Flurin, Benjamin Poulter, Paul Bodesheim, Miguel D. Mahecha, e David C. Frank. 2017. “Improved tree-ring archives will support earth-system science”. *Nature Ecology and Evolution* 1(2). doi:10.1038/s41559-016-0008.
- Báez, Selene, Belén Fadrique, Kenneth Feeley, e Jürgen Homeier. 2022. “Changes in tree functional composition across topographic gradients and through time in a tropical montane forest”. *PLOS ONE* 17(4): e0263508. doi:10.1371/JOURNAL.PONE.0263508.
- Baligar, V. C., N. K. Fageria, e Z. L. He. 2001. “Nutrient use efficiency in plants”. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*. doi:10.1081/CSS-100104098.
- Bates, Douglas, Martin Maechler, Ben Bolker, e Steven Walker. 2014. “lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4”. *R package version* 1(7).
- Battie-Laclau, Patricia, Jean-Paul Laclau, Jean-Christophe Domec, Mathias Christina, Jean-Pierre Bouillet, Marisa de Cassia Piccolo, José Leonardo de Moraes Gonçalves, et al. 2014. “Effects of potassium and sodium supply on drought-adaptive mechanisms in *Eucalyptus grandis* plantations”. *New Phytologist* 203(2): 401–13. doi:10.1111/nph.12810.
- Bauters, Marijn, Oriol Grau, Sebastian Doetterl, Katherine D. Heineman, James W. Dalling, Cecilia M. Prada, Marco Griepentrog, et al. 2022. “Tropical wood stores substantial amounts of nutrients, but we have limited understanding why”. *Biotropica* 54(3): 596–606. doi:10.1111/btp.13069.
- Beeckman, H., 2016. WOOD ANATOMY AND TRAIT-BASED ECOLOGY. IAWA J. <https://doi.org/10.1163/22941932-20160127>
- Benjamini, Y., Hochberg, Y., 1995. Controlling the False Discovery Rate: A Practical and Powerful Approach to Multiple Testing. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological)* 57, 289–300. <https://doi.org/10.1111/j.2517-6161.1995.tb02031.x>
- Bennett, A.C., McDowell, N.G., Allen, C.D., Anderson-Teixeira, K.J., 2015. Larger trees suffer most during drought in forests worldwide. *Nat. Plants* 1, 15139. <https://doi.org/10.1038/nplants.2015.139>
- Bircher, Nicolas, Maxime Cailleret, e Harald Bugmann. 2015. “The Agony of Choice: Different Empirical Mortality Models Lead to Sharply Different Future Forest Dynamics”. *Ecological Applications* 25(5): 1303–18. doi:10.1890/14-1462.1.
- Bittencourt, P.R.L., Pereira, L., Oliveira, R.S., 2016. On xylem hydraulic efficiencies, wood space-use and the safety–efficiency tradeoff. *New Phytol.* <https://doi.org/10.1111/nph.14044>
- Björklund, J., Arx, G., Nievergelt, D., Wilson, R., Van den Bulcke, J., Günther, B., Loader, N.J., Rydval, M., Fonti, P., Scharnweber, T., Andreu-Hayles, L., Büntgen, U., D’Arrigo, R., Davi, N., De Mil, T., Esper, J., Gärtner, H., Geary, J., Gunnarson, B.E., Hartl, C., Hevia, A., Song, H., Janecka, K., Kaczka, R.J., Kirdyanov, A. V., Kochbeck, M., Liu, Y.,

- Meko, M., Mundo, I., Nicolussi, K., Oelkers, R., Pichler, T., Sánchez-Salguero, R., Schneider, L., Schweingruber, F., Timonen, M., Trouet, V., Van Acker, J., Verstege, A., Villalba, R., Wilmking, M., Frank, D., 2019. Scientific Merits and Analytical Challenges of Tree-Ring Densitometry. *Rev. Geophys.* 57, 1224–1264. <https://doi.org/10.1029/2019RG000642>
- Blumstein, Meghan, Jessica Gersony, Jordi Martínez-Vilalta, e Anna Sala. 2023. “Global Variation in Nonstructural Carbohydrate Stores in Response to Climate”. *Global Change Biology* 29(7): 1854–69. doi:10.1111/gcb.16573.
- Bojórquez-Quintal, E., Escalante-Magaña, C., Echevarría-Machado, I., Martínez-Estévez, M., 2017. Aluminum, a friend or foe of higher plants in acid soils. *Front. Plant Sci.* 8, 1767. <https://doi.org/10.3389/FPLS.2017.01767/BIBTEX>
- Bouma, J., 1983. Hydrology and Soil Genesis of Soils with Aquic Moisture Regimes. *Dev. Soil Sci.* 11, 253–281. [https://doi.org/10.1016/S0166-2481\(08\)70604-4](https://doi.org/10.1016/S0166-2481(08)70604-4)
- Bonan, Gordon B. 2008. *Forests and Climate Change: Forcings, Feedbacks, and the Climate Benefits of Forests*. www.sciencemag.org.
- Bond, William J. 2010. “Do nutrient-poor soils inhibit development of forests? A nutrient stock analysis”. *Plant and Soil*. doi:10.1007/s11104-010-0440-0.
- Bordron, B., Robin, A., Oliveira, I.R., Guillemot, J., Laclau, J.P., Jourdan, C., Nouvellon, Y., Abreu-Junior, C.H., Trivelin, P.C.O., Gonçalves, J.L.M., Plassard, C., Bouillet, J.P., 2019. Fertilization increases the functional specialization of fine roots in deep soil layers for young Eucalyptus grandis trees. *Forest Ecology and Management, Roots and Rhizospheres in Forest Ecosystems* 431, 6–16. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.03.018>
- Bremner, J.M., e C.S. Mulvaney. 1996. “Nitrogen-total. Methods of soil analysis, Part 2”. *Soil Science Society of America Book Series* 5: 1085–1121.
- Brando, P.M., Coe, M.T., DeFries, R., Azevedo, A.A., 2013. Ecology, economy and management of an agroindustrial frontier landscape in the southeast Amazon. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 368, 20120152. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0152>
- Bremner, J., Mulvaney, C., 1996. Nitrogen-total. Methods of soil analysis, Part 2. *Soil Science Society of America Book Series* 5, 1085–1121.
- Brienen, R.J.W., Caldwell, L., Duchesne, L., Voelker, S., Barichivich, J., Baliva, M., Ceccantini, G., Di Filippo, A., Helama, S., Locosselli, G.M., Lopez, L., Piovesan, G., Schöngart, J., Villalba, R., Gloor, E., 2020. Forest carbon sink neutralized by pervasive growth-lifespan trade-offs. *Nat. Commun.* 2020 111 11, 1–10. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-17966-z>
- Brienen, R.J.W., Zuidema, P.A., 2006. Lifetime growth patterns and ages of Bolivian rain forest trees obtained by tree ring analysis. *J. Ecol.* 94, 481–493. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2005.01080.x>
- Brodersen, C., McElrone, A., 2013. Maintenance of xylem Network Transport Capacity: A Review of Embolism Repair in Vascular Plants. *Frontiers in Plant Science* 4.
- Camarero, J Julio, Michele Colangelo, e Patricia M Rodriguez-Gonzalez. 2023. “Tree growth, wood anatomy and carbon and oxygen isotopes responses to drought in Mediterranean riparian forests”. *Forest Ecology and Management* 529: 120710.
- Carlquist, Sherwin. 2018. “Living Cells in Wood 3. Overview; Functional Anatomy of the Parenchyma Network”. *Botanical Review* 84(3): 242–94. doi:10.1007/s12229-018-9198-5.
- Carlquist, S., 1977. Ecological factors in wood evolution: a floristic approach. *Am. J. Bot.* 886–896.
- Carneiro, F.S., Lacerda, A.E.B., Lemes, M.R., Gribel, R., Kanashiro, M., Wadt, L.H.O.,

- Sebbenn, A.M., 2011. Effects of selective logging on the mating system and pollen dispersal of *Hymenaea courbaril* L. (Leguminosae) in the Eastern Brazilian Amazon as revealed by microsatellite analysis. *For. Ecol. Manage.* 262, 1758–1765. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2011.07.023>
- Cary, Katharine L., Gina M. Ranieri, e Jarmila Pittermann. 2020. “Xylem form and function under extreme nutrient limitation: an example from California’s pygmy forest”. *New Phytologist*. doi:10.1111/nph.16405.
- Castro, A.A.J.F., Costa, J.M., 2007. Flora e Melissofauna Associada de um Cerrado Rupestre da Região Setentrional do Piauí, in: Cerrado Piauiense: Uma Visão Multidisciplinar. Teresina, p. 300.
- Chambi-Legoas, Roger, Gilles Chaix, e Mario Tomazello-Filho. 2019. “Effects of potassium/sodium fertilization and throughfall exclusion on growth patterns of *Eucalyptus grandis* W. Hill ex Maiden during extreme drought periods”. *New Forests* (March). doi:10.1007/s11056-019-09716-x.
- Chave, Jerome, David Coomes, Steven Jansen, Simon L. Lewis, Nathan G. Swenson, e Amy E. Zanne. 2009. “Towards a worldwide wood economics spectrum”. *Ecology Letters* 12(4): 351–66. doi:10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x.
- Chen, B., Fang, J., Piao, S., Ciais, P., Black, T.A., Wang, F., Niu, S., Zeng, Z., Luo, Y., 2023. A meta-analysis highlights globally widespread potassium limitation in terrestrial ecosystems. *New Phytologist* nph.19294. <https://doi.org/10.1111/nph.19294>
- Choat, Brendan, Timothy J. Brodribb, Craig R. Brodersen, Remko A. Duursma, Rosana López, e Belinda E. Medlyn. 2018. “Triggers of tree mortality under drought”. *Nature* 558(7711): 531–39. doi:10.1038/s41586-018-0240-x.
- Chowdhury, S., Bolan, N., Farrell, M., Sarkar, B., Sarker, J.R., Kirkham, M.B., Hossain, M.Z., Kim, G.H., 2021. Role of cultural and nutrient management practices in carbon sequestration in agricultural soil. *Adv. Agron.* 166, 131–196. <https://doi.org/10.1016/BS.AGRON.2020.10.001>
- Corrales, A., Henkel, T.W., Smith, M.E., 2018. Ectomycorrhizal associations in the tropics – biogeography, diversity patterns and ecosystem roles. *New Phytologist* 220, 1076–1091. <https://doi.org/10.1111/nph.15151>
- Costa, M.L. da, Kern, D.C., 1999. Geochemical signatures of tropical soils with archaeological black earth in the Amazon, Brazil. *Journal of Geochemical Exploration* 66, 369–385. [https://doi.org/10.1016/S0375-6742\(99\)00038-2](https://doi.org/10.1016/S0375-6742(99)00038-2)
- Cierner, Catrin, Niklas Boers, Marina Hirota, Jürgen Kurths, Finn Müller-Hansen, Rafael S. Oliveira, e Ricarda Winkelmann. 2019. “Higher resilience to climatic disturbances in tropical vegetation exposed to more variable rainfall”. *Nature Geoscience* 12(3): 174–79. doi:10.1038/s41561-019-0312-z.
- Clark, D A, S C Piper, C D Keeling, e D B Clark. 2003. “Tropical rain forest tree growth and atmospheric carbon dynamics linked to interannual temperature variation during 1984-2000.” *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100(10): 5852–57. doi:10.1073/pnas.0935903100.
- Clark, D.B., Palmer, M.W., Clark, D.A., 1999. Edaphic Factors and the Landscape-Scale Distributions of Tropical Rain Forest Trees. *Ecology* 80, 2662. <https://doi.org/10.2307/177248>
- Cosme, L.H.M., Schietti, J., Costa, F.R.C., Oliveira, R.S., 2017. The importance of hydraulic architecture to the distribution patterns of trees in a central Amazonian forest. *New Phytol.* 215, 113–125. <https://doi.org/10.1111/nph.14508>
- Costa, D.L. da, Silva Ribeiro, R.B. da, Vieira, D.D.S., Santos, M.F. dos, Gama, J.R.V., Lima, B. de A., 2019. Multipropósito de *Hymenaea courbaril* L. em uma área de manejo florestal comunitário na Amazônia. *Adv. For. Sci.* 6, 691–697.

