

**CATEGORIZAÇÃO MORFOFISIOLÓGICA DE ESPÉCIES  
UTILIZADAS NA RECOMPOSIÇÃO FLORESTAL DA AMAZÔNIA  
MATO-GROSSENSE**

**NICOLLY LOPES BAUTZ**

**UNIVERSIDADE ESTADUAL DO NORTE FLUMINENSE - UENF**

**CAMPOS DOS GOYTACAZES - RJ  
AGOSTO/2025**



# **CATEGORIZAÇÃO MORFOFISIOLÓGICA DE ESPÉCIES UTILIZADAS NA RECOMPOSIÇÃO FLORESTAL DA AMAZÔNIA MATO-GROSSENSE**

**NICOLLY LOPES BAUTZ**

Dissertação apresentada ao Centro de Biociências e Biotecnologia, no Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recurso Naturais da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais.

Orientadora: Dra. Maura Da Cunha  
Coorientadora: Dra. Priscila Fernanda Simioni

CAMPOS DOS GOYTACAZES - RJ  
AGOSTO/2025

### **FICHA CATALOGRÁFICA**

UENF - Bibliotecas

Elaborada com os dados fornecidos pela autora.

B352

Bautz, Nicolly Lopes.

CATEGORIZAÇÃO MORFOFISIOLÓGICA DE ESPÉCIES UTILIZADAS NA RECOMPOSIÇÃO FLORESTAL DA AMAZÔNIA MATO-GROSSENSE / Nicolly Lopes Bautz. - Campos dos Goytacazes, RJ, 2025.

63 f.

Inclui bibliografia.

Dissertação (Mestrado em Ecologia e Recursos Naturais) - Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Centro de Biociências e Biotecnologia, 2025.

Orientadora: Maura da Cunha.

Coorientadora: Priscila Fernanda Simioni.

1. Amazônia. 2. mudanças climáticas. 3. restauração florestal. 4. atributos funcionais. 5. atributos estruturais . I. Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. II. Título.

CDD - 577

# **CATEGORIZAÇÃO MORFOFISIOLÓGICA DE ESPÉCIES UTILIZADAS NA RECOMPOSIÇÃO FLORESTAL DA AMAZÔNIA MATO-GROSSENSE**

**NICOLLY LOPES BAUTZ**

Dissertação apresentada ao Centro de Biociências e Biotecnologia, no Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recurso Naturais da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais.

Aprovada em: 06/08/2025

Comissão Examinadora:

---

Profa. Dra. Claudia Franca Barros – IPJB

---

Profa. Dra. Ivone Vieira da Silva – UNEMAT

---

Profa. Dra. Amanda Freitas Cerqueira – UFSB

---

Profa. Dra. Priscila Fernanda Simioni – UNEMAT (Coorientadora)

---

Profa. Dra. Maura Da Cunha – UENF (Orientadora)

Este estudo foi financiado, em parte, pela Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001; pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq); e pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Rio de Janeiro (FAPERJ CNE E-26/203.955/2024; E-26/211.339/2021). Maura Da Cunha recebeu uma bolsa de produtividade do CNPq (308267/2021-4). Agradecemos ao Centro Multiusuário CME-LBCT por fornecer infraestrutura e a B. F.

*“As árvores são santuários. Aquele que sabe como falar com elas, aquele que sabe como ouvi-las, pode aprender a verdade.”*

(Hermann Hesse)

## **AGRADECIMENTOS**

Agradeço, em primeiro lugar, à Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro (UENF) e ao Laboratório de Biologia Celular e Tecidual (LBCT) pela infraestrutura, pelo ambiente de aprendizado e pelo apoio logístico indispensável ao desenvolvimento deste trabalho.

Aos meus pais, Edleuza e Sergio, devo não apenas a existência, mas a confiança incondicional que me manteve ereta nos dias em que a insegurança ameaçava vencer. Vocês financiaram muito mais que estudos: investiram em sonhos, acolheram minhas incertezas e celebraram cada pequena vitória, lembrando-me de que nenhum avanço acadêmico vale se não for acompanhado de humanidade.

Aos meus amigos Ana Luiza Silva, Lucas Reis e Nataly Duarte, pelo apoio nos momentos difíceis, por aguentarem meus reclames, pelos risos e sorrisos e pelas experiências e conhecimentos compartilhados.

Aos meus amigos e colegas do LBCT, Saulo Pireda, Amanda Victorino, Diana Neres, Laís Bezerra, Vanessa Xavier, Fernanda Trindade e João Marcelo que contribuíram na minha vida pessoal e profissional, além de deixarem a jornada acadêmica sempre mais leve e divertida.

Ao meu grande amigo Luiz Fernando Scatola, dedico o meu imenso agradecimento. Ele foi muito mais que parceiro de trabalho: virou meu irmão de alma. Cada página deste trabalho carrega um pedaço dele, porque neste percurso, o seu cuidado e o seu afeto fizeram toda a diferença.

À Dra. Priscila Simioni, minha coorientadora, por toda a orientação, por toda dedicação e generosidade com que acompanhou esta pesquisa. Sua disponibilidade constante para esclarecer dúvidas, oferecer conselhos sensatos e compartilhar seu vasto conhecimento foi fundamental para a execução e amadurecimento deste trabalho. Receber sua orientação foi, sem dúvida, um privilégio que levarei comigo ao longo da minha trajetória acadêmica e profissional. Muito obrigada por acreditar em mim.

À minha orientadora, Dra. Maura Da Cunha, deixo minha mais profunda e sincera gratidão. Sua orientação ultrapassou os limites da orientação acadêmica e se tornou um verdadeiro exemplo de generosidade, humanidade e cuidado. Obrigada por me conduzir com paciência, pelo olhar atento que sempre encontrou potencial mesmo nos momentos de incerteza e pelas palavras de incentivo que me fortaleceram nas etapas mais desafiadoras deste trabalho. Seu comprometimento, sua delicadeza e



sua confiança inabalável foram fontes de inspiração e segurança que tornaram este percurso não apenas possível, mas também pleno de significado. Sou imensamente grata por todo conhecimento compartilhado, por cada conselho e por toda dedicação com que me acompanhou. Ter sua orientação foi um privilégio e uma honra!

À Dra. Ivone Vieira da Silva, Dra. Amanda Cerqueira, Dra. Claudia Franca Barros, Dra. Laís Bezerra e Dr. João Victor Castelar, por aceitarem compor a banca e por cada comentário que aprofundará a densidade analítica deste texto.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro (FAPERJ) e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela concessão das bolsas de estudos que possibilitaram minha permanência na universidade e o desenvolvimento deste trabalho.

A todos os amigos e familiares que compartilharam palavras de estímulo, ombros de apoio ou simples vibrações positivas, meu sincero e duradouro agradecimento. Este trabalho é, em partes iguais, fruto de metodologia, esforço e dos inúmeros vínculos que tornam o percurso científico uma travessia verdadeiramente humana.

## SUMÁRIO

<b>RESUMO.....</b>	<b>xiv</b>
<b>ABSTRACT.....</b>	<b>xv</b>
<b>1. INTRODUÇÃO .....</b>	<b>1</b>
<b>2. OBJETIVOS.....</b>	<b>7</b>
2.1 Objetivo geral.....	7
2.2 Objetivos específicos .....	7
<b>3. MATERIAL E MÉTODOS .....</b>	<b>9</b>
3.1 Área de estudo.....	9
3.2 Seleção das espécies.....	11
3.3 Desidratação letal foliar .....	15
3.4 Anatomia foliar.....	15
3.5 Análise de dados .....	18
3.6 Categorização funcional das espécies.....	20
<b>4. RESULTADOS.....</b>	<b>21</b>
4.1 Dinâmica da desidratação progressiva e sua relação com o dano fotoquímico.....	21
4.2 Contrastes interespecíficos na morfoanatomia foliar.....	26
4.3 Coordenação de atributos e marcas sucessionais reveladas pela análise multivariada.....	29
4.4 Categorização funcional das espécies .....	32
<b>5. DISCUSSÃO .....</b>	<b>33</b>
5.1 Amplitude dos limiares de desidratação letal e respostas funcionais contrastantes.....	33
5.3 Organização multivariada e ordenação funcional ao longo do gradiente sucessional .....	37
5.4 Implicações ecológicas e recomendações para restauração florestal.....	38
<b>6. CONCLUSÃO .....</b>	<b>40</b>
<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....</b>	<b>41</b>

## LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Localização dos pontos de coleta em cinco municípios do norte de Mato Grosso, Brasil..... 10

Figura 2. Resposta da porcentagem de perda do rendimento quântico máximo do fotossistema II ( $PL_{[F_v/F_m]}$ ) em função da redução do conteúdo relativo de água (RWC) para 18 espécies indicadas para a restauração florestal na amazonia matogrossense. A ordem das espécies é indicada pelas setas, da menos à mais tolerante à desidratação. O gradiente de cor do verde ao vermelho mostra o nível de  $PL_{[F_v/F_m]}$ , e refere-se às folhas mensuradas. As linhas de regressão sólidas representam os modelos de melhor ajuste. As linhas tracejadas em cada gráfico indicam o RWC associado a 10 % (azul) e 50 % (vermelho) de perda do  $F_v/F_m$ . As barras horizontais e verticais acima dos pontos de dispersão mostram o erro padrão em torno da média.  $R^2$ : coeficiente de determinação, \*\*\*:  $P < 0,001$ . S.E.: erro padrão. .... 23

Figura 3. Resposta do conteúdo relativo de água médio (RWC) ao longo do aumento da desidratação no decorrer do tempo (horas) para 18 espécies indicadas para a restauração florestal na amazonia matogrossense. A ordem das espécies é indicada pelas setas, da menos à mais tolerante à desidratação. O gradiente de cor do azul ao vermelho mostra o nível médio de RWC, referindo-se às folhas mensuradas. As linhas de regressão sólidas representam os modelos de melhor ajuste. As linhas tracejadas em cada gráfico indicam o RWC e o tempo associados a 10 % (azul) e 50% (vermelho) de perda percentual do rendimento quântico máximo do fotossistema II ( $PL_{[F_v/F_m]}$ ). As barras verticais acima dos pontos de dispersão mostram o erro padrão em torno da média.  $R^2$ : coeficiente de determinação, \*\*\*:  $P < 0,001$ ..... 24

Figura 4. Comparações do conteúdo relativo de água médio (RWC; A) e do tempo de desidratação (B) entre 18 espécies indicadas para a restauração florestal na amazonia matogrossense., em relação à porcentagem de perda do rendimento quântico máximo do fotossistema II em 10 % e 50 % ( $PL_{[F_v/F_m]}$ ). Letras diferentes indicam diferenças estatisticamente significativas entre as espécies para cada nível de  $PL_{[F_v/F_m]}$  (10 % ou 50 %), de acordo com o teste de Scott-Knott ( $P > 0,05$ ). As barras verticais acima dos pontos de dispersão mostram o erro padrão em torno da média. .... 25

Figura 5. Comparações da proporção média dos tecidos foliares (A), da massa foliar por área (B) e da espessura foliar (C) entre 18 espécies indicadas para a restauração florestal na amazonia matogrossense.. Letras diferentes indicam diferenças estatisticamente significativas entre as espécies para cada tipo de tecido, de acordo com o teste de Scott-Knott ( $P > 0,05$ ). .... 28