- <https://doi.org/10.34062/afs.v6i2.8024>
- Costa, Flavia R.C., Juliana Schietti, Scott C. Stark, e Marielle N. Smith. 2022. “The other side of tropical forest drought: do shallow water table regions of Amazonia act as large-scale hydrological refugia from drought?” *New Phytologist*. doi:10.1111/NPH.17914.
- Covey, Kristofer, Fiona Soper, Sunitha Pangala, Angelo Bernardino, Zoe Pagliaro, Luana Basso, Henrique Cassol, et al. 2021. “Carbon and Beyond: The Biogeochemistry of Climate in a Rapidly Changing Amazon”. *Frontiers in Forests and Global Change* 4. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/ffgc.2021.618401> (15 de fevereiro de 2024).
- Cummings, D. L., J. Boone Kauffman, David A. Perry, e R. Flint Hughes. 2002. “Aboveground biomass and structure of rainforests in the southwestern Brazilian Amazon”. *Forest Ecology and Management*. doi:10.1016/S0378-1127(01)00587-4.
- Cunha, Hellen Fernanda Viana, Kelly M. Andersen, Laynara Figueiredo Lugli, Flavia Delgado Santana, Izabela Fonseca Aleixo, Anna Martins Moraes, Sabrina Garcia, et al. 2022. “Direct Evidence for Phosphorus Limitation on Amazon Forest Productivity”. *Nature* 608(7923): 558–62. doi:10.1038/s41586-022-05085-2.
- Deeken, Rosalia, Dietmar Geiger, Jörg Fromm, Olga Koroleva, Peter Ache, Rosemarie Langenfeld-Heyser, Norbert Sauer, Sean T. May, e Rainer Hedrich. 2002. “Loss of the AKT2/3 Potassium Channel Affects Sugar Loading into the Phloem of Arabidopsis”. *Planta* 216(2): 334–44. doi:10.1007/s00425-002-0895-1.
- De Mil, T., Tarelkin, Y., Hahn, S., Hubau, W., Deklerck, V., Debeir, O., Van Acker, J., de Cannière, C., Beeckman, H., Van den Bulcke, J., 2018. Wood Density Profiles and Their Corresponding Tissue Fractions in Tropical Angiosperm Trees. *Forests* 9. <https://doi.org/10.3390/f9120763>
- Dick, Christopher W., e Myriam Heuertz. 2008. “The complex biogeographic history of a widespread tropical tree species”. *Evolution* 62(11): 2760–74. doi:10.1111/J.1558-5646.2008.00506.X.
- Dickman, Lee Turin, Nate G. McDowell, Charlotte Grossiord, Adam D. Collins, Brett T. Wolfe, Matteo Detto, S. Joseph Wright, et al. 2019. “Homeostatic Maintenance of Nonstructural Carbohydrates during the 2015–2016 El Niño Drought across a Tropical Forest Precipitation Gradient”. *Plant, Cell & Environment* 42(5): 1705–14. doi:10.1111/pce.13501.
- Domec, J.C., Gartner, B.L., 2001. Cavitation and water storage capacity in bole xylem segments of mature and young Douglas-fir trees. *Trees - Structure and Function*. <https://doi.org/10.1007/s004680100095>
- Dominguez, Pia Guadalupe, e Totte Niittylä. 2022. “Mobile forms of carbon in trees: metabolism and transport”. *Tree Physiology* 42(3): 458–87. doi:10.1093/treephys/tpab123.
- Dreyer, Ingo, Judith Lucia Gomez-Porras, e Janin Riedelsberger. 2017. “The Potassium Battery: A Mobile Energy Source for Transport Processes in Plant Vascular Tissues”. *New Phytologist* 216(4): 1049–53. doi:10.1111/nph.14667.
- Edwards, David P., Jacob B. Socolar, Simon C. Mills, Zuzana Burivalova, Lian Pin Koh, e David S. Wilcove. 2019. “Conservation of Tropical Forests in the Anthropocene”. *Current Biology* 29(19): R1008–20. doi:10.1016/J.CUB.2019.08.026.
- Eller, C., de V. Barros, F., R.L. Bittencourt, P., Rowland, L., Mencuccini, M., S. Oliveira, R., 2018. Xylem hydraulic safety and construction costs determine tropical tree growth. *Plant Cell Environ.* 41, 548–562. <https://doi.org/10.1111/pce.13106>
- Eller, Cleiton B., Lucy Rowland, Maurizio Mencuccini, Teresa Rosas, Karina Williams, Anna Harper, Belinda E. Medlyn, et al. 2020. “Stomatal optimization based on xylem

- hydraulics (SOX) improves land surface model simulation of vegetation responses to climate”. *New Phytologist*: nph.16419. doi:10.1111/nph.16419.
- Falcao, N.P. de S., Clement, C.R., Tsai, S.M., Comerford, N.B., 2009. Pedology, Fertility, and Biology of Central Amazonian Dark Earths.
- Feeley, Kenneth J., S. Joseph Wright, M. N. Nur Supardi, Abd Rahman Kassim, e Stuart J. Davies. 2007. “Decelerating growth in tropical forest trees”. *Ecology Letters* 10(6): 461–69. doi:10.1111/j.1461-0248.2007.01033.x.
- Fernández-Martínez, M., S. Vicca, I. A. Janssens, J. Sardans, S. Luyssaert, M. Campioli, F. S. Chapin III, et al. 2014. “Nutrient Availability as the Key Regulator of Global Forest Carbon Balance”. *Nature Climate Change* 4(6): 471–76. doi:10.1038/nclimate2177.
- Ferreira-Júnior, W.G., Schaefer, C.E.G.R., Cunha, C.N., Duarte, T.G., Chieregatto, L.C., Carmo, F.M.S., 2016. Flood regime and water table determines tree distribution in a forest-savanna gradient in the Brazilian Pantanal. *An. Acad. Bras. Cienc.* 88 Suppl 1, 719–731. <https://doi.org/10.1590/0001-3765201620150341>
- Fichtler, E., Worbes, M., 2012. Wood anatomical variables in tropical trees and their relation to site conditions and individual tree morphology. *IAWA J.* 33, 119–140. <https://doi.org/10.1163/22941932-90000084>
- Fick, Stephen E., e Robert J. Hijmans. 2017. “WorldClim 2: New 1-Km Spatial Resolution Climate Surfaces for Global Land Areas”. *International Journal of Climatology* 37(12): 4302–15. doi:10.1002/joc.5086.
- Fisher, J.B., Perakalapudi, N.V., Turner, B.L., Schimel, D.S., Cusack, D.F., 2020. Competing effects of soil fertility and toxicity on tropical greening. *Sci. Rep.* 10, 6725. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-63589-1>
- Fleischer, Katrin, Anja Rammig, Martin G. De Kauwe, Anthony P. Walker, Tomas F. Domingues, Lucia Fuchslueger, Sabrina Garcia, et al. 2019. “Amazon forest response to CO₂ fertilization dependent on plant phosphorus acquisition”. *Nature Geoscience*. doi:10.1038/s41561-019-0404-9.
- Flo, Victor, Jordi Martínez-Vilalta, Víctor Granda, Maurizio Mencuccini, e Rafael Poyatos. 2022. “Vapour pressure deficit is the main driver of tree canopy conductance across biomes”. *Agricultural and Forest Meteorology* 322: 109029. doi:10.1016/j.agrformet.2022.109029.
- Flores, Bernardo M., Encarni Montoya, Boris Sakschewski, Nathália Nascimento, Arie Staal, Richard A. Betts, Carolina Levis, et al. 2024. “Critical Transitions in the Amazon Forest System”. *Nature* 626(7999): 555–64. doi:10.1038/s41586-023-06970-0.
- Fonti, P, G von Arx, I Garcia-Gonzalez, B Eilmann, U Sass-Klaassen, H Gartner, e D Eckstein. 2010. “Studying Global Change through Investigation of the Plastic Responses of Xylem Anatomy in Tree Rings”. *New Phytologist* 185(1): 42–53. doi:10.1111/j.1469-8137.2009.03030.x.
- Fonti, P., Jansen, S., 2012. Xylem plasticity in response to climate. *New Phytol.* 195, 734–736. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04252.x>
- Ford, C.R., Mitchell, R.J., Teskey, R.O., 2008. Water table depth affects productivity, water use, and the response to nitrogen addition in a savanna system. <https://doi.org/10.1139/X08-061> 38, 2118–2127. <https://doi.org/10.1139/X08-061>
- Fortunel, Claire, Paul V. A. Fine, e Christopher Baraloto. 2012. “Leaf, Stem and Root Tissue Strategies across 758 Neotropical Tree Species”. *Functional Ecology* 26(5): 1153–61. doi:10.1111/j.1365-2435.2012.02020.x.
- Franco, Mirb, Alejandro Martinez, e Meier Nathalie. 2014. “Wood density proxies of adaptive traits linked with resistance to drought in Wood density proxies of adaptive traits linked with resistance to drought in Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb .) Franco)”. (April). doi:10.1007/s00468-014-1003-4.

- Fritts, Harold C. 1976. *Tree rings and climate*. Academic Press.
- Fromm, Jörg. 2010. “Wood formation of trees in relation to potassium and calcium nutrition.” *Tree physiology* 30(9): 1140–47. doi:10.1093/treephys/tpq024.
- Fyllas, N. M., S. Patiño, T. R. Baker, G. Bielefeld Nardoto, L. A. Martinelli, C. A. Quesada, R. Paiva, et al. 2009. “Basin-wide variations in foliar properties of Amazonian forest: phylogeny, soils and climate”. *Biogeosciences* 6(11): 2677–2708. doi:10.5194/bg-6-2677-2009.
- Fyllas, N. M., S. Patino, T. R. Baker, G. Bielefeld Nardoto, L. A. Martinelli, C. A. Quesada, R. Paiva, et al. 2009. “Basin-wide variations in foliar properties of Amazonian forest: Phylogeny, soils and climate”. *Biogeosciences* 6(11): 2677–2708. doi:10.5194/bg-6-2677-2009.
- Gadermaier, Josef, Sonja Vospernik, Michael Grabner, Elisabeth Wächter, David Keßler, Michael Kessler, Fabian Lehner, Klaus Klebinder, e Klaus Katzensteiner. 2024. “Soil water storage capacity and soil nutrients drive tree ring growth of six European tree species across a steep environmental gradient”. *Forest Ecology and Management* 554: 121599. doi:10.1016/j.foreco.2023.121599.
- Gaitan-Alvarez, Johana, Roger Moya, e Alexander Berrocal. 2019. “The use of X-ray densitometry to evaluate the wood density profile of *Tectona grandis* trees growing in fast-growth plantations”. *Dendrochronologia* 55(April): 71–79. doi:10.1016/j.dendro.2019.04.004.
- Galvão, F.G., Alves de Lima, A.L., Candeia de Oliveira, C., da Silva, V.F., Rodal, M.J.N., 2021. The importance of wood density in determining the phenology of tree species in a coastal rain forest. *Biotropica* 53, 1134–1141. <https://doi.org/10.1111/btp.12954>
- Galbraith, David, Yadvinder Malhi, Kofi Affum-Baffoe, Andrea D.A. Castanho, Christopher E. Doughty, Rosie A. Fisher, Simon L. Lewis, et al. 2013. “Residence times of woody biomass in tropical forests”. *Plant Ecology & Diversity* 6(1): 139–57. doi:10.1080/17550874.2013.770578.
- Gaviria, J., Turner, B.L., Engelbrecht, B.M.J., 2017. Drivers of tree species distribution across a tropical rainfall gradient. *Ecosphere* 8, e01712. <https://doi.org/10.1002/ECS2.1712>
- Giller, Paul S. 1996. “The diversity of soil communities, the ‘poor man’s tropical rainforest’”. *Biodiversity & Conservation* 1996 5:2 5(2): 135–68. doi:10.1007/BF00055827.
- Giordano, Mario. 2013. “Homeostasis: An underestimated focal point of ecology and evolution”. *Plant Science* 211: 92–101. doi:10.1016/j.plantsci.2013.07.008.
- Gleason, S.M., Westoby, M., Jansen, S., Choat, B., Hacke, U.G., Pratt, R.B., Bhaskar, R., Brodribb, T.J., Bucci, S.J., Cao, K.-F., Cochard, H., Delzon, S., Domec, J.-C., Fan, Z.-X., Feild, T.S., Jacobsen, A.L., Johnson, D.M., Lens, F., Maherali, H., Martínez-Vilalta, J., Mayr, S., McCulloh, K.A., Mencuccini, M., Mitchell, P.J., Morris, H., Nardini, A., Pittermann, J., Plavcová, L., Schreiber, S.G., Sperry, J.S., Wright, I.J., Zanne, A.E., 2016. Weak tradeoff between xylem safety and xylem-specific hydraulic efficiency across the world’s woody plant species. *New Phytol.* 209, 123–136. <https://doi.org/10.1111/nph.13646>
- Goldstein, G., Bucci, S.J., Scholz, F.G., 2013. Why do trees adjust water relations and hydraulic architecture in response to nutrient availability? *Tree Physiology* 33, 238–240. <https://doi.org/10.1093/TREEPHYS/TPT007>
- Golley, F.B., 1986. Chemical plant-soil relationships in tropical forests. *J. Trop. Ecol.* 2, 219–229. <https://doi.org/10.1017/S0266467400000845>
- Graham, E.A., Mulkey, S.S., Kitajima, K., Phillips, N.G., Wright, S.J., 2003. Cloud cover limits net CO₂ uptake and growth of a rainforest tree during tropical rainy seasons. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 100, 572–576. <https://doi.org/10.1073/PNAS.0133045100>

- Granato-Souza, D., Barbosa, A.C.M.C., Chaves, H.F., 2019. Drivers of growth variability of *Hymenaea stigonocarpa*, a widely distributed tree species in the Brazilian Cerrado. *Dendrochronologia* 53, 73–81. <https://doi.org/10.1016/J.DENDRO.2018.12.001>
- Grau, Oriol, Josep Peñuelas, Bruno Ferry, Vincent Freycon, Lilian Blanc, Mathilde Desprez, Christopher Baraloto, et al. 2017. “Nutrient-Cycling Mechanisms Other than the Direct Absorption from Soil May Control Forest Structure and Dynamics in Poor Amazonian Soils”. *Scientific Reports* 7(1): 45017. doi:10.1038/srep45017.
- Grebner, Donald L., Pete Bettinger, e Jacek P. Siry. 2013. Introduction to Forestry and Natural Resources *Introduction to Forestry and Natural Resources*. Elsevier Inc. doi:10.1016/C2010-0-64966-2.
- Groenendijk, P., van der Sleen, P., Vlam, M., Bunyavejchewin, S., Bongers, F., Zuidema, P.A., 2015. No evidence for consistent long-term growth stimulation of 13 tropical tree species: Results from tree-ring analysis. *Glob. Chang. Biol.* 21, 3762–3776. <https://doi.org/10.1111/gcb.12955>
- Grossiord, Charlotte, Thomas N. Buckley, Lucas A. Cernusak, Kimberly A. Novick, Benjamin Poulter, Rolf T. W. Siegwolf, John S. Sperry, e Nate G. McDowell. 2020. “Plant Responses to Rising Vapor Pressure Deficit”. *New Phytologist* 226(6): 1550–66. doi:10.1111/nph.16485.
- Guan, Kaiyu, Ming Pan, Haibin Li, Adam Wolf, Jin Wu, David Medvigy, Kelly K. Caylor, et al. 2015. “Photosynthetic Seasonality of Global Tropical Forests Constrained by Hydroclimate”. *Nature Geoscience* 8(4): 284–89. doi:10.1038/ngeo2382.
- Guayasamin, Juan Manuel, Camila C Ribas, Ana Carolina Carnaval, Juan D Carrillo, Carina Hoorn, Lucia G Lohmann, Douglas Riff, Carmen Ulloa Ulloa, e James S Albert. 2021. “Chapter 2: Evolution of Amazonian Biodiversity”. Em *Amazon Assessment Report 2021*, orgs. Carlos Nobre, Andrea Encalada, Elizabeth Anderson, Fernando Hector Roca Alcazar, Mercedes Bustamante, Carlos Mena, Marielos Peña-Claros, et al. UN Sustainable Development Solutions Network (SDSN). doi:10.55161/CZWN4679.
- Hacke, U G, e J S Sperry. 2001. “Functional and ecological xylem anatomy”. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 4(2): 97–115. doi:10.1007/978-3-319-15783-2.
- Hacke, U.G., Sperry, J.S., Wheeler, J.K., Castro, L., 2006. Scaling of angiosperm xylem structure with safety and efficiency. *Tree Physiol.* 26, 689–701. <https://doi.org/10.1093/TREEPHYS/26.6.689>
- Hacke, Uwe G., John S. Sperry, William T. Pockman, Stephen D. Davis, e Katherine A. McCulloh. 2001. “Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure”. *Oecologia* 126(4): 457–61. doi:10.1007/s004420100628.
- Hajek, P., Kurjak, D., von Wühlisch, G., Delzon, S., Schuldt, B., 2016. Intraspecific Variation in Wood Anatomical, Hydraulic, and Foliar Traits in Ten European Beech Provenances Differing in Growth Yield. *Frontiers in Plant Science* 7, 791. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00791>
- Hartmann, Henrik, e Susan Trumbore. 2016. “Understanding the Roles of Nonstructural Carbohydrates in Forest Trees – from What We Can Measure to What We Want to Know”. *New Phytologist* 211(2): 386–403. doi:10.1111/nph.13955.
- Hartemink, A.E., 2006. Assessing Soil Fertility Decline in the Tropics Using Soil Chemical Data. *Adv. Agron.* 89, 179–225. [https://doi.org/10.1016/S0065-2113\(05\)89004-2](https://doi.org/10.1016/S0065-2113(05)89004-2)
- Hättenschwiler, S., Aeschlimann, B., Coûteaux, M.-M., Roy, J., Bonal, D., 2008. High variation in foliage and leaf litter chemistry among 45 tree species of a neotropical rainforest community. *New Phytologist* 179, 165–175. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02438.x>

- Hauenstein, S., Nebel, M., Oelmann, Y., 2020. Impacts of Fertilization on Biologically Cycled P in Xylem Sap of *Fagus sylvatica* L. Revealed by Means of the Oxygen Isotope Ratio in Phosphate. *Frontiers in Forests and Global Change* 3.
- Heineman, Katherine D., Benjamin L. Turner, e James W. Dalling. 2016. "Variation in wood nutrients along a tropical soil fertility gradient". *New Phytologist* 211(2): 440–54. doi:10.1111/nph.13904.
- Hoeber, S., Leuschner, C., Köhler, L., Arias-Aguilar, D., Schuldt, B., 2014. The importance of hydraulic conductivity and wood density to growth performance in eight tree species from a tropical semi-dry climate. *For. Ecol. Manage.* 330, 126–136. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2014.06.039>
- Hogan, J.A., Jusino, M.A., Smith, M.E., Corrales, A., Song, X., Hu, Y., Yang, J., Cao, M., Valverde-Barrantes, O.J., Baraloto, C., 2023. Root-associated fungal communities are influenced more by soils than by plant-host root traits in a Chinese tropical forest. *New Phytologist* 238, 1849–1864. <https://doi.org/10.1111/nph.18821>
- Hollunder, Renan Köpp, Mário Luís Garbin, Fabio Rubio Scarano, Tatiana Tavares Carrijo, Paulo Cezar Cavatte, Bethina Stein-Soares, Caio Mendonça, e Pierre Mariotte. 2024. "Vapor Pressure Deficit Drives the Mortality of Understorey Woody Plants during Drought Recovery in the Atlantic Forest". *Journal of Vegetation Science* 35(1): e13222. doi:10.1111/jvs.13222.
- Hoorn, C., F. P. Wesselingh, H. ter Steege, M. A. Bermudez, A. Mora, J. Sevink, I. Sanmartín, et al. 2010. "Amazonia through Time: Andean Uplift, Climate Change, Landscape Evolution, and Biodiversity". *Science (New York, N.Y.)* 330(6006): 927–31. doi:10.1126/science.1194585.
- Inagawa, T. 2021. "Nutrient Cycling of Bornean Tropical Forests". <http://purl.org/dc/dcmitype/Text>. University of Oxford. <https://ora.ox.ac.uk/objects/uuid:58ddd708-8e30-4b42-b6bb-f9f4659cebd8> (26 de outubro de 2023).
- Inagawa, Takeshi, Terhi Riutta, Noreen Majalap-Lee, Reuben Nilus, James Josue, e Yadvinder Malhi. 2023. "Radial and Vertical Variation of Wood Nutrients in Bornean Tropical Forest Trees". *Biotropica* 55(5): 1019–32. doi:10.1111/btp.13250.
- Ingestad, Torsten, e Goran I. Agren. 1991. "The Influence of Plant Nutrition on Biomass Allocation". *Ecological Applications* 1(2): 168–74. doi:10.2307/1941809.
- Islam, Mahmuda, Mizanur Rahman, e Achim Bräuning. 2019a. "Impact of extreme drought on tree-ring width and vessel anatomical features of *Chukrasia tabularis*". *Dendrochronologia* 53: 63–72. doi:10.1016/J.DENDRO.2018.11.007.
- Islam, Mahmuda, Mizanur Rahman, e Achim Bräuning. 2019b. "Long-term wood anatomical time series of two ecologically contrasting tropical tree species reveal differential hydraulic adjustment to climatic stress". *Agricultural and Forest Meteorology* 265(November 2018): 412–23. doi:10.1016/j.agrformet.2018.11.037.
- Issartel, J., Coiffard, C., 2011. Extreme longevity in trees: Live slow, die old? *Oecologia* 165, 1–5. <https://doi.org/10.1007/S00442-010-1807-X/FIGURES/2>
- Ivanauskas, Natália Macedo, Reinaldo Monteiro, e Ricardo Ribeiro Rodrigues. 2008. "Classificação fitogeográfica das florestas do Alto Rio Xingu". *Acta Amazonica* 38: 387–402. doi:10.1590/S0044-59672008000300003.
- Janssen, Thomas A. J., Teemu Hölttä, Katrin Fleischer, Kim Naudts, e Han Dolman. 2020. "Wood allocation trade-offs between fiber wall, fiber lumen, and axial parenchyma drive drought resistance in neotropical trees". *Plant, Cell & Environment* 43(4): 965–80. doi:10.1111/pce.13687.