Figura 6. A) Mapa de calor hierarquicamente agrupado mostrando os padrões de correlação de todos os parâmetros mensurados para todas as espécies florestais. Gradiente de cor, variando do verde escuro (valores altos) ao marrom (valores baixos), destaca a variação na expressão dos atributos entre as espécies; e B) Matriz de correlação de Pearson entre todos os parâmetros medidos para as espécies florestais. Cada célula apresenta o coeficiente de correlação ( $r$ ) entre os parâmetros indicados, com valores variando de -1 a 1. Correlações positivas são representadas por tons de verde-escuro, enquanto correlações negativas aparecem em marrom. Asteriscos indicam correlações estatisticamente significativas (\*:  $P < 0,05$ ; \*\*:  $P < 0,01$ ; \*\*\*:  $P < 0,001$ ). .... 31

Figura 7. Os dois primeiros eixos da análise de componentes principais (PCA, 74,8 % da variação explicada) agrupada por espécie. O gradiente de cores, variando do azul (valores elevados) ao vermelho (valores baixos), evidencia a variação no teor relativo de água em que o Fv/Fm apresenta perda de 50 % ( $RWC_{PL[Fv/Fm]50}$ ) entre as espécies florestais. Os coeficientes de correlação dos atributos são representados pelos autovetores (correlação linear entre uma variável e um componente principal) (setas contínuas). A elipse envolve as observações com intervalo de confiança de 95 % para cada espécie. O gráfico de barras à direita da PCA indica a contribuição dos parâmetros para cada um dos componentes (PC1 e PC2, respectivamente), e a linha vermelha tracejada indica a média de cada componente principal. ....32

## LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Espécies coletadas pela Rede de Sementes Portal da Amazônia (RSPA) que apresentaram modelos com melhor desempenho considerando os cenários de mudanças climáticas de acordo com o Painel Intergovernamental sobre Mudanças Climáticas (CMIP6). ....	12
Tabela 2. Dados taxonômicos, atributos ecológicos e local de coleta das 18 espécies nativas amostradas em 2024 nos municípios de Alta Floresta, Carlinda, Nova Canaã do Norte, Nova Guarita e Novo Mundo, no estado de Mato Grosso (Brasil). ....	13
Tabela 3. Definição, unidade de medida e função ecossistêmica dos atributos morfofisiológicos avaliados nas 18 espécies nativas da Amazônia mato-grossense. <sup>1</sup> Moles <i>et al.</i> , 2009; <sup>2</sup> Chave <i>et al.</i> , 2014; <sup>3</sup> Barrs e Weatherley, 1962; <sup>4</sup> Maxwell e Johnson, 2000; <sup>5</sup> Coley <i>et al.</i> , 1985; <sup>6</sup> Wilson <i>et al.</i> , 1999; <sup>7</sup> Niinemets, 2001; <sup>8</sup> Hetherington e Woodward, 2003; <sup>9</sup> Franks e Beerling, 2009; <sup>10</sup> Shepherd e Griffiths, 2006; <sup>11</sup> Karabourniotis <i>et al.</i> , 2020; <sup>12</sup> Oguchi <i>et al.</i> , 2003; <sup>13</sup> Laan e Blom, 1990; ....	17
Tabela 4. Símbolos e definições de todas as variáveis mensuradas .....	19
Tabela 5. Classificação das 18 espécies indicadas para a restauração florestal na amazonia matogrossense em três faixas de recomendação para recomposição florestal.....	33

## RESUMO

Diante das projeções que apontam para secas mais intensas e temperaturas em ascensão na região norte de Mato Grosso, tornou-se fundamental determinar quais espécies nativas possuem atributos foliares capazes de manter a função fotossintética sob estresse hídrico prolongado. Nesse contexto, esse estudo teve como objetivo categorizar funcionalmente plantas para a recomposição florestal na Amazônia mato-grossense, visando identificar espécies mais aptas a persistir em cenários climáticos futuros de aquecimento e estiagens prolongadas. A seleção das 18 espécies nativas foi baseada em modelos de adequabilidade climática futura, complementada por uma triagem funcional de atributos foliares relacionados à tolerância hídrica. Os ensaios de desidratação foliar controlada mensuraram o conteúdo relativo de água (RWC) e a eficiência quântica máxima do fotossistema II ( $F_v/F_m$ ) ao longo do tempo. Atributos anatômicos como espessura da cutícula e epiderme, espessura dos parênquimas paliádico e lacunoso, e densidade estomática também foram quantificados. A combinação desses indicadores permitiu classificar as espécies em três grupos de recomendação para recomposição florestal. O grupo mais recomendado, formado por *Cochlospermum orinocense*, *Solanum crinitum*, *Apeiba tibourbou*, *Spondias mombin*, *Abuta grandifolia* e *Pseudima frutescens*, manteve  $F_v/F_m$  acima de 0,75 mesmo com menos de 35 % de água residual, perdendo 50 % da fotossíntese somente em níveis hídricos mínimos. O grupo intermediário, composto *Hymenaea courbaril*, *Bauhinia unguolata*, *Tachigali paniculata*, *Mezilaurus itauba*, *Sterculia striata*, *Trattinnickia burserifolia* e *Chrysophyllum sparsiflorum*, apresentou limiares de dez e 50 % de perda de  $F_v/F_m$  em faixas de água moderadas, evidenciando tolerância parcial. *Physocalymma scaberrimum*, *Schizolobium parahyba*, *Erythrina mulungu*, *Annona exsucca* e *Samanea tubulosa* constituíram o grupo menos recomendado, pois sofreram queda precoce na eficiência fotoquímica quando as folhas ainda estavam relativamente túrgidas. Assim, o índice de perda de  $F_v/F_m$  aliado a atributos estruturais foliares mostrou-se uma importante ferramenta para hierarquizar a tolerância à seca e orientar listas de plantio adaptadas às condições climáticas futuras da Amazônia mato-grossense.

## ABSTRACT

Given projections of more intense droughts and rising temperatures in northern Mato Grosso, it has become essential to identify native species whose leaf traits can sustain photosynthetic function under prolonged water stress. In this context, the present study aimed to provide a functional categorization of species for forest restoration in the Mato Grosso sector of the Amazon, with a view to selecting those most likely to persist under future warming and extended dry seasons. Eighteen native species were chosen with future climate suitability models and were then screened for leaf attributes associated with drought tolerance. Controlled leaf-dehydration assays measured relative water content (RWC) and the maximum quantum efficiency of photosystem II (Fv/Fm) over time, while anatomical traits such as cuticle and epidermal thickness, palisade and spongy mesophyll thickness, and stomatal density were also quantified. Integrating these indicators made it possible to place the species in three recommendation groups for restoration. The most suitable group, consisting of *Cochlospermum orinocense*, *Solanum crinitum*, *Apeiba tibourbou*, *Spondias mombin*, *Abuta grandifolia* and *Pseudima frutescens*, kept Fv/Fm above 0.75 even with residual water below thirty-five percent and lost fifty percent of photosynthetic capacity only at minimal water levels. The intermediate group, which included *Hymenaea courbaril*, *Bauhinia unguolata*, *Tachigali paniculata*, *Mezilaurus itauba*, *Sterculia striata*, *Trattinnickia burserifolia* and *Chrysophyllum sparsiflorum*, showed ten and fifty percent Fv/Fm loss at moderate water levels, indicating partial tolerance. *Physocalymma scaberrimum*, *Schizolobium parahyba*, *Erythrina mulungu*, *Annona exsucca* and *Samanea tubulosa* formed the least suitable group because they experienced an early decline in Fv/Fm while their leaves were still relatively turgid. Hence, percentage loss of Fv/Fm, combined with leaf structural attributes, proved to be a robust tool for ranking drought tolerance and guiding species lists tailored to future climate conditions in the Mato Grosso Amazon.

## 1. INTRODUÇÃO

A Floresta Amazônica é a maior floresta tropical contínua do planeta e tem papel essencial na regulação do clima na América do Sul, influenciando a formação de chuvas em regiões como o Centro-Oeste e o Sudeste do Brasil (Science Panel For The Amazon, 2021). Por meio da evapotranspiração, grandes volumes de vapor d'água são transferidos da vegetação para a atmosfera, formando os chamados “rios voadores”, que garantem a umidade necessária para a produção agrícola em outras regiões do Brasil (Smith *et al.*, 2023). Esse fluxo também ajuda a equilibrar a temperatura e a circulação atmosférica em escala continental (Flores *et al.*, 2024). No entanto, áreas degradadas da floresta amazônica já emitem mais carbono do que capturam, indicando perda de capacidade de regulação climática (Gatti *et al.*, 2021). Estudos recentes quantificam com precisão a dependência do agronegócio brasileiro da floresta úmida amazônica. Hirota *et al.* (2024) demonstraram que a chuva originada sobre Terras Indígenas abastece cerca de 80 % da área agrícola do país e responde por 57 % do valor bruto da produção agropecuária, o equivalente a cerca de R\$ 338 bilhões em 2021, evidenciando que a proteção dessas áreas é estratégica para a segurança hídrica e alimentar nacional. De forma complementar, análise de Smith *et al.* (2023) mostrou que cada ponto percentual de desmatamento reduz a precipitação anual na Amazônia em  $0,25 \text{ mm mês}^{-1}$  (na escala de 200 km) e que, para cada 1 % de queda na chuva, a produtividade de culturas majoritariamente de sequeiro cai em média 0,5 %, configurando um prejuízo direto ao setor agrícola. Esses resultados demonstram que preservar a integridade da cobertura florestal amazônica é não só um imperativo ecológico, mas também um requisito estratégico para a segurança econômica do Brasil.

O desafio de conter o desmatamento torna-se ainda mais concreto na Amazônia Legal, região de planejamento criada pela Lei n.º 1 806/1953 que engloba Acre, Amapá, Amazonas, Maranhão, Mato Grosso, Pará, Rondônia, Roraima e Tocantins. Essa área ocupa cerca de cinco milhões de quilômetros quadrados, quase 60 % do território brasileiro, e abriga aproximadamente 28 milhões de habitantes (IBGE, 2024; IMAZON, 2024). A Amazônia Legal concentra dois terços das florestas tropicais remanescentes do planeta e a maior extensão do denominado arco do desmatamento, responsável pela maior parte da perda florestal anual no país (INPE, 2024). A combinação entre vasta escala territorial e pressão antrópica intensa exige



programas de recomposição florestal capazes de restaurar a cobertura nativa, reduzir emissões de dióxido de carbono e garantir serviços ecossistêmicos de alcance global (PLANEMATA, 2024).

A borda sudeste da Amazônia já exhibe sinais desse colapso hidrológico. Entre 1981 e 2020, a zona de transição Amazônia–Cerrado, que engloba parte do Mato Grosso, aqueceu 0,38 °C por década no trimestre julho-outubro, ao mesmo tempo em que o início da estação chuvosa se deslocou para datas progressivamente mais tardias (Marengo *et al.*, 2022). O atraso das chuvas, combinado a temperaturas mais altas, incrementou o déficit de pressão de vapor e aumentou o número anual de dias secos, prolongando a janela de inflamabilidade florestal, como consequência, o risco de incêndios subiu de forma linear nos últimos 40 anos (Marengo *et al.*, 2022). Os impactos também se manifestam nos estágios mais sensíveis do ciclo florestal. Em 106 parcelas permanentes ao longo do arco do desmatamento, registrou-se aumento da mortalidade de espécies higrófilas e avanço de táxons mais xerotolerantes na última década (Esquivel-Muelbert *et al.*, 2019), enquanto o El Niño 2015-2016 elevou a mortalidade de plântulas em florestas úmidas em 11 % (Browne *et al.*, 2021) e causou perda de 89 % na produção de cacau nas Bahia (Gateau-Rey *et al.*, 2018). Esses episódios ilustram a vulnerabilidade crítica da fase de estabelecimento das mudas, etapa determinante para o sucesso de qualquer iniciativa de reflorestamento.

Para mitigar essa trajetória, a Amazônia mato-grossense transformou-se em polo estratégico de restauração, onde governos, organizações não governamentais e iniciativas comunitárias experimentam sistemas agroflorestais, núcleos de regeneração assistida e manejo participativo do fogo (Moura *et al.*, 2019; De Paula *et al.*, 2021). Um dos eixos logísticos desses esforços é a Rede de Sementes do Portal da Amazônia (RSPA), organização socioambiental que articula coletoras e coletores de 35 municípios situados no arco do desmatamento para garantir o suprimento regular de propágulos nativos (Nunes *et al.*, 2020; Moreira *et al.*, 2021; Rede de Sementes Portal da Amazônia, 2025). Operando por meio de 16 casas de sementes comunitárias e de um armazém regional no município de Alta Floresta, a RSPA oferece capacitação em prospecção, beneficiamento, secagem e armazenamento, aplica protocolos de rastreabilidade e mantém um laboratório de germinação que assegura padrões mínimos de viabilidade antes da comercialização (Moreira *et al.*, 2021; Rede de Sementes Portal da Amazônia, 2025). A cada ano circulam pelo armazém cerca de 40 toneladas de sementes de mais de cento e vinte espécies

arbóreas e arbustivas, volume suficiente para restaurar até nove mil hectares via semeadura direta, ao mesmo tempo em que gera renda complementar para aproximadamente 400 pessoas envolvidas no processo (Nunes *et al.*, 2020; Urzedo *et al.*, 2022).

Ao conectar o saber tradicional dos coletores à demanda técnica de viveiros e canteiros de semeadura, a rede reduz gargalos logísticos, diversifica o portfólio de espécies, incluindo táxons raros de alto valor ecológico, e mantém a variabilidade genética indispensável à adaptação das futuras florestas (Urzedo *et al.*, 2022; Moreira *et al.*, 2021; Rede de Sementes Portal da Amazônia, 2025). Além disso, a RSPA integra conselhos municipais de meio ambiente, fornece dados para cadastros estaduais de origem de sementes e colabora com pesquisadores na elaboração de “listas inteligentes” que cruzam adequabilidade climática futura com tolerância fisiológica, tornando-se o elo que materializa, em escala de paisagem, a ponte entre ciência, governança local e recomposição florestal (Urzedo *et al.*, 2022; Moreira *et al.*, 2021; Rede de Sementes Portal da Amazônia, 2025).

Contudo, garantir um fluxo estável de sementes é apenas parte da equação: o sucesso dos plantios depende de selecionar, dentro desse portfólio, as espécies funcionalmente mais aptas a enfrentar o déficit hídrico crescente e as temperaturas em ascensão. Hall *et al.* (2011) analisaram 24 experimentos de restauração e mostraram que a identidade das espécies responde por cerca de 40 % da variação na sobrevivência das mudas aos três primeiros anos; quando o conjunto plantado foi previamente filtrado por tolerância à seca, a taxa média de mortalidade caiu de 46 % para 28 %. De modo semelhante, Elliott *et al.* (2003) testaram um algoritmo de decisão que combina atributos funcionais foliares com projeções climáticas (2040-2060) e verificaram ganho de 25 % na sobrevivência e incremento de 32 % na biomassa em comparação com listas convencionais de viveiros. Esses resultados convergem para a conclusão de que a etapa de seleção criteriosa de espécies, ao incorporar dados de atributos ecofisiológicos, é a mais decisiva em programas de restauração tropical.

A sobrevivência inicial das mudas, por sua vez, é controlada por atributos morfoanatômicos e fisiológicos foliares que conferem tolerância ao déficit hídrico (Li *et al.*, 2021; Sapes e Sala, 2021; Rico-Cambron *et al.*, 2023), entre os quais se destacam o conteúdo relativo de água (RWC), indicador direto do estado de hidratação celular, e a eficiência quântica máxima do fotossistema II ( $F_v/F_m$ ), cujo declínio sinaliza danos fotoquímicos irreversíveis. Ensaios controlados apontam que

plântulas capazes de manter  $F_v/F_m$  acima de 0,75 e conteúdo relativo de água próximo de 70 % sobrevivem 40 % mais sob seca prolongada (Trueba *et al.*, 2019; Mielke *et al.*, 2023). Além disso, alguns atributos estruturais potencializam essa compartimentalização hídrica: folhas com elevada massa por área e cutícula espessa retêm mais água e oferecem maior resistência à perda de água (Kosma *et al.*, 2009; de la Riva *et al.*, 2016a; de la Riva *et al.*, 2016b; Nardini, 2022). Estudos recentes de restauração florestal mostram que folhas densas (LMA - *Leaf Mass per Area* elevado), alta eficiência instantânea no uso da água e taxas fotossintéticas máximas elevadas formam um conjunto de atributos capaz de antecipar o sucesso de estabelecimento das mudas. Em experimentos conduzidos em ilhas-recife tropicais, espécies selecionadas com base nessa tríade funcional alcançaram 86 – 94 % de sobrevivência nos dois primeiros anos, superando amplamente as espécies não selecionadas (Wang *et al.*, 2021). Uma meta-análise global corroborou que baixa SLA (*Specific Leaf Area*) e outros atributos de resistência hídrica aumentam significativamente a probabilidade de sobrevivência inicial das mudas em ambientes áridos e semiáridos (Andivia *et al.*, 2021). Além disso, ensaios de seca controlada com 38 espécies tropicais demonstraram que folhas de alto LMA mantêm a fotossíntese por mais tempo e prolongam a sobrevivência sob déficit hídrico (Poorter e Markesteijn, 2008). Esses resultados convergem ao indicar que a combinação de LMA elevado, elevada eficiência instantânea no uso da água e taxas fotossintéticas máximas constituem um filtro funcional eficaz para escolher espécies com maior probabilidade de persistir durante as fases iniciais de restauração.

A literatura atual reforça que estômatos pequenos e numerosos constituem um arranjo anatômico capaz de reagir com grande velocidade aos aumentos vespertinos do déficit de pressão de vapor, limitando o fluxo de água sem restringir a entrada de  $CO_2$ . A revisão de Lawson e Vialet-Chabrand (2019) já sintetizava esse conceito ao mostrar que a redução do tamanho dos poros diminui o volume das células-guarda e acelera tanto a abertura quanto o fechamento, o que se traduz em maior eficiência no uso da água em condições de variação rápida da atmosfera. Experimentos controlados com quatro gramíneas  $C_3$  e cinco  $C_4$  demonstraram que genótipos com densidade estomática superior a duzentos estômatos por milímetro quadrado encerram a transpiração em menos de sessenta segundos, elevando a eficiência do uso da água em até 16 % sem queda na fotossíntese (Ozeki *et al.*, 2022). Avaliações de campo em 43 acessos de sorgo confirmaram o padrão: estômatos compactos

completaram o ajuste em menos de cinco minutos, permitindo manter a razão entre assimilação de carbono e condutância praticamente constante mesmo sob luz e déficit de pressão de vapor flutuantes (Battle *et al.*, 2024). Trabalhos comparativos com cinco espécies de *Banksia* revelaram correlação negativa entre o comprimento dos poros e a taxa máxima de fechamento: folhas portadoras de estômatos menores fecharam-se várias vezes mais rápido, reduzindo a perda hídrica sem prejudicar o ganho de carbono (Drake *et al.*, 2013). De forma semelhante, um ensaio com 13 espécies de diferentes famílias mostrou que plantas com estômatos pequenos e em alta densidade minimizam o descompasso entre assimilação de CO<sub>2</sub> e condutância, economizando água ao longo do dia (McAusland *et al.*, 2016). Conjuntamente, essas evidências indicam que alta densidade estomática associada a poros de menor tamanho confere às folhas a capacidade de fechar-se rapidamente nos períodos críticos da tarde, contribuindo para um balanço hídrico mais favorável sem comprometer a assimilação de CO<sub>2</sub>, e constituindo, portanto, um importante critério funcional na seleção de espécies ou cultivares adaptadas a cenários de clima mais seco.

A seleção de espécies para restauração deve levar em conta o estágio sucessional, pois os conjuntos de atributos que dominam em pioneiras, secundárias e clímax determinam respostas contrastantes aos estresses hídrico e luminoso. Pioneiras, com baixa densidade de madeira e alta área foliar específica (SLA), exibem crescimento acelerado e fluxos de seiva entre 1,6 e 2,1 vezes maiores que os de espécies tardias, o que sustenta rápido ganho de biomassa, mas aumenta a dependência de água superficial (Kumar *et al.*, 2023). Revisões do espectro econômico foliar confirmam que essa combinação de SLA elevado e madeira leve caracteriza espécies de estágios iniciais e favorece alta taxa fotossintética, ainda que à custa de menor longevidade foliar (Lichstein *et al.*, 2021). Contudo, meta-análise global mostra que densidade de madeira baixa e SLA alto aumentam a mortalidade em secas severas, evidenciando a vulnerabilidade das pioneiras a estiagens prolongadas (Greenwood *et al.*, 2017). Espécies tardias ou de dossel tendem a possuir folhas mais espessas e madeira mais densa. Em floresta seca, indivíduos de estágios tardios apresentaram folhas até 42 % mais espessas e maior densidade foliar do que seus congêneres em fases iniciais (de Sena *et al.*, 2021). Na Amazônia Central, a densidade estomática aumenta com a altura da copa, sugerindo maior capacidade de controle difusivo em espécies de dossel (Camargo e Marengo, 2011). Além disso, estudos hidráulicos demonstram que madeira densa garante amplas margens de

segurança contra cavitação, reduzindo drasticamente o risco de falha xilemática e, portanto, as taxas de mortalidade durante secas intensas (Ziegler *et al.*, 2019). Reconhecer essa hierarquia funcional permite combinar pioneiras, que colonizam rapidamente clareiras, com tardias, que acrescentam estabilidade estrutural e resistência hidráulica, aumentando a resiliência e a persistência de áreas restauradas em cenários de clima mais seco.

Nesse contexto, a análise integrada dos atributos estruturais e fisiológicos, associados aos cenários de mudanças climáticas, desponta como ferramenta decisiva para selecionar espécies mais aclimatadas às condições de elevadas temperaturas e déficit hídrico e, assim, aumentar a eficácia dos esforços de recomposição na Amazônia mato-grossense. Com base nesse arcabouço, o presente trabalho busca responder às seguintes questões:

- (i) Quais espécies apresentam combinações de atributos estruturais e fisiológicos que indicam maior potencial de aclimação para a recomposição florestal na Amazônia mato-grossense sob cenários climáticos futuros?
- (ii) O estágio sucessional das espécies prediz, simultaneamente, a estrutura foliar, a condutância estomática e o tempo de manutenção da atividade fotoquímica durante a desidratação?
- (iii) Os valores desses atributos permitem agrupar as espécies em categorias funcionais de tolerância hídrica e térmica que possam orientar melhor resposta a restauração florestal?