- Jobbágy, Esteban G., e Robert B. Jackson. 2004. “The Uplift of Soil Nutrients by Plants: Biogeochemical Consequences Across Scales”. *Ecology* 85(9): 2380–89. doi:10.1890/03-0245.
- Johansen, D.A., 1940. Plant Microtechnique. McGraw-Hill Book Co. Inc.
- John, R., Dalling, J.W., Harms, K.E., Yavitt, J.B., Stallard, R.F., Mirabello, M., Hubbell, S.P., Valencia, R., Navarrete, H., Vallejo, M., Foster, R.B., 2007. Soil nutrients influence spatial distributions of tropical trees species. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 104, 864–869. <https://doi.org/10.1073/PNAS.0604666104>
- Joswig, Julia S., Christian Wirth, Meredith C. Schuman, Jens Kattge, Björn Reu, Ian J. Wright, Sebastian D. Sippel, et al. 2022. “Climatic and Soil Factors Explain the Two-Dimensional Spectrum of Global Plant Trait Variation”. *Nature Ecology & Evolution* 6(1): 36–50. doi:10.1038/s41559-021-01616-8.
- Kannenberg, Steven A, Justin T Maxwell, Neil Pederson, Loïc D’Orangeville, Darren L Ficklin, e Richard P Phillips. 2019. “Drought legacies are dependent on water table depth, wood anatomy and drought timing across the eastern US”. *Ecology Letters* 22(1): 119–27.
- Kitajima, Kaoru. 1996. “Ecophysiology of Tropical Tree Seedlings”. Em *Tropical Forest Plant Ecophysiology*, orgs. Stephen S. Mulkey, Robin L. Chazdon, e Alan P. Smith. Boston, MA: Springer US, 559–96. doi:10.1007/978-1-4613-1163-8_19.
- Klein, Tamir, Yann Vitasse, e Günter Hoch. 2016. “Coordination between growth, phenology and carbon storage in three coexisting deciduous tree species in a temperate forest”. *Tree Physiology* 36(7): 847–55. doi:10.1093/treephys/tpw030.
- Kochian, L. V., Piñeros, M.A., Hoekenga, O.A., 2005. The Physiology, Genetics and Molecular Biology of Plant Aluminum Resistance and Toxicity. *Plant Soil* 2005 2741 274, 175–195. <https://doi.org/10.1007/S11104-004-1158-7>
- Köppen, W., 1948. Climatologia. Fondo de Cultura Econômica, México.
- Kosugi, Y., Mitani, T., Itoh, M., Noguchi, S., Tani, M., Matsuo, N., Takanashi, S., Ohkubo, S., Nik, A.R., 2007. Spatial and temporal variation in soil respiration in a Southeast Asian tropical rainforest. *Agric. For. Meteorol.* 147, 35–47. <https://doi.org/10.1016/J.AGRFORMET.2007.06.005>
- Kotowska, Martyna M., Ian J. Wright, e Mark Westoby. 2020. “Parenchyma Abundance in Wood of Evergreen Trees Varies Independently of Nutrients”. *Frontiers in Plant Science* 11: 86. doi:10.3389/fpls.2020.00086.
- Lacerda, A.E.B. de, Kanashiro, M., Sebbenn, A.M., 2008. Effects of Reduced Impact Logging on genetic diversity and spatial genetic structure of a *Hymenaea courbaril* population in the Brazilian Amazon Forest. *For. Ecol. Manage.* 255, 1034–1043. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2007.10.009>
- Lambers, Hans. 2022. “Phosphorus Acquisition and Utilization in Plants”. *Annual Review of Plant Biology* 73(1): 17–42. doi:10.1146/annurev-arplant-102720-125738.
- Lambers, H., Raven, J.A., Shaver, G.R., Smith, S.E., 2008. Plant nutrient-acquisition strategies change with soil age. *Trends Ecol Evol* 23, 95–103. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.10.008>
- Lambers, Hans, Michael W. Shane, Michael D. Cramer, Stuart J. Pearse, e Erik J. Veneklaas. 2006. “Root Structure and Functioning for Efficient Acquisition of Phosphorus: Matching Morphological and Physiological Traits”. *Annals of Botany* 98(4): 693–713. doi:10.1093/aob/mcl114.
- Laurance, W.F., Bierregaard, R.O., 1998. Tropical Forest Remnants: Ecology, Management, and Conservation of Fragmented Communities. *J. Wildl. Manage.* 79, 1084. <https://doi.org/10.2307/1383118>

- Lavergne, Alienor, David Sandoval, Vincent J Hare, Heather Graven, e Iain Colin Prentice. 2020. “Impacts of soil water stress on the acclimated stomatal limitation of photosynthesis: insights from stable carbon isotope data”. *Global Change Biology* 26(12): 7158–72.
- Lawrence, Mark G. 2005. “The Relationship between Relative Humidity and the Dewpoint Temperature in Moist Air: A Simple Conversion and Applications”. *Bulletin of the American Meteorological Society* 86(2): 225–34. doi:10.1175/BAMS-86-2-225.
- Lehmann, J., Kern, D., German, L., McCann, J., Martins, G., Moreira, A., 2003. Soil fertility and production potential 105–124.
- Leite, M.B., Xavier, R.O., Oliveira, P.T.S., Silva, F.K.G., Silva Matos, D.M., 2018. Groundwater depth as a constraint on the woody cover in a Neotropical Savanna. *Plant Soil* 426, 1–15. <https://doi.org/10.1007/S11104-018-3599-4/FIGURES/5>
- Levis, Carolina, Bernardo M. Flores, Guilherme G. Mazzochini, Adriana P. Manhães, João Vitor Campos-Silva, Pablo Borges de Amorim, Nivaldo Peroni, Marina Hirota, e Charles R. Clement. 2020. “Help restore Brazil’s governance of globally important ecosystem services”. *Nature Ecology and Evolution* 4(2): 172–73. doi:10.1038/s41559-019-1093-x.
- Lewis, S.L., Lloyd, J., Sitch, S., Mitchard, E.T.A., Laurance, W.F., 2009. Changing Ecology of Tropical Forests: Evidence and Drivers. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 40, 529–549. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173345>
- Lewis, S. L., O. L. Phillips, T. R. Baker, J. Lloyd, Y. Malhi, S. Almeida, N. Higuchi, et al. 2004. “Concerted changes in tropical forest structure and dynamics: evidence from 50 South American long-term plots” orgs. Y. Malhi e O. L. Phillips. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 359(1443): 421–36. doi:10.1098/rstb.2003.1431.
- Li, Ximeng, Benye Xi, Xiuchen Wu, Brendan Choat, Jinchao Feng, Mingkai Jiang, e David Tissue. 2022. “Unlocking Drought-Induced Tree Mortality: Physiological Mechanisms to Modeling”. *Frontiers in Plant Science* 13: 835921. doi:10.3389/fpls.2022.835921.
- Li, X., Blackman, C.J., Choat, B., Duursma, R.A., Rymer, P.D., Medlyn, B.E., Tissue, D.T., 2018. Tree hydraulic traits are coordinated and strongly linked to climate-of-origin across a rainfall gradient. *Plant Cell Environ.* 41, 646–660. <https://doi.org/10.1111/pce.13129>
- Lima, A.L.D.S., Zanella, F., Schiavianto, M.A., Haddad, C.R.B., 2006. N availability and mechanisms of N conservation in deciduous and semideciduous tropical forest legume trees. *Acta Bot. Brasilica* 20, 625–632. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062006000300012>
- Lima, J.R., Sampaio, E.V.D.S.B., Rodal, M.J.N., Araújo, F.S., 2011. Fisionomia e estrutura de uma floresta estacional decídua no planalto da Ibiapaba, Ceará, Brasil. *Rodriguesia* 62, 379–389. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201162212>
- Lira-Martins, Demetrius, Emma Humphreys-Williams, Stanislav Strekopytov, Francoise Yoko Ishida, Carlos Alberto Quesada, e Jon Lloyd. 2019. “Tropical tree branch-leaf nutrient scaling relationships vary with sampling location”. *Frontiers in Plant Science* 10(July). doi:10.3389/fpls.2019.00877.
- Lira-Martins, Demetrius, Diego Luciano Nascimento, Anna Abrahão, Patrícia de Britto Costa, André M. D’Angioli, Éverson Valézio, Lucy Rowland, e Rafael S. Oliveira. 2022. “Soil properties and geomorphic processes influence vegetation composition, structure, and function in the Cerrado Domain”. *Plant and Soil* 476(1–2): 549–88. doi:10.1007/S11104-022-05517-Y.

- Lira-Martins, Demetrius, Carlos Alberto Quesada, Stanislav Strekopytov, Emma Humphreys-Williams, Bruno Herault, e Jon Lloyd. 2022a. “Wood Nutrient-Water-Density Linkages Are Influenced by Both Species and Environment”. *Frontiers in Plant Science* 13. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2022.778403> (9 de novembro de 2023).
- Lira-Martins, Demetrius, Carlos Alberto Quesada, Stanislav Strekopytov, Emma Humphreys-Williams, Bruno Herault, e Jon Lloyd. 2022b. “Wood Nutrient-Water-Density Linkages Are Influenced by Both Species and Environment”. *Frontiers in Plant Science* 0: 528. doi:10.3389/FPLS.2022.778403.
- Lira-Martins, Demétrius, Juliana Schietti, Ted R. Feldpausch, Flávio J. Luizão, Oliver L. Phillips, Ana Andrade, Carolina V. Castilho, et al. 2015. “Soil-induced impacts on forest structure drive coarse woody debris stocks across central Amazonia”. *Plant Ecology and Diversity* 8(2): 229–41. doi:10.1080/17550874.2013.879942.
- Lisi, C.S., Tomazello-Filho, M., Botosso, P.C., Roig, F.A., Maria, V.R.B., Ferreira-fedele, L., Voigt, A.R.A., 2008. Tree-ring formation, radial increment periodicity, and phenology of tree species from a seasonal semi-deciduous forest in southeast Brazil 29, 189–207.
- Lloyd, J., T. F. Domingues, F. Schrod, F. Y. Ishida, T. R. Feldpausch, G. Saiz, C. A. Quesada, et al. 2015. “Edaphic, structural and physiological contrasts across Amazon Basin forest-savanna ecotones suggest a role for potassium as a key modulator of tropical woody vegetation structure and function”. *Biogeosciences*. doi:10.5194/bg-12-6529-2015.
- Locosselli, Giuliano Maselli, Marcos Silveira Buckeridge, Marcelo Zacharias Moreira, e Gregório Ceccantini. 2013. “A multi-proxy dendroecological analysis of two tropical species (*Hymenaea* spp., Leguminosae) growing in a vegetation mosaic”. *Trees - Structure and Function* 27(1): 25–36. doi:10.1007/s00468-012-0764-x.
- Locosselli, Giuliano Maselli, Stefan Krottenthaler, Philipp Pitsch, Dieter Anhu, e Gregório Ceccantini. 2019. “Impact of temperature on the growth of a Neotropical tree species (*Hymenaea courbaril*, Fabaceae) at its southern distribution limit”. *International Journal of Biometeorology* 63(12): 1683–92. doi:10.1007/s00484-019-01786-y.
- Locosselli, G.M., Brien, R.J.W., de Souza Leite, M., Gloor, M., Krottenthaler, S., de Oliveira, A.A., Barichivich, J., Anhu, D., Ceccantini, G., Schöngart, J., Buckeridge, M., 2020. Global tree-ring analysis reveals rapid decrease in tropical tree longevity with temperature. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 117, 33358–33364. https://doi.org/10.1073/PNAS.2003873117/SUPPL_FILE/PNAS.2003873117.SAPP.PDF
- Locosselli, G.M., Krottenthaler, S., Pitsch, P., Anhu, D., Ceccantini, G., 2017. Age and growth rate of congeneric tree species (*Hymenaea* spp. - Leguminosae) inhabiting different tropical biomes. *Erdkunde* 71, 45–57. <https://doi.org/10.3112/ERDKUNDE.2017.01.03>
- Loehle, C., 1988. Tree life history strategies: the role of defenses. *Can. J. For. Res.* 18, 209–222. <https://doi.org/10.1139/X88-032>
- López, Lidio, Milagros Rodríguez-Catón, e Ricardo Villalba. 2019. “Convergence in growth responses of tropical trees to climate driven by water stress”. *Ecography* 42(11): 1899–1912. doi:10.1111/ecog.04296.
- Lopez-Gonzalez, Gabriela, Simon L. Lewis, Mark Burkitt, e Oliver L. Phillips. 2011. “ForestPlots.Net: A Web Application and Research Tool to Manage and Analyse Tropical Forest Plot Data”. *Journal of Vegetation Science* 22(4): 610–13. doi:10.1111/j.1654-1103.2011.01312.x.
- Luostarinen, K., Hakkarainen, K., Kaksonen, H., 2017. Connection of growth and wood

- density with wood anatomy in downy birch grown in two different soil types. <https://doi.org/10.1080/02827581.2017.1293153> 32, 789–797. <https://doi.org/10.1080/02827581.2017.1293153>
- Maia, V.A., de Souza, C.R., dos Santos, R.M., 2019. Species tolerance degree to soil conditions shaping plant communities. *Folia Geobot.* 54, 199–210. <https://doi.org/10.1007/S12224-019-09341-8/FIGURES/6>
- Malavolta, E., Godofredo César Vitti, e Sebastião Alberto de Oliveira. 1997. “Avaliação do estado nutricional das plantas: princípios e aplicações”. <https://repositorio.usp.br/item/001070906> (31 de outubro de 2023).
- Malhi, Y., O.I. Phillips, J. Lloyd, T. Baker, J. Wright, S. Almeida, L. Arroyo, et al. 2002. “An International Network to Monitor the Structure, Composition and Dynamics of Amazonian Forests (RAINFOR)”. *Journal of Vegetation Science* 13(3): 439–50. doi:10.1111/j.1654-1103.2002.tb02068.x.
- Maracahipes, Leandro, Marcos B. Carlucci, Eddie Lenza, Beatriz S. Marimon, Ben Hur Marimon, Frederico A. G. Guimarães, e Marcus V. Cianciaruso. 2018. “How to live in contrasting habitats? Acquisitive and conservative strategies emerge at inter- and intraspecific levels in savanna and forest woody plants”. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 34: 17–25. doi:10.1016/j.ppees.2018.07.006.
- Martínez-Vilalta, Jordi, Anna Sala, Dolores Asensio, Lucía Galiano, Günter Hoch, Sara Palacio, Frida I. Piper, e Francisco Lloret. 2016. “Dynamics of Non-Structural Carbohydrates in Terrestrial Plants: A Global Synthesis”. *Ecological Monographs* 86(4): 495–516. doi:10.1002/ecm.1231.
- Masson-Delmotte, Valérie, Panmao Zhai, Anna Pirani, Sarah L. Connors, Clotilde Péan, Sophie Berger, Nada Caud, et al., eds. 2021. *Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA: Cambridge University Press. doi:10.1017/9781009157896.
- Matos, M. de Q., Felfili, J.M., 2010. Florística, fitossociologia e diversidade da vegetação arbórea nas matas de galeria do Parque Nacional de Sete Cidades (PNSC), Piauí, Brasil. *Acta Bot. Brasilica* 24, 483–496. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062010000200019>
- Matsuo, T., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., van der Sande, M.T., Poorter, L., 2021. Forest structure drives changes in light heterogeneity during tropical secondary forest succession. *J. Ecol.* 109, 2871–2884. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13680>
- McAdam, Scott A. M., Frances C. Susmilch, e Timothy J. Brodribb. 2016. “Stomatal Responses to Vapour Pressure Deficit Are Regulated by High Speed Gene Expression in Angiosperms”. *Plant, Cell & Environment* 39(3): 485–91. doi:10.1111/pce.12633.
- McDowell, Nate, Craig D. Allen, Kristina Anderson-Teixeira, Paulo Brando, Roel Brien, Jeff Chambers, Brad Christoffersen, et al. 2018. “Drivers and mechanisms of tree mortality in moist tropical forests”. *New Phytologist* 219(3): 851–69. doi:10.1111/NPH.15027.
- McDowell, Nate G, Gerard Sapes, Alexandria Pivovarov, Henry D Adams, Craig D Allen, William R L Anderegg, Matthias Arend, et al. 2022. “Mechanisms of woody-plant mortality under rising drought, CO₂ and vapour pressure deficit”. *Nature Reviews Earth & Environment* 3(5): 294–308.
- McDowell, Nathan G. 2011. “Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality”. *Plant physiology* 155(3): 1051–59.
- McLaughlin, S. B., e R. Wimmer. 1999. “Calcium Physiology and Terrestrial Ecosystem Processes”. *New Phytologist* 142(3): 373–417. doi:10.1046/j.1469-8137.1999.00420.x.

- Melo Jr, J.C.F., Amorim, M.W., Soffiatti, P., 2018. Comparative wood anatomy of *Ficus cestrifolia* (Moraceae) in two distinct soil conditions. *Rodriguésia* 69, 2109–2118. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201869440>
- Menezes, J., Garcia, S., Grandis, A., Nascimento, H., Domingues, T.F., Guedes, A.V., Aleixo, I., Camargo, P., Campos, J., Damasceno, A., Dias-Silva, R., Fleischer, K., Kruijt, B., Cordeiro, A.L., Martins, N.P., Meir, P., Norby, R.J., Pereira, I., Portela, B., Rammig, A., Ribeiro, A.G., Lapola, D.M., Quesada, C.A., 2022. Changes in leaf functional traits with leaf age: when do leaves decrease their photosynthetic capacity in Amazonian trees? *Tree Physiology* 42, 922–938. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpab042>
- Metcalfe, D.B., Asner, G.P., Martin, R.E., Silva Espejo, J.E., Huasco, W.H., Farfán Amézquita, F.F., Carranza-Jimenez, L., Galiano Cabrera, D.F., Baca, L.D., Sinca, F., Huaraca Quispe, L.P., Taype, I.A., Mora, L.E., Dávila, A.R., Solórzano, M.M., Puma Vilca, B.L., Laupa Román, J.M., Guerra Bustios, P.C., Revilla, N.S., Tupayachi, R., Girardin, C.A.J., Doughty, C.E., Malhi, Y., 2014. Herbivory makes major contributions to ecosystem carbon and nutrient cycling in tropical forests. *Ecology Letters* 17, 324–332. <https://doi.org/10.1111/ele.12233>
- Miles, L., Newton, A.C., DeFries, R.S., Ravilious, C., May, I., Blyth, S., Kapos, V., Gordon, J.E., 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *J. Biogeogr.* 33, 491–505. <https://doi.org/10.1111/J.1365-2699.2005.01424.X>
- Monteith, John Lennox, e M. H. Unsworth. 2013. *Principles of Environmental Physics: Plants, Animals, and the Atmosphere*. 4th ed. Amsterdam ; Boston: Elsevier/Academic Press.
- Moro, M.F., Macedo, M.B., Moura-Fé, M.M. de, Castro, A.S.F., Costa, R.C. da, 2015. Vegetação, unidades fitoecológicas e diversidade paisagística do estado do Ceará. *Rodriguésia* 66, 717–743. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201566305>
- Muller-Landau, Helene C., K. C. Cushman, Eva E. Arroyo, Isabel Martinez Cano, Kristina J. Anderson-Teixeira, e Bogumila Backiel. 2021. “Patterns and Mechanisms of Spatial Variation in Tropical Forest Productivity, Woody Residence Time, and Biomass”. *New Phytologist* 229(6): 3065–87. doi:10.1111/nph.17084.
- Myers, Jonathan A., e Kaoru Kitajima. 2007. “Carbohydrate Storage Enhances Seedling Shade and Stress Tolerance in a Neotropical Forest”. *Journal of Ecology* 95(2): 383–95. doi:10.1111/j.1365-2745.2006.01207.x.
- Newell, Elizabeth A., Stephen S. Mulkey, e Joseph S. Wright. 2002. “Seasonal Patterns of Carbohydrate Storage in Four Tropical Tree Species”. *Oecologia* 131(3): 333–42. doi:10.1007/s00442-002-0888-6.
- Nieves-Cordones, Manuel, Fouad Razzaq Al Shiblawi, e Hervé Sentenac. 2016. “Roles and Transport of Sodium and Potassium in Plants”. *Metal Ions in Life Sciences* 16: 291–324. doi:10.1007/978-3-319-21756-7_9.
- O’Brien, Michael J, Annabelle Valtat, Samuel Abiven, Mirjam S Studer, Robert Ong, e Bernhard Schmid. 2020. “The role of soluble sugars during drought in tropical tree seedlings with contrasting tolerances”. *Journal of Plant Ecology* 13(4): 389–97. doi:10.1093/jpe/rtaa017.
- Okiobé, S. T., M. Abossolo Angue, B. P. Bougnom, Boyomo Onana, e D. Nwaga. 2015. “Improvement of arbuscular mycorrhizal fungi inoculum production by nutrient solution concentration and soil texture variation”. *Int J Agron Agric Res* 6(5): 7–20.
- Oliveira, P.S., Marquis, R.J. (Eds.), 2002. Relation of Soils and Geomorphic Surfaces in the Brazilian Cerrado, in: The Cerrados of Brazil. Columbia University Press, pp. 13–32.
- Ordoñez, Jenny C., Peter M. Van Bodegom, Jan Philip M Witte, Ian J. Wright, Peter B. Reich, e Rien Aerts. 2009. “A global study of relationships between leaf traits, climate and