Considerando que os atributos foliares refletem mecanismos de aclimação e que diferentes espécies respondem de maneira particular aos determinantes ambientais (Guerin *et al.*, 2012; Tian *et al.*, 2016; Stropp *et al.*, 2017), a primeira hipótese é de que, em ensaios de desidratação foliar controlada, as espécies exibam respostas fisiológicas distintas, variando desde manutenção prolongada da eficiência quântica máxima do fotossistema II sob conteúdo hídrico decrescente até queda precoce dessa eficiência, refletindo níveis contrastantes de tolerância ao estresse hídrico (Trueba *et al.*, 2019; Mielke *et al.*, 2023). Tais variações tendem a correlacionar-se com a posição sucessional: espécies pioneiras, de folhas delgadas e alta condutância estomática, geralmente respondem com maior sensibilidade à dessecação, enquanto espécies tardias ou de dossel, dotadas de folhas mais robustas e estômatos menores, mantêm a atividade fotoquímica por intervalos mais longos (Hall *et al.*, 2011; Yang *et al.*, 2022; Yu *et al.*, 2023). Espera-se que esses contrastes

fisiológicos se acompanhem de divergências anatômicas. Folhas com cutícula espessa, mesofilo desenvolvido, estômatos de pequeno diâmetro e alta densidade, espessamento de tecido fotossintético, menor área foliar e elevada massa por área devem associar-se a maior resistência à seca, enquanto espécies com cutícula delgada, tecidos fotossintéticos pouco espessos, estômatos maiores e espaçados, folhas delgadas, maior área foliar e baixa massa por área indicam menor aptidão hídrica (Kitajima, 1994; Poorter *et al.*, 2009; Sanches *et al.*, 2009; de la Riva *et al.*, 2016a; de la Riva *et al.*, 2016b). Ao integrar limiares fisiológicos de desidratação com características estruturais, será possível categorizar as espécies em classes funcionais de alta, média ou baixa resiliência hídrica, fornecendo um critério científico objetivo para priorizar espécies vegetais em programas de recomposição florestal da Amazônia mato-grossense sob cenários futuros mudanças climáticas.

## 2. OBJETIVOS

### 2.1 Objetivo geral

Avaliar as espécies utilizadas na recomposição florestal da Amazônia mato-grossense, a partir da relação estrutura–função de seus atributos anatômicos e fisiológicos, a fim de indicar aquelas mais aptas a persistir e desempenhar funções ecossistêmicas sob os cenários climáticos futuros.

### 2.2 Objetivos específicos

- i. Analisar a lista de espécies gerada pela modelagem de adequabilidade climática e selecionar espécies nativas da Amazônia mato-grossense;
- ii. Quantificar atributos morfológicos foliares como área foliar, massa fresca e seca, espessura da lâmina foliar, massa foliar por área, área foliar específica, massa foliar específica;
- iii. Quantificar a estrutura anatômica da lâmina foliar, mensurando a espessura da cutícula e das epidermes adaxial/abaxial, a espessura dos parênquimas paliádico e lacunoso, densidade estomática e dimensão do poro estomático.
- iv. Determinar o conteúdo relativo de água (RWC) e a eficiência quântica máxima do PSII ( $F_v/F_m$ ).

- v. Construir curvas de desidratação foliar controlada, registrando RWC e  $F_v/F_m$  ao longo do tempo para calcular o coeficiente de inclinação e os limiares de  $F_v/F_m$  a 10 %, 20 % e 50 % de RWC.
- vi. Relacionar os limiares fisiológicos de desidratação aos atributos anatômicos e morfológicos por meio de análises multivariadas.
- vii. Classificar as espécies em categorias de tolerância hídrica-térmica com base na integração dos atributos morfofisiológicos e anatômicos.

### 3. MATERIAL E MÉTODOS

#### 3.1 Área de estudo

Todo o material vegetal deste estudo foi coletado de árvores-matrizes cadastradas pela Rede de Sementes do Portal da Amazônia (RSPA), situadas em talhões de sistemas agroflorestais mantidos por produtores parceiros nos municípios de Alta Floresta (9.896312°S 56.166938°W), Carlinda (9°54'36.1"S 55°44'26.9"W), Nova Guarita (10°17'22.1"S 55°17'54.6"W), Nova Canaã do Norte (10°49'33.8"S 55°42'45.4"W) e Novo Mundo (9°36'30.2"S 55°05'06.5"W), no estado de Mato Grosso - Brasil (Fig. 1), garantindo que as amostras representem populações manejadas sob as condições edafoclimáticas e socioeconômicas típicas do Território Portal da Amazônia (Moreira *et al.*, 2021; Rede de Sementes Portal da Amazônia, 2025).

O clima das áreas de coleta apresenta uniformidade em razão da proximidade latitudinal entre os municípios, todos inseridos em uma faixa de relevo e altitude pouco variável no norte de Mato Grosso. Segundo a classificação climática de Köppen, predomina o tipo Aw, caracterizado por temperaturas elevadas ao longo de todo o ano e estação seca bem definida. A temperatura média anual gira em torno de 26 °C, com máximas diárias 32–34 °C e mínimas de 19–22 °C (Weather-Spark, 2025). A umidade relativa anual média situa-se em aproximadamente 75–80 %, embora caia para 40–65 % no pico da estação seca (junho-setembro) e ultrapasse 70 % nos demais meses (Climatestotravel, 2025; Time and Date, 2025). A pluviosidade acompanha esse padrão hídrico, alcançando cerca de 1950 mm anuais, com chuvas concentradas de outubro a abril e períodos de seca severa de junho a setembro, quando a precipitação média mensal cai para apenas 1-5 mm (Climate-Data, 2025; Weather-Atlas, 2025). Do ponto de vista edafológico, predominam Latossolos Vermelho-Amarelos distróficos de textura argilosa, intemperizados, ácidos, bem drenados e de baixa fertilidade natural, desenvolvidos sobre rochas do embasamento Pré-Cambriano; em segmentos de relevo mais dissecado aparecem Argissolos e Neossolos Quartzênicos associados a depósitos arenosos recentes, que exibem maior suscetibilidade à erosão e menor capacidade de retenção hídrica (EMBRAPA, 2018).



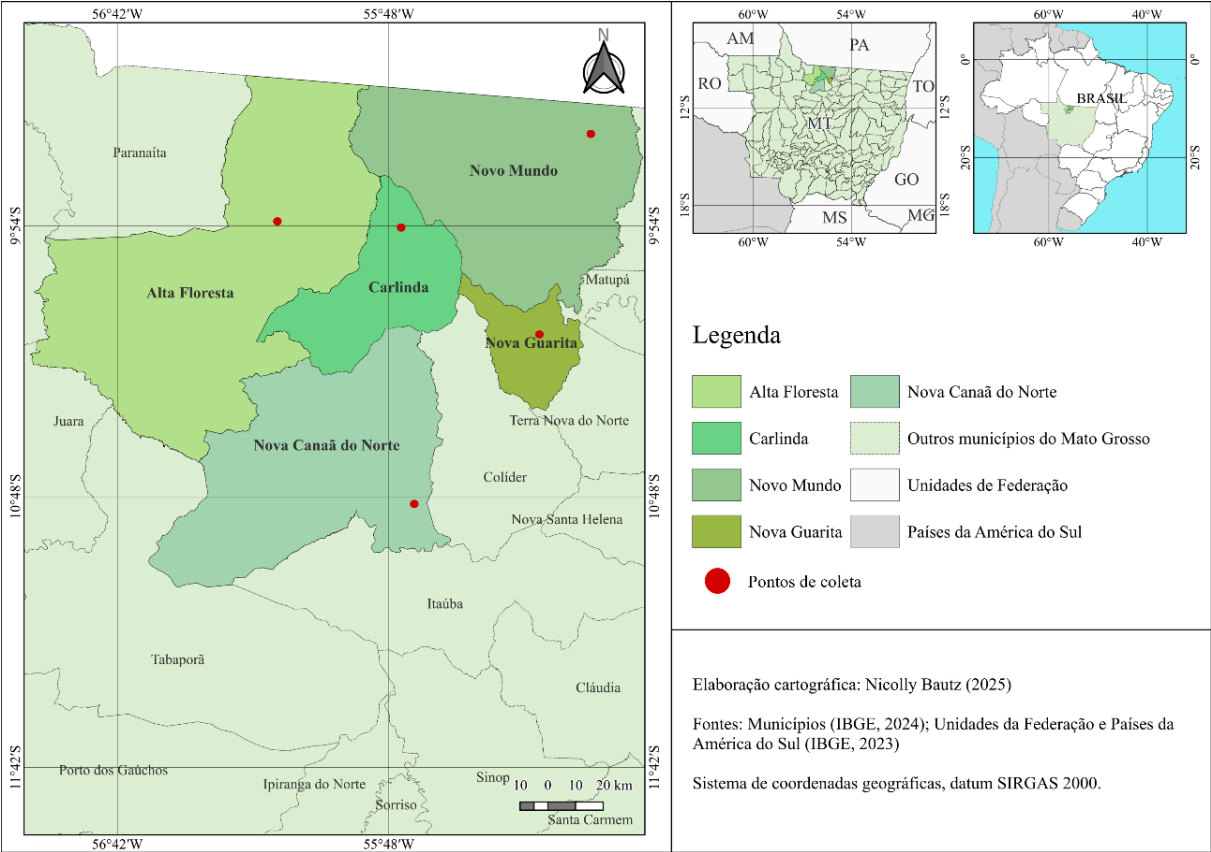


Figura 1. Localização dos pontos de coleta em cinco municípios do norte de Mato Grosso, Brasil.

### 3.2 Seleção das espécies

Para avaliar os atributos estruturais e fisiológicos, foram selecionadas 18 espécies nativas classificadas por Eilsenlohr *et al.* (2023, no prelo) nas categorias “excelente”, “ótima” ou “com potencial” de adequação climática futura para a Amazônia mato-grossense (Tabela 1). Nesse estudo, o autor utilizou registros de ocorrência fornecidos pela Rede de Sementes do Portal da Amazônia (RSPA), calibrando um conjunto multialgorítmico de modelos de nicho (MaxEnt, Random Forest, Bioclim, GLM, GAM, GBM e SVM) com variáveis bioclimáticas de alta resolução; os modelos foram projetados para 2070 sob os cenários SSP 2-4.5 e SSP 5-8.5, resultando em um ranking que indica as espécies mais aptas a persistir em condições de aquecimento e alongamento da estação seca. O presente trabalho adota esse recorte bioclimático como ponto de partida e o complementa por meio de uma triagem funcional baseada em atributos estruturais e fisiológicos foliares diretamente relacionados à tolerância hídrica (Tabela 2).

Para cada espécie foram escolhidas cinco árvores-matrizes registradas na RSPA, totalizando 90 indivíduos distribuídos em sistemas agroflorestais do Território Portal da Amazônia; as árvores mantinham espaçamento mínimo de dez metros entre si, reduzindo a dependência espacial, e apresentavam ramos expostos à radiação plena e sem sinais de herbivoria ou dano mecânico. Cada indivíduo foi georreferenciado com receptor GPS, mensurado quanto ao diâmetro à altura do peito (DAP) e à altura total, e teve exsicata-testemunho depositada no Herbário da Amazônia Meridional (HERBAM).

Para as avaliações morfológicas e fisiológicas, foram coletadas 15 folhas totalmente expandidas por indivíduo: dez destinaram-se às mensurações morfofisiológicas, e cinco foram reservadas para análises anatômicas. Dessa forma, cada amostra integrou informações de campo e de laboratório, garantindo caracterização completa dos atributos de tolerância hídrica.

Tabela 1. Espécies coletadas pela Rede de Sementes Portal da Amazônia (RSPA) que apresentaram modelos com melhor desempenho considerando os cenários de mudanças climáticas de acordo com o Painel Intergovernamental sobre Mudanças Climáticas (CMIP6).

Categorias	Descrição	Espécies
1	Excelentes candidatas à restauração: espécies com áreas de adequabilidade na Amazônia mato-grossense e em outras regiões no futuro pessimista, sem perda em relação ao presente (ou perda menor do que ganho).	<i>Abuta grandifolia</i> <i>Chrysophyllum sparsiflorum</i> <i>Enterolobium schomburgkii</i>
2	Ótimas candidatas à restauração: espécies com áreas de adequabilidade na Amazônia mato-grossense e em outras regiões no futuro otimista, sem perda em relação ao presente (ou perda menor do que ganho).	<i>Bauhinia unguolata</i> <i>Cochlospermum orinocense</i>
3	Espécies com potencial para a restauração na Amazônia mato-grossense: espécies com áreas de adequabilidade na Amazônia mato-grossense, mas com perdas de adequabilidade significativas para o futuro (pessimista e/ou otimista), embora ainda apresentem adequabilidade no futuro pessimista.	<i>Erythrina mulungu</i> <i>Hymenaea courbaril</i> <i>Pseudima frutescens</i> <i>Schizolobium parahyba.amazonicum</i> <i>Solanum crinitum</i> <i>Spondias mombin</i> <i>Sterculia striata</i> <i>Tachigali paniculata</i>
4	Espécies com potencial para a restauração na Amazônia mato-grossense: espécies com áreas de adequabilidade na Amazônia mato-grossense, mas com perdas de adequabilidade significativas para o futuro (pessimista e/ou otimista), embora ainda apresentem adequabilidade no futuro otimista.	<i>Annona exsucca</i> <i>Apeiba tibourbou</i> <i>Mezilaurus itauba</i> <i>Physocalymma scaberrimum</i> <i>Samanea tubulosa</i> <i>Trattinnickia burserifolia</i>

Eisenlohr *et al.*, (2023).

Tabela 2. Dados taxonômicos, atributos ecológicos e local de coleta das 18 espécies nativas amostradas em 2024 nos municípios de Alta Floresta, Carlinda, Nova Canaã do Norte, Nova Guarita e Novo Mundo, no estado de Mato Grosso (Brasil).

<b>Espécies</b>	<b>Nome popular</b>	<b>Família</b>	<b>Classe sucession al</b>	<b>Distribuição geográfica</b>	<b>Domínios fitogeográficos</b>	<b>Município de coleta</b>
<i>Abuta grandifolia</i> (Mart.) Sandwith	Quina-verdadeira	Menispermaceae	Secundária	Norte, Nordeste, Centro-Oeste	Amazônia, Caatinga, Cerrado, Pantanal	Nova Canaã do Norte
<i>Annona exsucca</i> DC.	Araticum	Annonaceae	Tardia	Norte, Nordeste, Centro-Oeste	Amazônia	Nova Canaã do Norte
<i>Apeiba tibourbou</i> Aubl.	Pente de macaco	Malvaceae	Pioneira	Norte, Nordeste, Centro-Oeste, Sudeste	Amazônia, Caatinga, Cerrado, Mata Atlântica, Pantanal	Nova Guarita
<i>Bauhinia unguolata</i> L.	Pata de vaca	Fabaceae	Pioneira	Norte, Nordeste, Centro-Oeste, Sudeste	Amazônia, Cerrado, Mata Atlântica	Nova Guarita
<i>Chrysophyllum sparsiflorum</i> Klotzsch ex Miq.	Caretinha	Sapotaceae	Tardia	Norte, Nordeste, Centro-Oeste	Amazônia, Cerrado, Mata Atlântica	Nova Guarita
<i>Cochlospermum orinocense</i> (Kunth) Steud.	Algodãozinho	Bixaceae	Pioneira	Norte, Nordeste, Centro-Oeste	Amazônia	Nova Guarita
<i>Erythrina mulungu</i> Mart.	Mulungu	Fabaceae	Secundária	Centro-Oeste, Sudeste	Cerrado	Novo Mundo
<i>Hymenaea courbaril</i> L.	Jatobá	Fabaceae	Tardia	Norte, Nordeste, Centro-Oeste, Sudeste, Sul	Amazônia, Caatinga, Cerrado, Mata Atlântica, Pantanal	Alta Floresta

<i>Mezilaurus itauba</i> (Meisn.) Taub. ex Mez.	Itaúba	Lauraceae	Tardia	Norte, Centro-Oeste	Amazônia	Carlinda
<i>Physocalymma scaberrimum</i> Pohl.	Cega machado	Lythraceae	Secundária	Norte, Centro-	Amazônia, Cerrado	Nova Guarita
<i>Pseudima frutescens</i> (Aubl.) Radlk.	Guaraná do mato	Sapindaceae	Pioneira	Norte, Nordeste, Centro-Oeste, Sudeste	Amazônia, Mata Atlântica	Carlinda
<i>Samanea tubulosa</i> (Benth.) Barneby & J.W.Grimes	Bordão de velho	Fabaceae	Secundária	Norte, Nordeste, Centro-Oeste	Amazônia, Cerrado, Pantanal	Carlinda
<i>Schizolobium parahyba</i> var. <i>amazonicum</i> (Huber ex Ducke) Barneby	Pinho cuiabano	Fabaceae	Pioneira	Norte, Centro-Oeste	Amazônia	Nova Guarita
<i>Solanum crinitum</i> Lam.	Lobeira	Solanaceae	Pioneira	Norte, Nordeste, Centro-Oeste, Sudeste	Amazônia, Caatinga, Cerrado, Mata Atlântica	Novo Mundo
<i>Spondias mombin</i> L.	Cajazinho	Anacardiaceae	Secundária	Norte, Nordeste, Centro-Oeste, Sudeste	Amazônia, Cerrado, Mata Atlântica	Nova Guarita
<i>Sterculia striata</i> A.St.-Hil. & Naudin	Xixá liso	Malvaceae	Secundária	Norte, Nordeste, Centro-Oeste, Sudeste	Amazônia, Caatinga, Cerrado, Mata Atlântica	Nova Guarita
<i>Tachigali paniculata</i> Aubl.	Carvoeiro	Fabaceae	Pioneira	Norte, Nordeste, Centro-Oeste, Sudeste	Amazônia	Nova Canaã do Norte
<i>Trattinnickia burserifolia</i> Mart.	Amesclão	Burseraceae	Secundária	Norte, Nordeste, Centro-Oeste	Amazônia	Nova Canaã do Norte

Lorenzi (1992); Durigan *et al.* (2002);

### 3.3 Desidratação letal foliar

Os ensaios de desidratação letal de folhas foram realizados utilizando uma adaptação das metodologias descritas por Mielke *et al.* (2024) e Sousa-Santos *et al.* (2025). As folhas foram colocadas sob a bancada do laboratório e pesadas em intervalos de 0, 3, 9, 24, 28, 32, 48, 52, 58 e 72 horas, com o objetivo de obter a menor massa fresca atual durante a desidratação (LMde) ao longo do tempo. As medições foram realizadas em condições controladas, com temperatura do ar de  $26\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 2\text{ }^{\circ}\text{C}$  e umidade relativa do ar de  $60 \pm 10\%$  durante todo o experimento. No momento de cada pesagem, a emissão de fluorescência da clorofila foi medida simultaneamente. Ao final do experimento, as folhas foram colocadas em estufa com circulação forçada de ar a  $60\text{ }^{\circ}\text{C}$  para obtenção da massa seca foliar (LMd). O conteúdo relativo de água (RWC) foi calculado a partir dos valores de massa fresca saturada (LMs), massa fresca atual antes de cada tempo de desidratação (LMde) e massa seca da folha individual (LMd) para cada momento de medição, utilizando a fórmula:  $\text{RWC} = (\text{LMde} - \text{LMd}) / (\text{LMs} - \text{LMd})$ . As porcentagens de perda do rendimento quântico máximo do fotossistema II durante a desidratação ( $\text{PL}_{[\text{Fv}/\text{Fm}]}$ ) foram calculadas com a fórmula:  $\text{PL}_{[\text{Fv}/\text{Fm}]} = 100 \times [(1 - \text{Fv}/\text{Fm})/0,84]$ ; em que  $\text{Fv}/\text{Fm}$  corresponde ao valor obtido para cada LMde e 0,84 é o rendimento máximo teórico em condições sem estresse, equivalente à massa fresca saturada da folha individual antes da desidratação (LMs). Todos os atributos mensurados estão discriminados na Tabela 3.

### 3.4 Anatomia foliar

Para avaliar os atributos anatômicos, cinco folhas foram coletadas e fragmentos do terço mediano da lâmina foliar foram fixados em solução aquosa contendo glutaraldeído 2,5 %, formaldeído 4 % e tampão Cacodilato de Sódio 0,05 M em pH 7,2 (Karnovsky, 1965 modificado por Da Cunha *et al.*, 2000. Secções à mão livre foram obtidas, montadas em lâminas e examinadas em microscópio óptico de campo claro em objetiva de 20x (Axioplan, ZEISS, Alemanha) acoplado a um sistema de captura de imagens (Cannon Power Shot / AX 70 de 14 megapixels; Olympus, Tóquio, Japão). As imagens geradas foram processadas no software Image-Pro Plus (Media Cybernetics, EUA). Para cada indivíduo, registraram-se dez imagens; em cada imagem, cinco pontos por tecido foram medidos na orientação vertical (do limite externo superior ao inferior) permitindo aferir a espessura real de cada estrutura. Os

tecidos avaliados incluíram: cutícula adaxial, epiderme adaxial, parênquima paliçádico, parênquima lacunoso, epiderme abaxial e cutícula abaxial, todas expressas em micrômetros.

Para a análise epidérmica em vista frontal, fragmentos de aproximadamente 1 cm<sup>2</sup> da lâmina foliar foram clareados segundo o método de Kraus *et al.* (1998) modificado: as amostras permaneceram durante 72 h em estufa a 60 °C, imersas em solução 1:1 de peróxido de hidrogênio a 3 % e ácido acético glacial (Franklin, 1945). Depois do clareamento, as faces adaxial e abaxial foram separadas com pincel fino, coradas com fucsina básica (Roeser, 1962) e montadas em lâminas com glicerina a 50 % (Johansen, 1940). As micrografias foram analisadas no software Image-Pro Plus (Media Cybernetics, EUA), permitindo determinar, em ambas as faces adaxial e abaxial, a densidade estomática, o comprimento do poro estomático e a área estomática. Os atributos mensurados estão discriminados na Tabela 3.

Tabela 3. Definição, unidade de medida e função ecossistêmica dos atributos morfofisiológicos avaliados nas 18 espécies nativas da Amazônia mato-grossense.

<sup>1</sup> Moles *et al.*, 2009; <sup>2</sup> Chave *et al.*, 2014; <sup>3</sup> Barrs e Weatherley, 1962; <sup>4</sup> Maxwell e Johnson, 2000; <sup>5</sup> Coley *et al.*, 1985; <sup>6</sup> Wilson *et al.*, 1999; <sup>7</sup> Niinemets, 2001; <sup>8</sup> Hetherington e Woodward, 2003; <sup>9</sup> Franks e Beerling, 2009; <sup>10</sup> Shepherd e Griffiths, 2006; <sup>11</sup> Karabourniotis *et al.*, 2020; <sup>12</sup> Oguchi *et al.*, 2003; <sup>13</sup> Laan e Blom, 1990.