- soil measures of nutrient fertility”. *Global Ecology and Biogeography* 18(2): 137–49. doi:10.1111/j.1466-8238.2008.00441.x.
- Ortega Rodriguez, Daigard R., Raúl Sánchez-Salguero, Andrea Hevia, Renata C. Bovi, Marciel J. Ferreira, James H. Speer, Fidel A. Roig, e Mario Tomazello-Filho. 2023. “Does climate change alter the nutrient trends of *Cedrela fissilis* Vell. trees in the southern Brazilian Amazon?” *Ecological Processes* 12(1): 58. doi:10.1186/s13717-023-00472-7.
- Ostertag, Rebecca. 2010. “Foliar Nitrogen and Phosphorus Accumulation Responses after Fertilization: An Example from Nutrient-Limited Hawaiian Forests”. *Plant and Soil* 334(1): 85–98. doi:10.1007/s11104-010-0281-x.
- Oulehle, Filip, Otmar Urban, Karolina Tahovská, Tomáš Kolář, Michal Rybníček, Ulf Büntgen, Jakub Hruška, Josef Čáslavský, e Mirek Trnka. 2023. “Calcium Availability Affects the Intrinsic Water-Use Efficiency of Temperate Forest Trees”. *Communications Earth & Environment* 4(1): 1–8. doi:10.1038/s43247-023-00822-5.
- Paredes-Villanueva, K., López, L., Navarro Cerrillo, R.M., 2016. Regional chronologies of *Cedrela fissilis* and *Cedrela angustifolia* in three forest types and their relation to climate. *Trees - Struct. Funct.* <https://doi.org/10.1007/s00468-016-1391-8>
- Patiño, S., N. M. Fyllas, T. R. Baker, R. Paiva, C. A. Quesada, A. J. B. Santos, M. Schwarz, et al. 2012. “Coordination of Physiological and Structural Traits in Amazon Forest Trees”. *Biogeosciences* 9(2): 775–801. doi:10.5194/bg-9-775-2012.
- Pearman, Peter B., Antoine Guisan, Olivier Broennimann, e Christophe F. Randin. 2008. “Niche Dynamics in Space and Time”. *Trends in Ecology & Evolution* 23(3): 149–58. doi:10.1016/j.tree.2007.11.005.
- Pereira, L., V. Tambarussi, E., O. Biliati, M., Martins, K., Y. Kageyama, P., M. Sebbenn, A., 2020. Inbreeding depression from selfing and mating among relatives of *Hymenaea courbaril* L. *For. Ecol. Manage.* 475, 118414. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118414>
- Peters, R.L., Groenendijk, P., Vlam, M., Zuidema, P.A., 2015. Detecting long-term growth trends using tree rings: A critical evaluation of methods. *Glob. Chang. Biol.* 21, 2040–2054. <https://doi.org/10.1111/gcb.12826>
- Phillips, Oliver L., Luiz E. O. C. Aragão, Simon L. Lewis, Joshua B. Fisher, Jon Lloyd, Gabriela López-González, Yadvinder Malhi, et al. 2009. “Drought Sensitivity of the Amazon Rainforest”. *Science* 323(5919): 1344–47. doi:10.1126/science.1164033.
- Piper, Frida I, e Susana Paula. 2020. “The role of nonstructural carbohydrates storage in forest resilience under climate change”. *Current Forestry Reports* 6: 1–13.
- Pinto, V.D., Badia, C.C.V., Soares, G.R., de Sousa, H.C., Cornelissen, T., Ribeiro, S.P., 2021. How do soil resources affect herbivory in tropical plants along environmental gradients? A test using contrasting congeneric species. *Plant Ecol.* 222, 1281–1295. <https://doi.org/10.1007/S11258-021-01177-7/FIGURES/6>
- Poorter, Lourens, e Kaoru Kitajima. 2007. “Carbohydrate Storage and Light Requirements of Tropical Moist and Dry Forest Tree Species”. *Ecology* 88(4): 1000–1011. doi:10.1890/06-0984.
- Portillo-Quintero, C.A., Sánchez-Azofeifa, G.A., 2010. Extent and conservation of tropical dry forests in the Americas. *Biol. Conserv.* 143, 144–155. <https://doi.org/10.1016/J.BIOCON.2009.09.020>
- Powers, Jennifer S., e Erika Marín-Spiotta. 2017. “Ecosystem Processes and Biogeochemical Cycles in Secondary Tropical Forest Succession”. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 48(1): 497–519. doi:10.1146/annurev-ecolsys-110316-022944.

- Quesada, C. A., J. Lloyd, M. Schwarz, Et Al., e R. Paiva. 2010. “Variations in chemical and physical properties of Amazon forest soils in relation to their genesis”. *Biogeosciences*. doi:10.5194/bg-7-1515-2010.
- Quesada, C. A., O. L. Phillips, M. Schwarz, Et Al., e J. Lloyd. 2012. “Basin-wide variations in Amazon forest structure and function are mediated by both soils and climate”. *Biogeosciences*. doi:10.5194/bg-9-2203-2012.
- Quillet, Anne, Changhui Peng, e Michelle Garneau. 2010. “Toward dynamic global vegetation models for simulating vegetation–climate interactions and feedbacks: recent developments, limitations, and future challenges”. *Environmental Reviews* 18(NA): 333–53. doi:10.1139/A10-016.
- Quintilhan, M.T., Santini, L., Ortega Rodriguez, D.R., Guillemot, J., Cesilio, G.H.M., Chambi-Legoas, R., Nouvellon, Y., Tomazello-Filho, M., 2021. Growth-ring boundaries of tropical tree species: aiding delimitation by long histological sections and wood density profiles. *Dendrochronologia* 125878. <https://doi.org/10.1016/J.DENDRO.2021.125878>
- Rahman, Md Hasnat, Widyanto Dwi Nugroho, Satoshi Nakaba, Peter Kitin, Kayo Kudo, Yusuke Yamagishi, Shahanara Begum, Sri Nugroho Marsoem, e Ryo Funada. 2019. “Changes in cambial activity are related to precipitation patterns in four tropical hardwood species grown in Indonesia”. *American Journal of Botany* 106(6): 760–71. doi:10.1002/ajb2.1297.
- Rahman, Mizanur, Mahmuda Islam, Aster Gebrekirstos, e Achim Bräuning. 2019. “Trends in tree growth and intrinsic water-use efficiency in the tropics under elevated - CO₂ and climate change”. *Trees* 33(3): 623–40. doi:10.1007/s00468-019-01836-3.
- Reed, Sasha C., Alan R. Townsend, Eric A. Davidson, e Cory C. Cleveland. 2012. “Stoichiometric Patterns in Foliar Nutrient Resorption across Multiple Scales”. *New Phytologist* 196(1): 173–80. doi:10.1111/j.1469-8137.2012.04249.x.
- Reich, P.B., Uhl, C., Walters, M.B., Ellsworth, D.S., 1991. Leaf lifespan as a determinant of leaf structure and function among 23 amazonian tree species. *Oecologia* 86, 16–24. <https://doi.org/10.1007/BF00317383>
- Reichert, T., Rammig, A., Fuchslueger, L., Lugli, L.F., Quesada, C.A., Fleischer, K., 2022. Plant phosphorus-use and -acquisition strategies in Amazonia. *New Phytologist* 234, 1126–1143. <https://doi.org/10.1111/nph.17985>
- Ribas, Camila C., Alexandre Aleixo, Afonso C. R. Nogueira, Cristina Y. Miyaki, e Joel Cracraft. 2012. “A Palaeobiogeographic Model for Biotic Diversification within Amazonia over the Past Three Million Years”. *Proceedings. Biological Sciences* 279(1729): 681–89. doi:10.1098/rspb.2011.1120.
- Ribeiro-Silva, S., Medeiros, M.B. de, Gomes, B.M., Seixas, E.N.C., Silva, M.A.P. da, 2012. Angiosperms from the Araripe National Forest, Ceará, Brazil. *Check List* 8, 744–751. <https://doi.org/10.15560/8.4.744>
- Rossatto, D.R., Hoffmann, W.A., Franco, A.C., 2009. Differences in growth patterns between co-occurring forest and savanna trees affect the forest–savanna boundary. *Funct. Ecol.* 23, 689–698. <https://doi.org/10.1111/J.1365-2435.2009.01568.X>
- Rull, Valentí. 2011. “Origins of Biodiversity”. *Science (New York, N.Y.)* 331(6016): 398–99; author reply 399–400. doi:10.1126/science.331.6016.398-c.
- Rungwattana, K., Hietz, P., 2018. Radial variation of wood functional traits reflect size-related adaptations of tree mechanics and hydraulics. *Funct. Ecol.* 32, 260–272. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12970>
- Russell, Ann E., e William J. Parton. 2020. “Modeling the Effects of Global Change on Ecosystem Processes in a Tropical Rainforest”. *Forests* 11(2): 213. doi:10.3390/f11020213.

- Sabot, Manon E. B., Martin G. De Kauwe, Andy J. Pitman, Belinda E. Medlyn, Anne Verhoef, Anna M. Ukkola, e Gab Abramowitz. 2020. “Plant profit maximization improves predictions of European forest responses to drought”. *New Phytologist*: nph.16376. doi:10.1111/nph.16376.
- Sachetti Jr., Welington Luis. 2021. “Diferenças em taxas de crescimento de jatobá (*Hymenaea courbaril* – Fabaceae) em duas fitofisionomias contrastantes: Mata Úmida e Cerrado”. MSc. UNICAMP.
- Sakschewski, Boris, Werner Von Bloh, Alice Boit, Lourens Poorter, Marielos Peña-Claros, Jens Heinke, Jasmin Joshi, e Kirsten Thonicke. 2016. “Resilience of Amazon Forests Emerges from Plant Trait Diversity”. *Nature Climate Change* 6(11): 1032–36. doi:10.1038/nclimate3109.
- Santini Jr, Luiz, Dylan Craven, Ricardo Daigard, Daigard ortega rodriguez, Manolo Trindade Quintilhan, Stephanie Gibson-Carpintero, Cristina Torres, Ariel Muñoz, e Alejandro Venegas-Gonzalez. 2024. “Extreme drought triggers parallel shifts in wood anatomical and physiological traits in upper treeline of the Mediterranean Andes”. *Ecological Processes* 13. doi:10.1186/s13717-024-00486-9.
- Santini, L., D.R. Ortega Rodriguez, M.T. Quintilhan, S. Brazolin, e M. Tommasiello Filho. 2019. “Evidence to wood biodeterioration of tropical species revealed by non-destructive techniques”. *Science of the Total Environment* 672. doi:10.1016/j.scitotenv.2019.03.429.
- Schenk, H.J., Jackson, R.B., 2002. Rooting depths, lateral root spreads and below-ground/above-ground allometries of plants in water-limited ecosystems. *Journal of Ecology* 90, 480–494. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2002.00682.x>
- Schneider, Caroline A, Wayne S Rasband, e Kevin W Eliceiri. 2012. “NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis”. *Nature Methods* 9(7): 671–75. doi:10.1038/nmeth.2089.
- Scholz, A., Klepsch, M., Karimi, Z., Jansen, S., 2013. How to quantify conduits in wood? *Frontiers in Plant Science*. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00056>
- Schreeg, L. A., L. S. Santiago, S. J. Wright, e B. L. Turner. 2014. “Stem, Root, and Older Leaf N:P Ratios Are More Responsive Indicators of Soil Nutrient Availability than New Foliage”. *Ecology* 95(8): 2062–68. doi:10.1890/13-1671.1.
- Schrire, B., Lavin, M., Lewis, G., Friss, I., Balslev, H., 2005. Global distribution patterns of the Leguminosae: insights from recent phylogenies. | Semantic Scholar.
- Schuldt, B., Knutzen, F., Delzon, S., Jansen, S., Müller-Haubold, H., Burlett, R., Clough, Y., Leuschner, C., 2016. How adaptable is the hydraulic system of European beech in the face of climate change-related precipitation reduction? *New Phytologist* 210, 443–458. <https://doi.org/10.1111/nph.13798>
- Schwartz, G., 2018. Jatoba— *Hymenaea courbaril*, in: *Exotic Fruits*. Elsevier, pp. 257–261. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-803138-4.00033-2>
- Schwartz, G., Lopes, J.C., Kanashiro, M., Mohren, G.M., Peña-Claros, M., 2014. Disturbance Level Determines the Regeneration of Commercial Tree Species in the Eastern Amazon. *Biotropica* 46, 148–156. <https://doi.org/10.1111/BTP.12096>
- Schweingruber, F.H., 2012. Tree rings : basics and applications of dendrochronology.
- Schweingruber, F.H., 2007. Wood structure and environment. Springer.
- Shigo, A L. 1984. “Compartmentalization: A Conceptual Framework for Understanding How Trees Grow and Defend Themselves”. *Annual Review of Phytopathology*. doi:10.1146/annurev.py.22.090184.001201.
- Schuur, Edward A. G. 2003. “Productivity and global climate revisited: the sensitivity of tropical forest growth to precipitation”. *Ecology* 84(5): 1165–70. doi:10.1890/0012-9658.