Atributos	Descrição	Unidade	Significado funcional
Conteúdo relativo de água	Diferença entre a massa fresca e a massa seca, dividida pela diferença entre a massa total após saturação e a massa seca, multiplicado por 100.	(%)	Indicador do estado hídrico <sup>3</sup>
Eficiência quântica máxima do fotossistema II ( $F_v/F_m$ )	Diferença entre a fluorescência máxima ( $F_m$ ) e a fluorescência mínima ( $F_0$ ), dividida pela fluorescência máxima ( $F_m$ ).	Adimensional	Indicador de estresse fisiológico <sup>4</sup>
Massa foliar por área	Razão entre a massa seca foliar (g) e sua área foliar (cm <sup>2</sup> ).	(cm <sup>2</sup> ·g <sup>-1</sup> )	Capacidade para captura e alocação de recursos <sup>5, 6</sup>
Espessura da folha	Distância entre as faces adaxial e abaxial da lâmina foliar.	(mm)	Resistência à perda de água <sup>7</sup>
Abertura estomática	Comprimento do poro estomático quando aberto.	(μm)	Eficiência no uso da água e resposta a déficit hídrico ou luminosidade intensa <sup>8</sup>
Área estomática	Área total ocupada pelo estômato, incluindo o poro e as estomáticas.	(μm <sup>2</sup> )	Capacidade de difusão de gases <sup>9</sup>
Densidade estomática	Número de estômatos por unidade de área foliar.	(nº·mm <sup>-2</sup> )	Capacidade de troca gasosa <sup>8,9</sup>
Espessura da cutícula	Espessura da camada cuticular que recobre a epiderme.	(μm)	Proteção contra a perda de água por evaporação; resistência à entrada de patógenos e à tolerância a radiação solar intensa <sup>10</sup>
Espessura da epiderme	Espessura total da epiderme foliar, considerando as células das faces adaxial e abaxial.	(μm)	Proteção mecânica e fisiológica <sup>11</sup>
Espessura do parênquima paliçádico	Espessura do parênquima paliçádico presente no mesófilo foliar.	(μm)	Capacidade de captação de luz e realização fotossíntese <sup>12</sup>
Espessura do parênquima lacunoso	Espessura do parênquima lacunoso no mesófilo composta por células arredondadas ou irregulares.	(μm)	Difusão interna de gases; regulação da transpiração e da fotossíntese <sup>13</sup>



### 3.5 Análise de dados

Uma lista completa das variáveis analisadas neste estudo é apresentada na Tabela 4. O RWC correspondente a uma perda de 10 % e 50 % do rendimento quântico máximo do fotossistema II ( $RWC_{PL[Fv/Fm]10}$  e  $RWC_{PL[Fv/Fm]50}$ , respectivamente) para cada espécie foi determinado pelo ajuste da relação entre  $PL_{[Fv/Fm]}$  e a redução do RWC, utilizando o melhor ajuste entre três funções de formas diferentes: linear,  $y = a + b \cdot x$ ; exponencial,  $y = a \cdot e^{(-b \cdot x)}$ ; and sigmoidal,  $y = a / \{1 + e^{[-(x - X_0)/b]}\}$ . Considerando 18 espécies, cinco plantas por espécie (dez folhas por planta) e três formas diferentes de função, este procedimento foi repetido 2.700 vezes (900 repetições ajustadas por função). As repetições (folhas) que apresentaram  $R^2 < 0.6$  e cujos valores iniciais de  $F_v/F_m$  (tempo 0 e RWC 100 %) foram inferiores a 0,75 (equivalente a 10 % de perda de  $F_v/F_m$ ) foram descartadas. Em seguida, a média das folhas por planta foi considerada como uma repetição. No total, 676 réplicas de 900 curvas possíveis foram utilizadas nas análises estatísticas. Os mesmos modelos foram empregados para calcular o tempo de desidratação (horas) necessário para atingir o RWC correspondente a  $PL_{[Fv/Fm]10}$  and  $PL_{[Fv/Fm]50}$  ( $Time\_RWC_{PL[Fv/Fm]10}$  and  $Time\_RWC_{PL[Fv/Fm]50}$ , respectivamente), utilizando a função com melhor ajuste para a resposta média do RWC ao longo do tempo de desidratação (horas) para cada espécie. Todas as funções foram comparadas por máxima verossimilhança, sendo selecionado o melhor ajuste de acordo com o menor critério de informação de Akaike corrigido para tamanho amostral pequeno (AICc; Berk, 2018).

As variáveis  $RWC_{PL[Fv/Fm]10}$ ,  $RWC_{PL[Fv/Fm]50}$ ,  $Time\_RWC_{PL[Fv/Fm]10}$ ,  $Time\_RWC_{PL[Fv/Fm]50}$  e os atributos foliares foram avaliados por análise de variância unifatorial (ANOVA de Fisher), verificando previamente os pressupostos estatísticos (normalidade dos resíduos pelo teste de Shapiro-Wilk, Shapiro e Wilk, 1965; e homogeneidade de variâncias pelo teste de Bartlett, Bartlett, 1937). A detecção de diferenças entre médias foi realizada pelo teste de Scott-Knott ( $P < 0,05$ ; BHERING *et al.*, 2008). Os coeficientes de correlação de Spearman das correlações bivariadas entre os atributos foliares e o RWC e tempo de desidratação para  $PL_{[Fv/Fm]}$  a 10% e 50 % foram calculados. Para explorar os padrões de correlação entre todas as variáveis considerando todas as espécies, foi gerado um mapa de calor hierarquicamente agrupado. A matriz de dados foi padronizada utilizando logaritmo em base  $\log_{10}$  e, em seguida, escores-z, para garantir comparabilidade entre atributos com diferentes unidades (Gu *et al.*, 2016). O agrupamento hierárquico foi realizado pelo método de

Ward (Ward, 1963), utilizando a distância Euclidiana como métrica de dissimilaridade entre os atributos. Correlações de Pearson entre todos os pares de variáveis em todas as espécies também foram calculadas. Por fim, a Análise de Componentes Principais (PCA) foi aplicada para reduzir a dimensionalidade do conjunto de dados composto, retendo o máximo de variância possível. Os resultados foram visualizados por meio de um biplot dos dois primeiros componentes principais (PC1 e PC2). As análises foram conduzidas utilizando o pacote “factoextra” no R (Kassambara e Mundt, 2016). O pacote “pheatmap” foi empregado para a geração dos mapas de calor (Kolde, 2019). Todas as análises estatísticas e visualizações foram realizadas no ambiente R (versão 4.4.1; R Core Team, 2024).

Tabela 4. Símbolos e definições de todas as variáveis mensuradas

Parâmetro	Abreviação (unidade)
<b>Fluorescência da clorofila</b>	
$F_v/F_m$	Eficiência quântica máxima do fotossistema II
$PL_{[F_v/F_m]}$	Porcentagem de perda do $F_v/F_m$
$PL_{[F_v/F_m]10}$	$PL_{[F_v/F_m]}$ at 10 %
$PL_{[F_v/F_m]50}$	$PL_{[F_v/F_m]}$ at 50 %
<b>Resposta da porcentagem de perda do <math>F_v/F_m</math> em função da redução do conteúdo relativo de água (RWC)</b>	
RWC no qual o $F_v/F_m$ apresenta 10 % de perda	$RWC_{PL_{[F_v/F_m]10}}$ (%)
RWC no qual o $F_v/F_m$ apresenta 50 % de perda	$RWC_{PL_{[F_v/F_m]50}}$ (%)
<b>Resposta do conteúdo relativo de água (RWC) ao longo do aumento da desidratação no decorrer do tempo</b>	
Tempo no qual o $F_v/F_m$ diminui 10 % em decorrência da redução do RWC	$Time\_RWC_{PL_{[F_v/F_m]10}}$ (horas)
Tempo no qual o $F_v/F_m$ diminui 50 % em decorrência da redução do RWC	$Time\_RWC_{PL_{[F_v/F_m]50}}$ (horas)
<b>Morfologia foliar</b>	
Massa foliar por área	LMA ( $g\ m^{-2}$ )
Espessura foliar	LT (mm)
<b>Proporção dos tecidos foliares</b>	
Proporção da cutícula adaxial	AdCT (%)
Proporção de epiderme adaxial	AdET (%)
Proporção do Parênquima paliçádico	PPT (%)
Proporção do Parênquima lacunoso	SPT (%)
Proporção de epiderme abaxial	AbET (%)
Proporção da cutícula abaxial	AbCT (%)
<b>Estomático</b>	
Densidade estomática adaxial	AdSD ( $n^\circ\ \mu m^{-2}$ )
Densidade estomática abaxial	AbSD ( $n^\circ\ \mu m^{-2}$ )
Abertura estomática adaxial	AdSO ( $\mu m$ )
Abertura estomática abaxial	AbSO ( $\mu m$ )
Área estomática adaxial	AdSA ( $\mu m^2$ )
Área estomática abaxial	AbSA ( $\mu m^2$ )

### 3.6 Categorização funcional das espécies

Para categorizar as 18 espécies em termos de adequação a distintos regimes hídricos, quantificaram-se seis atributos por espécie: (i) o conteúdo relativo de água foliar no ponto em que ocorre 50 % de queda no rendimento quântico máximo do fotossistema II, limiar fotoquímico crítico; (ii) o tempo necessário para atingir esse mesmo limiar durante a secagem controlada, indicador da capacidade de tamponamento hidráulico; (iii) as frações de parênquima paliçádico e (iv) de parênquima lacunoso no mesofilo, proxies da arquitetura estrutural e difusiva; (v) a massa foliar por área, que expressa o custo de construção do tecido; e (vi) a espessura total da lâmina. Todos os valores foram convertidos em escores-z e submetidos, no R 4.4.0, a agrupamento hierárquico pelo método Ward.D<sup>2</sup> e a uma análise de componentes principais. Essas abordagens convergiram para três grupos coerentes. Em seguida, estabeleceram-se limites operacionais baseados nos quartis dos dois indicadores fisiológicos mais influentes (conteúdo hídrico crítico e tempo até o colapso fotoquímico) e refinaram-se as fronteiras usando os traços estruturais: espécies com conteúdo hídrico crítico até o primeiro quartil ( $\leq 20\%$ ), tempo até o colapso acima do terceiro quartil ( $\geq 24$  h), fração de parênquima lacunoso  $\geq 45\%$  e LMA  $\leq 70\text{ g m}^{-2}$  foram classificadas como de alta resiliência hídrica; espécies que não atenderam simultaneamente a todos esses requisitos, mas permaneceram entre os quartis internos em pelo menos um dos dois indicadores fisiológicos, foram enquadradas como de tolerância intermediária, desde que apresentassem frações de mesofilo e valores de LMA dentro do intervalo de 30–45 % e 90–160  $\text{g m}^{-2}$ , respectivamente; por fim, espécies cujo conteúdo hídrico crítico alcançou ou excedeu o terceiro quartil ( $\geq 41\%$ ), ou cujo tempo até o colapso foi igual ou inferior ao primeiro quartil ( $\leq 7$  h), combinados a parênquima paliçádico  $\geq 55\%$  e LMA  $\geq 180\text{ g m}^{-2}$ , foram consideradas altamente sensíveis à seca. A concordância de 94 % entre essa regra e as posições das espécies no plano dos dois primeiros componentes principais atestou a robustez da classificação para todas as dezoito espécies analisadas.

## 4. RESULTADOS

### 4.1 Dinâmica da desidratação progressiva e sua relação com o dano fotoquímico

As 18 espécies analisadas apresentaram o aumento característico, de padrão sigmoidal ou exponencial, na porcentagem de perda do rendimento quântico máximo do fotossistema II ( $PL_{Fv}/F_m$ ) à medida que o conteúdo relativo de água (RWC) diminuía (Fig. 2). As regressões não-lineares forneceram uma descrição robusta da resposta de cada espécie ( $R^2 = 0.85 — 0.98$ ,  $P < 0.001$ ), indicando que a modelagem capturou de forma adequada a variância associada ao comprometimento fotoquímico ao longo do gradiente de desidratação. Diferenças substanciais entre espécies emergiram quanto ao status hídrico no qual a eficiência do PSII começou a se deteriorar. O RWC associado à perda de 10 % do  $F_v/F_m$  ( $RWC_{PL_{Fv}/F_m10}$ ) variou mais de duas vezes, indo de 92 % em *P. scaberrimum* a 38 % em *S. crinitum*. A variação foi ainda mais expressiva para o limiar de 50 % de perda ( $RWC_{PL_{Fv}/F_m50}$ ), cujo o valor variou quase seis vezes entre as espécies, passando de 52 % em *P. scaberrimum* para apenas 10 % em *S. crinitum*.

Na resposta média do RWC ao longo do tempo crescente de desidratação (Fig. 3), em todas as 18 espécies, a secagem sobre a bancada provocou um declínio suave e exponencial negativo no RWC médio, que foi descrito com precisão pelos modelos ajustados ( $R^2 = 0.85 — 0.98$ ,  $P < 0.001$ ,  $P < 0.001$  para todos os táxons). As barras de erro estreitas indicam que as trajetórias de desidratação foram altamente repetíveis entre folhas replicadas. Foram evidenciadas diferenças interespecíficas no tempo necessário para a desidratação. As espécies no topo do gradiente, *P. scaberrimum*, *S. tubulosa* e *H. courbaril*, perderam água de maneira extremamente rápida. Estas folhas cruzaram o limiar de 10 % de dano fotoquímico ( $Time\_RWC_{PL_{Fv}/F_m10}$ ) quase imediatamente após o início da desidratação, alcançando o limiar de 50 % ( $Time\_RWC_{PL_{Fv}/F_m50}$ ) nas primeiras horas do ensaio. Um segundo grupo, intermediário (*S. parahyba* a *T. burserifolia*), requereu várias horas adicionais para atingir os mesmos níveis de comprometimento do PSII, refletindo um efluxo hídrico mais gradual. No extremo oposto, as espécies da faixa inferior, *S. mombin*, *A. grandifolia* e *C. orinocense*, apresentaram as cinéticas de desidratação mais lentas. Suas folhas mantiveram elevados teores de água muito além da janela temporal na qual os táxons sensíveis já haviam sofrido perdas fotoquímicas severas, postergando o

Time\_RWC<sub>PLFv/Fm10</sub> em uma ordem de grandeza e adiando o Time\_RWC<sub>PLFv/Fm50</sub> até os estágios finais do ensaio de secagem.

A Figura 4 sintetiza os limiares de status hídrico extraídos das curvas de resposta individuais (Fig. 2–3). Na Fig. 4A, o RWC<sub>PLFv/Fm10</sub> variou quase cinco vezes entre os 18 táxons, diminuindo de aproximadamente 95 % em *P. scaberrimum* para <20 % em *S. crinitum*. Uma distribuição similar, mas ainda mais ampla, foi observada para o RWC<sub>PLFv/Fm50</sub>, que caiu de aproximadamente 80 % para aproximadamente 10 % ao longo do mesmo gradiente de espécies. O teste de Scott-Knott agrupou os táxons em cinco grupos estatisticamente distintos para cada limiar (letras de a a e), confirmando uma ordenação hierárquica clara quanto à tolerância à desidratação: pioneiras altamente sensíveis (*P. scaberrimum*, *S. parahyba*, *T. burserifolia*), um agrupamento intermediário centrado em *H. courbaril* e *B. unguolata*, e um conjunto de espécies extremamente tolerantes lideradas por *S. crinitum* e *A. tibourbou*.

Na Fig. 4B, a comparação é estendida ao tempo necessário para a perda de água. O tempo para atingir o Time\_RWC<sub>PLFv/Fm10</sub> variou de <1 h nas espécies mais vulneráveis até ≈10 h nas mais resistentes, enquanto o Time\_RWC<sub>PLFv/Fm50</sub> abrangeu duas ordens de magnitude, de ≈2 h (*P. scaberrimum*) a >30 h (*C. orinocense*). Novamente, o procedimento de Scott-Knott identificou três a quatro subconjuntos estatisticamente homogêneos, refletindo o mesmo gradiente de tolerância baseado nos limiares de RWC. Notavelmente, espécies que retardaram o comprometimento fotoquímico para menores valores de RWC também o postergaram no tempo, evidenciando uma forte relação entre capacidade de tamponamento hidráulico e resiliência fotoquímica.

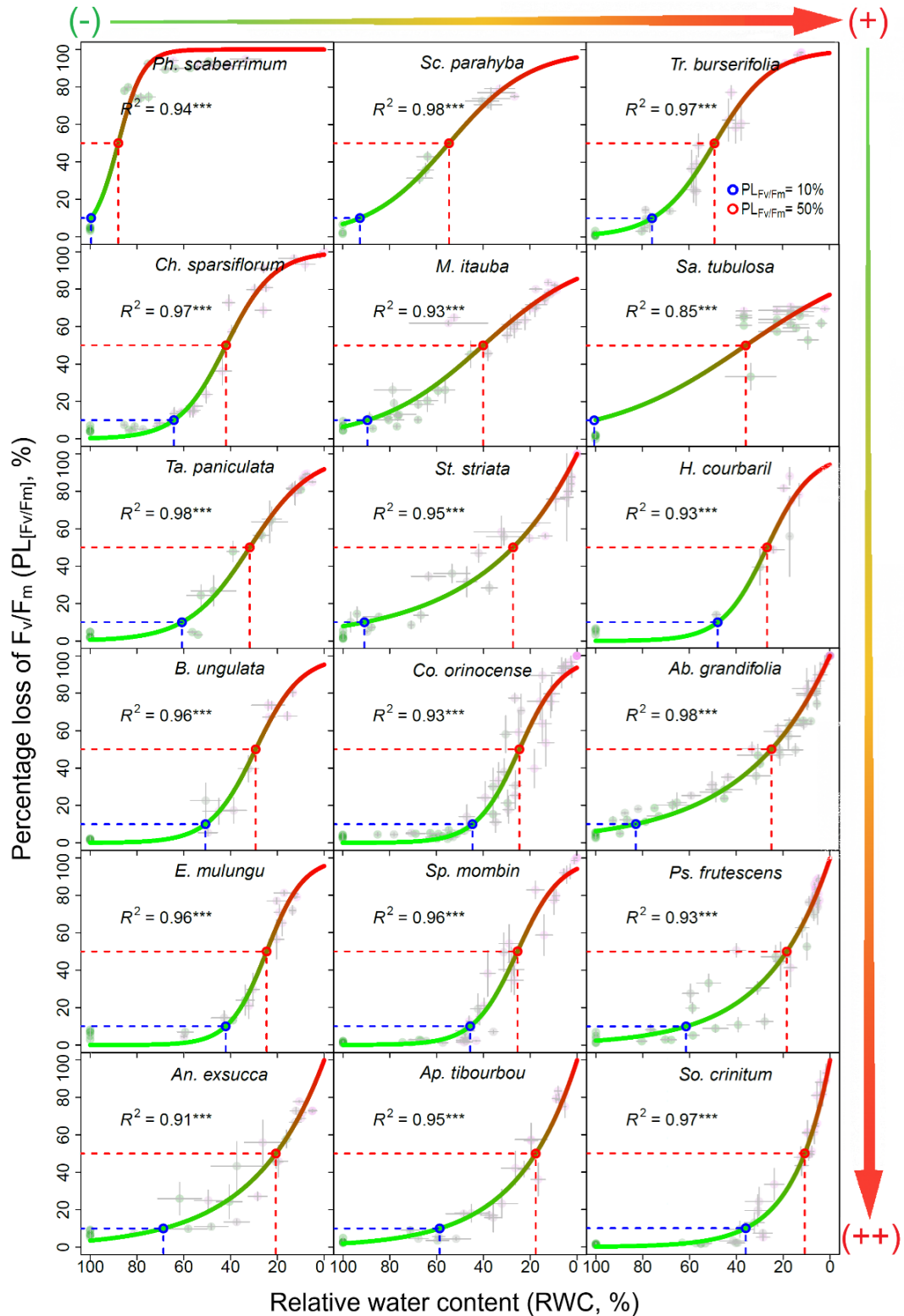


Figura 2. Resposta da porcentagem de perda do rendimento quântico máximo do fotossistema II ( $PL_{[F_v/F_m]}$ ) em função da redução do conteúdo relativo de água (RWC) para 18 espécies indicadas para a restauração florestal na amazonia matogrossense. A ordem das espécies é indicada pelas setas, da menos à mais tolerante à desidratação. O gradiente de cor do verde ao vermelho mostra o nível de  $PL_{[F_v/F_m]}$ , e refere-se às folhas mensuradas. As linhas de regressão sólidas representam os modelos de melhor ajuste. As linhas tracejadas em cada gráfico indicam o RWC associado a 10 % (azul) e 50 % (vermelho) de perda do  $F_v/F_m$ . As barras horizontais e verticais acima dos pontos de dispersão mostram o erro padrão em torno da média.  $R^2$ : coeficiente de determinação, \*\*\*:  $P < 0,001$ . S.E.: erro padrão.