- Shuttleworth, W. James, John H.C. Gash, Colin R. Lloyd, Christopher J. Moore, John Roberts, Ari De O. Marques Filho, Gilberto Fisch, et al. 1984. "Eddy correlation measurements of energy partition for Amazonian forest". *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*. doi:10.1002/qj.49711046622.
- Signori-Müller, Caroline, Rafael S. Oliveira, Fernanda de Vasconcellos Barros, Julia Valentim Tavares, Martin Gilpin, Francisco Carvalho Diniz, Manuel J. Marca Zevallos, et al. 2021. "Non-structural carbohydrates mediate seasonal water stress across Amazon forests". *Nature Communications* 12(1): 1–10. doi:10.1038/s41467-021-22378-8.
- Signori-Müller, Caroline, Rafael S. Oliveira, Julia Valentim Tavares, Francisco Carvalho Diniz, Martin Gilpin, Fernanda de V. Barros, Manuel J. Marca Zevallos, et al. 2022. "Variation of Non-Structural Carbohydrates across the Fast–Slow Continuum in Amazon Forest Canopy Trees". *Functional Ecology* 36(2): 341–55. doi:10.1111/1365-2435.13971.
- Sillero, Neftalí, Salvador Arenas-Castro, Urtzi Enriquez-Urzelai, Cândida Gomes Vale, Diana Sousa-Guedes, Fernando Martínez-Freiría, Raimundo Real, e A. Márcia Barbosa. 2021. "Want to model a species niche? A step-by-step guideline on correlative ecological niche modelling". *Ecological Modelling* 456: 109671. doi:10.1016/j.ecolmodel.2021.109671.
- Silveira, A.P., de Menezes, B.S., Bezerra Loiola, M.I., Lima-Verde, L.W., e Zanina, D.N., de Carvalho, E.C.D., de Souza, B.C., da Costa, R.C., Mantovani, W., de Menezes, M.O.T., Araújo Flores, L.M., Barboza Nogueira, F.C., Matias, L.Q., Barbosa, L.S., Gomes, F.M., Cordeiro, L.S., da Silva Sampaio, V., Peixoto Batista, M.E., Soares Neto, R.L., da Silva, M.A.P., Campos, N.B., de Oliveira, A.A., de Araujo, F.S., 2020a. Flora and annual distribution of flowers and fruits in the Ubajara national park, Ceara, Brazil. *Floresta e Ambient.* 27. <https://doi.org/10.1590/2179-8087.005819>
- Silveira, A.P., Menezes, B.S. de, Loiola, M.I.B., Lima-Verde, L.W., Zanina, D.N. e, Carvalho, E.C.D. de, Souza, B.C. de, Costa, R.C. da, Mantovani, W., Menezes, M.O.T. de, Flores, L.M.A., Nogueira, F.C.B., Matias, L.Q., Barbosa, L.S., Gomes, F.M., Cordeiro, L.S., Sampaio, V. da S., Batista, M.E.P., Soares Neto, R.L., Silva, M.A.P. da, Campos, N.B., Oliveira, A.A. de, Araujo, F.S. de, 2020b. Flora and Annual Distribution of Flowers and Fruits in the Ubajara National Park, Ceará, Brazil. *Floresta e Ambient.* 27, e20190058. <https://doi.org/10.1590/2179-8087.005819>
- Smith, S.E., Jakobsen, I., Grønlund, M., Smith, F.A., 2011. Roles of Arbuscular Mycorrhizas in Plant Phosphorus Nutrition: Interactions between Pathways of Phosphorus Uptake in Arbuscular Mycorrhizal Roots Have Important Implications for Understanding and Manipulating Plant Phosphorus Acquisition. *Plant Physiology* 156, 1050–1057. <https://doi.org/10.1104/pp.111.174581>
- Sombroek, W.G., 1966. Amazon soils : a reconnaissance of the soils of the Brazilian Amazon region.
- Snijders, T. A. B., e R. J. Bosker. 2012. *Multilevel analysis: an introduction to basic and advanced multilevel modeling - Ghent University Library*. 2nd ed. <https://lib.ugent.be/catalog/rug01:001698339>.
- Sombroek, W. 2001. "Spatial and Temporal Patterns of Amazon Rainfall. Consequences for the Planning of Agricultural Occupation and the Protection of Primary Forests". *Ambio* 30(7): 388–96. doi:10.1579/0044-7447-30.7.388.
- Soong, Jennifer L., Ivan A. Janssens, Oriol Grau, Olga Margalef, Clément Stahl, Leandro Van Langenhove, Ifigenia Urbina, et al. 2020. "Soil properties explain tree growth and mortality, but not biomass, across phosphorus-depleted tropical forests". *Scientific Reports* 10(1). doi:10.1038/S41598-020-58913-8.

- Souza, P.F., Santana, R.C., Fernandes, J.S.C., Oliveira, L.F.R., Machado, E.L.M., Nery, M.C., Oliveira, M.L.R., 2015. Germinação e crescimento inicial entre matrizes de duas espécies do gênero *Hymenaea*. *Floresta e Ambient.* 22, 532–540. <https://doi.org/10.1590/2179-8087.067613>
- Souza Rocha, A.F., Vitorino, L.C., Bessa, L.A., Costa, R.R.G.F., da Silva Brasil, M., Souchie, E.L., 2020. Soil parameters affect the functional diversity of the symbiotic microbiota of *Hymenaea courbaril* L., a Neotropical fruit tree. *Rhizosphere* 16, 100237. <https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2020.100237>
- Spannl, S., Homeier, J., Bräuning, A., 2016. Nutrient-induced modifications of wood anatomical traits of *alchornea lojaensis* (Euphorbiaceae). *Front. Earth Sci.* 4, 1–13. <https://doi.org/10.3389/feart.2016.00050>
- Sperry, J.S., Hacke, U.G., 2004. Analysis of circular bordered pit function I. Angiosperm vessels with homogenous pit membranes. *American journal of botany* 91, 369–385.
- Sperry, J.S., Hacke, U.G., Oren, R., Comstock, J.P., 2002. Water deficits and hydraulic limits to leaf water supply. *Plant, Cell and Environment* 25, 251–263. <https://doi.org/10.1046/j.0016-8025.2001.00799.x>
- Stephenson, N.L., Van Mantgem, P.J., 2005. Forest turnover rates follow global and regional patterns of productivity. *Ecol. Lett.* 8, 524–531. <https://doi.org/10.1111/J.1461-0248.2005.00746.X>
- Tavakol, E., Jákli, B., Cakmak, I., Dittert, K., Karlovsky, P., Pfohl, K., Senbayram, M., 2018. Optimized potassium nutrition improves plant-water-relations of barley under PEG-induced osmotic stress. *Plant Soil* 430, 23–35. <https://doi.org/10.1007/s11104-018-3704-8>
- Tavares, Julia Valentim, Rafael S. Oliveira, Maurizio Mencuccini, Caroline Signori-Müller, Luciano Pereira, Francisco Carvalho Diniz, Martin Gilpin, et al. 2023. “Basin-Wide Variation in Tree Hydraulic Safety Margins Predicts the Carbon Balance of Amazon Forests”. *Nature* 617(7959): 111–17. doi:10.1038/s41586-023-05971-3.
- Thorntwaite, C.W., Mather, J.R., 1995. The water balance, Laboratory. ed. Centerton.
- Tiago, P.V., Rossi, A.A.B., Carpejani, A.A., Tiago, A.V., da Rocha, V.D., Fernandes, J.M., da Silva, I.V., 2018. Genetic diversity and population structure of jatobá: A species with economic potential for the amazon region. *Cienc. Florest.* 28, 515–524. <https://doi.org/10.5902/1980509832033>
- Tenhunen, J. D., A. Sala Serra, P. C. Harley, R. L. Dougherty, e J. F. Reynolds. 1990. “Factors Influencing Carbon Fixation and Water Use by Mediterranean Sclerophyll Shrubs during Summer Drought”. *Oecologia* 82(3): 381–93. doi:10.1007/BF00317487.
- Tomazello Filho, M., Brazolin, S., Chagas, M.P., Oliveira, J.T.S., Ballarin, A.W., Benjamin, C.A., 2008. Application of X-ray technique in nondestructive evaluation of eucalypt wood. *Maderas. Cienc. y Tecnol.* 10, 139–149. <https://doi.org/10.4067/S0718-221X2008000200006>
- Townsend, Alan R., Cory C. Cleveland, Gregory P. Asner, e Mercedes M. C. Bustamante. 2007. “Controls Over Foliar N:P Ratios in Tropical Rain Forests”. *Ecology* 88(1): 107–18. doi:10.1890/0012-9658(2007)88[107:COFNRI]2.0.CO;2.
- Traversari, S., Neri, A., Traversi, M.L., Giovannelli, A., Francini, A., Sebastiani, L., 2020. Daily osmotic adjustments in stem may be good predictors of water stress intensity in poplar. *Plant Physiology and Biochemistry* 146, 13–22. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2019.10.039>
- Turner, N.C., 2018. Turgor maintenance by osmotic adjustment: 40 years of progress. *Journal of Experimental Botany* 69, 3223–3233. <https://doi.org/10.1093/jxb/ery181>
- Tyree, Melvin T., e M. H. Zimmermann. 2002. *Xylem Structure and the Ascent of Sap*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg. doi:10.1007/978-3-662-04931-0.

- van Breugel, M., van Breugel, P., Jansen, P.A., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., 2012. The relative importance of above- versus belowground competition for tree growth during early succession of a tropical moist forest. *Plant Ecol.* 213, 25–34. <https://doi.org/10.1007/S11258-011-0003-3/FIGURES/2>
- van der Sleen, P., Groenendijk, P., Vlam, M., Anten, N.P.R., Boom, A., Bongers, F., Pons, T.L., Terburg, G., Zuidema, P.A., 2015. No growth stimulation of tropical trees by 150 years of CO₂ fertilization but water-use efficiency increased. *Nat. Geosci.* 8, 24–28. <https://doi.org/10.1038/ngeo2313>
- van Langenhove, Leandro, Lore T. Verryckt, Laëtitia Bréchet, Elodie A. Courtois, Clement Stahl, Florian Hofhansl, Marijn Bauters, et al. 2020. “Atmospheric Deposition of Elements and Its Relevance for Nutrient Budgets of Tropical Forests”. *Biogeochemistry* 149(2): 175–93. doi:10.1007/s10533-020-00673-8.
- van Raij, Bernardo, João Carlos Andrade, Heitor Cantarella, e José Antônio Quaggio. 2001. *Análise química para avaliação da fertilidade de solos tropicais*.
- Venegas-González, A., Roig, F.A., Lisi, C.S., Junior, A.A., Alvares, C.A., Tomazello-Filho, M., 2018. Drought and climate change incidence on hospot Cedrela forests from the Mata Atlântica biome in southeastern Brazil. *Glob. Ecol. Conserv.* 15, e00408. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2018.e00408>
- Venegas-González, A., von Arx, G., Chagas, M.P., Filho, M.T., 2015. Plasticity in xylem anatomical traits of two tropical species in response to intra-seasonal climate variability. *Trees - Struct. Funct.* 29, 423–435. <https://doi.org/10.1007/s00468-014-1121-z>
- Venturas, M., Sperry, J., Hacke, U., 2017. Plant xylem hydraulics: What we understand, current research, and future challenges. *j* 59. <https://doi.org/10.1111/jipb.12534>
- Vitousek, P.M., Sanford, R.L., 1986. Nutrient cycling in moist tropical forest. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* <https://doi.org/10.1146/annurev.es.17.110186.001033>
- Wang, Jingyuan, Jiannan Wang, Weihong Guo, Yingang Li, G. Geoff Wang, e Tonggui Wu. 2018. “Stoichiometric Homeostasis, Physiology, and Growth Responses of Three Tree Species to Nitrogen and Phosphorus Addition”. *Trees* 32(5): 1377–86. doi:10.1007/s00468-018-1719-7.
- Wang, Wen-Hua, Xiao-Qian Yi, Ai-Dong Han, Ting-Wu Liu, Juan Chen, Fei-Hua Wu, Xue-Jun Dong, et al. 2012. “Calcium-sensing receptor regulates stomatal closure through hydrogen peroxide and nitric oxide in response to extracellular calcium in *Arabidopsis*”. *Journal of Experimental Botany* 63(1): 177–90. doi:10.1093/jxb/err259.
- Wantzen, K.M., Yule, C.M., Mathooko, J.M., Pringle, C.M., 2008. Organic Matter Processing in Tropical Streams. *Trop. Stream Ecol.* 43–64. <https://doi.org/10.1016/B978-012088449-0.50005-4>
- West, Robert M. 2022. “Best practice in statistics: The use of log transformation”. *Annals of Clinical Biochemistry* 59(3): 162–65. doi:10.1177/00045632211050531.
- Wheeler, E.A., Baas, P., Gasson, P.E., 1989. IAWA list of microscopic features for hardwood identification 221–332.
- Wimmer, R., 2002. Wood anatomical features in tree-rings as indicators of environmental change. *Dendrochronologia* 20, 21–36. <https://doi.org/10.1078/1125-7865-00005>
- Wood, Tana E., Deborah Lawrence, e Jessie A. Wells. 2011. “Inter-Specific Variation in Foliar Nutrients and Resorption of Nine Canopy-Tree Species in a Secondary Neotropical Rain Forest”. *Biotropica* 43(5): 544–51. doi:10.1111/j.1744-7429.2010.00740.x.
- Worbes, M., Fichtler, E., 2011. Wood Anatomy and Tree-Ring Structure and Their Importance for Tropical Dendrochronology. https://doi.org/10.1007/978-90-481-8725-6_17
- Wright, S.J., Yavitt, J.B., Wurzbarger, N., Turner, B.I., Tanner, E.V.J., Sayer, E.J., Santiago,

- L.S., Kaspari, M., Hedin, L.O., Harms, K.E., Garcia, M.N., Corre, M.D., 2011. Potassium, phosphorus, or nitrogen limit root allocation, tree growth, or litter production in a lowland tropical forest. *Ecology*. <https://doi.org/10.1890/10-1558.1>
- Yan, Zhengbing, Peng Li, Yahan Chen, Wenxuan Han, e Jingyun Fang. 2016. “Nutrient Allocation Strategies of Woody Plants: An Approach from the Scaling of Nitrogen and Phosphorus between Twig Stems and Leaves”. *Scientific Reports* 6(1): 20099. doi:10.1038/srep20099.
- Yang, B., He, M., Shishov, V., Tychkov, I., Vaganov, E., Rossi, S., Ljungqvist, F.C., Bräuning, A., Griesinger, J., 2017. New perspective on spring vegetation phenology and global climate change based on Tibetan Plateau tree-ring data. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114, 6966–6971. <https://doi.org/10.1073/pnas.1616608114>
- Yang, Xian, Zhiyao Tang, Chengjun Ji, Hongyan Liu, Wenhong Ma, Anwar Mohhamot, Zhaoyong Shi, et al. 2014. “Scaling of Nitrogen and Phosphorus across Plant Organs in Shrubland Biomes across Northern China”. *Scientific Reports* 4(1): 5448. doi:10.1038/srep05448.
- Yang, Xianji, Yuan Jiang, Feng Xue, Xinyuan Ding, Minghao Cui, Manyu Dong, e Muyi Kang. 2023. “Effects of Environmental Factors on the Nonstructural Carbohydrates in *Larix Principis-Rupprechtii*”. *Forests* 14(2): 345. doi:10.3390/f14020345.
- Xavier, R. de O., Leite, M.B., Dexter, K., Matos, D.M. da S., 2019. Differential effects of soil waterlogging on herbaceous and woody plant communities in a Neotropical savanna. *Oecologia* 190, 471–483. <https://doi.org/10.1007/S00442-019-04423-Y/FIGURES/3>
- Zakharova, L., K. M. Meyer, e M. Seifan. 2019. “Trait-based modelling in ecology: A review of two decades of research”. *Ecological Modelling* 407: 108703. doi:10.1016/j.ecolmodel.2019.05.008.
- Zhao, Ning, Guirui Yu, Qiufeng Wang, Ruili Wang, Jiahui Zhang, Congcong Liu, e Nianpeng He. 2020a. “Conservative Allocation Strategy of Multiple Nutrients among Major Plant Organs: From Species to Community”. *Journal of Ecology* 108(1): 267–78. doi:10.1111/1365-2745.13256.
- Zhao, Ning, Guirui Yu, Qiufeng Wang, Ruili Wang, Jiahui Zhang, Congcong Liu, e Nianpeng He. 2020b. “Conservative Allocation Strategy of Multiple Nutrients among Major Plant Organs: From Species to Community”. *Journal of Ecology* 108(1): 267–78. doi:10.1111/1365-2745.13256.
- Zhao, Yan-Tao, Arshad Ali, e En-Rong Yan. 2017. “The plant economics spectrum is structured by leaf habits and growth forms across subtropical species”. *Tree Physiology* 37(2): 173–85. doi:10.1093/treephys/tpw098.
- Zhang, J., Cheng, K., Zang, R., Ding, Y., 2014. Environmental filtering of species with different functional traits into plant assemblages across a tropical coniferous-broadleaved forest ecotone. *Plant Soil* 380, 361–374. <https://doi.org/10.1007/S11104-014-2088-7>
- Zhang, Y., Chen, H.Y.H., 2015. Individual size inequality links forest diversity and above-ground biomass. *J. Ecol.* 103, 1245–1252. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12425>
- Zhang, Y.J., Meinzer, F.C., Hao, G.Y., Scholz, F.G., Bucci, S.J., Takahashi, F.S.C., Villalobos-Vega, R., Giraldo, J.P., Cao, K.F., Hoffmann, W.A., Goldstein, G., 2009. Size-dependent mortality in a Neotropical savanna tree: the role of height-related adjustments in hydraulic architecture and carbon allocation. *Plant. Cell Environ.* 32, 1456–1466. <https://doi.org/10.1111/J.1365-3040.2009.02012.X>
- Zheng, J., Martínez-Cabrera, H.I., 2013. Wood anatomical correlates with theoretical conductivity and wood density across China: Evolutionary evidence of the functional differentiation of axial and radial parenchyma. *Ann. Bot.* 112, 927–935.

<https://doi.org/10.1093/aob/mct153>

Zuidema, Pieter A., Flurin Babst, Peter Groenendijk, Valerie Trouet, Abraham Abiyu, Rodolfo Acuña-Soto, Eduardo Adenky-Filho, et al. 2022. “Tropical tree growth driven by dry-season climate variability”. *Nature Geoscience* 15(4): 269–76.

doi:10.1038/s41561-022-00911-8.

Zuidema, Pieter A., Patrick J. Baker, Peter Groenendijk, Peter Schippers, Peter van der Sleen, Mart Vlam, e Frank Sterck. 2013. “Tropical forests and global change: filling knowledge gaps”. *Trends in Plant Science* 18(8): 413–19.

doi:10.1016/j.tplants.2013.05.006.

Zuur, A. F., E. N. Ieno, N. J. Walker, A. A. Saveliev, e G. M. Smith. 2009. *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. New York: Springer.

LISTA DE ANEXOS

Declaração

As cópias de artigos de minha autoria ou de minha co-autoria, já publicados ou submetidos para publicação em revistas científicas ou anais de congressos sujeitos a arbitragem, que constam da minha Dissertação/Tese de Mestrado/Doutorado, intitulada **Anéis de crescimento e atributos químicos e estruturais de árvores neotropicais ao longo de gradientes edafoclimáticos**, não infringem os dispositivos da Lei n.º 9.610/98, nem o direito autoral de qualquer editora.

Campinas, 03 de dezembro de 2024

Documento assinado digitalmente
 **MANOLO TRINDADE QUINTILHAN**
Data: 03/12/2024 17:15:51-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Assinatura : _____

Nome do(a) autor(a): **Manolo Trindade Quintilhan**

RG n.º 2044377-3

Documento assinado digitalmente
 **PETER STOLTENBORG GROENENDYK**
Data: 03/12/2024 18:37:26-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Assinatura : _____

Nome do(a) orientador(a): **Peter Stoltenborg Groenendyk**

RG n.º 35218864-9



COORDENADORIA DE PÓS-GRADUAÇÃO
INSTITUTO DE BIOLOGIA
Universidade Estadual de Campinas
Caixa Postal 6109. 13083-970, Campinas, SP, Brasil
Fone (19) 3521-6378. email: cpgib@unicamp.br



DECLARAÇÃO

Em observância ao **§5º do Artigo 1º da Informação CCPG-UNICAMP/001/15**, referente a Bioética e Biossegurança, declaro que o conteúdo de minha Tese de Doutorado, intitulada ***“Anéis de crescimento e atributos químicos e estruturais de árvores neotropicais ao longo de gradientes edafoclimáticos”***, desenvolvida no Programa de Pós-Graduação em Ecologia do Instituto de Biologia da Unicamp, não versa sobre pesquisa envolvendo seres humanos, animais ou temas afetos a Biossegurança.



Documento assinado digitalmente
MANOLO TRINDADE QUINTILHAN
Data: 03/12/2024 17:15:51-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Assinatura: _____

Nome do(a) aluno(a): Manolo Trindade Quintilhan



Documento assinado digitalmente
PETER STOLTENBORG GROENENDYK
Data: 03/12/2024 18:37:26-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Assinatura: _____

Nome do(a) orientador(a): Peter Stoltenborg Groenendyk

Data: 03 de dezembro 2024