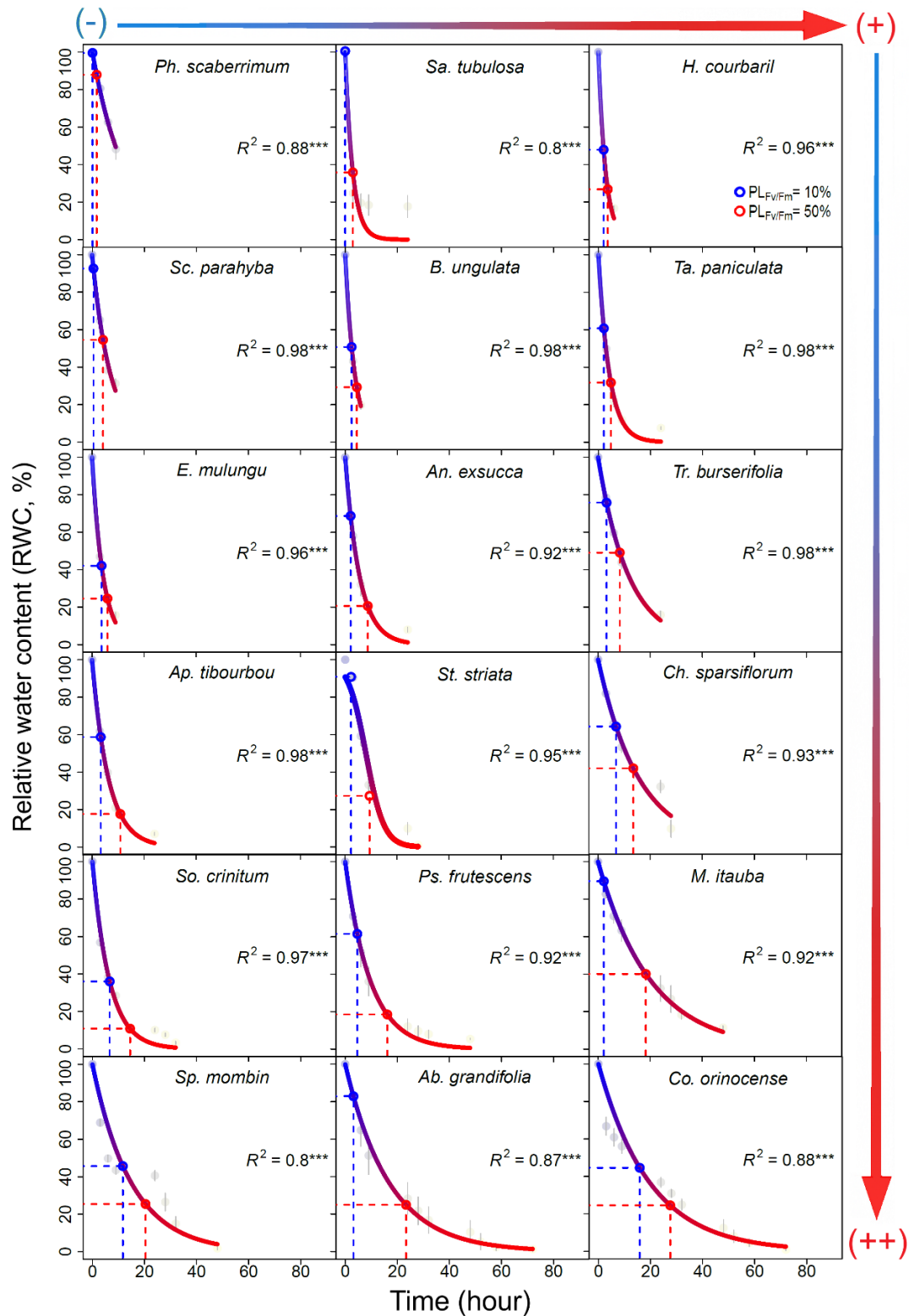


Figura 3. Resposta do conteúdo relativo de água médio (RWC) ao longo do aumento da desidratação no decorrer do tempo (horas) para 18 espécies indicadas para a restauração florestal na amazonia matogrossense. A ordem das espécies é indicada pelas setas, da menos à mais tolerante à desidratação. O gradiente de cor do azul ao vermelho mostra o nível médio de RWC, referindo-se às folhas mensuradas. As linhas de regressão sólidas representam os modelos de melhor ajuste. As linhas tracejadas em cada gráfico indicam o RWC e o tempo associados a 10 % (azul) e 50 % (vermelho) de perda percentual do rendimento quântico máximo do fotossistema II ( $PL_{[Fv/Fm]}$ ). As barras verticais acima dos pontos de dispersão mostram o erro padrão em torno da média.  $R^2$ : coeficiente de determinação, \*\*\*:  $P < 0,001$

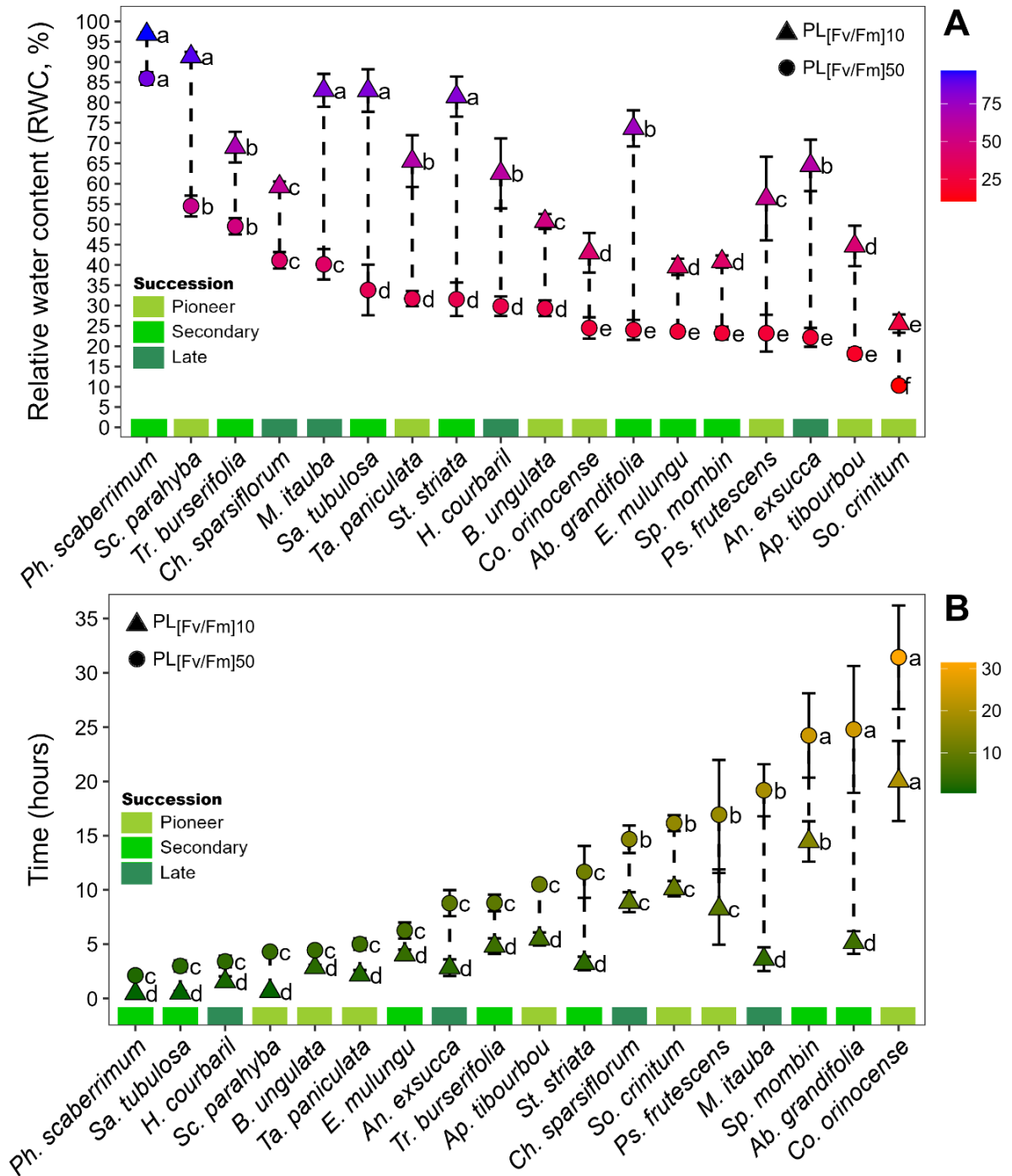


Figura 4. Comparações do conteúdo relativo de água médio (RWC; A) e do tempo de desidratação (B) entre 18 espécies indicadas para a restauração florestal na amazonia matogrossense., em relação à porcentagem de perda do rendimento quântico máximo do fotossistema II em 10 % e 50 % ( $PL_{[Fv/Fm]}$ ). Letras diferentes indicam diferenças estatisticamente significativas entre as espécies para cada nível de  $PL_{[Fv/Fm]}$  (10 % ou 50 %), de acordo com o teste de Scott-Knott ( $P > 0,05$ ). As barras verticais acima dos pontos de dispersão mostram o erro padrão em torno da média.



#### 4.2 Contrastes interespecíficos na morfoanatomia foliar

O mesofilo das folhas das 18 espécies arbóreas analisadas foi predominante composto por parênquima fotossintetizante, embora o balanço entre o parênquima paliçádico (PPT) e o parênquima lacunoso (SPT) tenha variado significativamente entre os táxons (Fig. 5). Em *E. Mulungu* (74 %  $\pm$  1 %), *T. burserifolia* (67 %  $\pm$  2 %) e *P. scaberrimum* (56 %  $\pm$  1 %), o parênquima paliçádico representou mais de dois terços da lâmina foliar, posicionando essas espécies na classe mais alta do teste de Scott-Knott (classe “a”). No outro extremo, *P. frutescens* e *C. orinocense* apresentaram  $\leq$ 27 % de parênquima paliçádico (classes “m–n”), enquanto os táxons restantes se distribuíram em dois grupos intermediários: um com proporções de 40–52 % (classes “d–h”) e outro com 29–36 % (classes “i–l”) de tecido paliçádico.

De maneira inversa, o parênquima lacunoso aumentou conforme o paliçádico declinou, variando de apenas 14 % nas espécies com maior quantidade de paliçádico até quase 60 % em *P. frutescens* (classe “a”) e  $>$ 45 % em *C. sparsiflorum* e *T. paniculata* (classes “b–c”). Esse padrão recíproco produziu um gradiente anatômico pronunciado, no qual algumas espécies investiram fortemente em parênquima paliçádico alongado verticalmente, enquanto outras privilegiaram a camada esponjosa, mais volumosa e rica em espaços intercelulares.

A epiderme e a cutícula em faces adaxial e abaxial formaram uma fração relativamente pequena, mas ainda variável, da lâmina foliar. A epiderme adaxial (AdET) variou de 19 % em *P. scaberrimum* a 3 % em *S. crinitum*, separando os táxons em sete grupos estatisticamente distintos (classes “a–h”). Na maioria das espécies, a epiderme abaxial (AbET) contribuiu com  $\leq$ 10 %, mas *M. itauba* e *A. tibourbou* atingiram 11 % e 7 %, respectivamente (classes “h–i”). Ambas faces das cutículas (AdCT e AbCT) foram extremamente finas, raramente excedendo 2 % do perfil transversal e exibindo apenas diferenças interespecíficas discretas (classes “f–i”).

De forma geral, a Fig. 5 evidencia três variações anatômicas distintas: (i) folhas com maior quantidade de tecido paliçádico, com mínimo parênquima lacunoso (*E. mulungu*, *T. burserifolia*, *P. scaberrimum*); (ii) folhas anatomicamente balanceadas, nas quais as camadas de paliçádico e lacunoso têm proporções aproximadamente equivalentes (grupo central de espécies); (iii) folhas com predominância de parênquima lacunoso, com baixo investimento em paliçádico (*P. frutescens*, *C. orinocense*).

A massa foliar por área (LMA) diferiu em cinco vezes entre as 18 espécies (Fig. 5B;  $F = 22.9$ ,  $P < 0.001$ ,  $R^2 = 0.84$ ). Espécies pioneiras ricas em parênquima paliçádico, como *P. scaberrimum*, *A. exsucca* e *S. parahyba*, apresentaram as lâminas foliares mais pesadas (210–245 g m<sup>-2</sup>; classe Scott-Knott “a”), enquanto espécies tardias com maior quantidade de parênquima lacunoso (*B. unguolata*, *S. crinitum*, *S. striata*) registraram  $\leq 60$  g m<sup>-2</sup> (classes “d”). Valores intermediários ( $\approx 120$ –180 g m<sup>-2</sup>) caracterizaram o grupo típico de floresta secundária (classes “b–c”).

Gradiente similar, porém, ainda mais acentuado, foi observado para a espessura foliar (LT; Fig. 5C;  $F = 828.2$ ,  $P < 0.001$ ,  $R^2 = 0.99$ ). As lâminas foliares mais espessas (aproximadamente 0,25 mm; classe “a”) pertenceram às mesmas pioneiras com intenso investimento em paliçádico, enquanto as mais delgadas (aproximadamente 0,05 mm; classe “k”) foram restritas a *B. unguolata*.

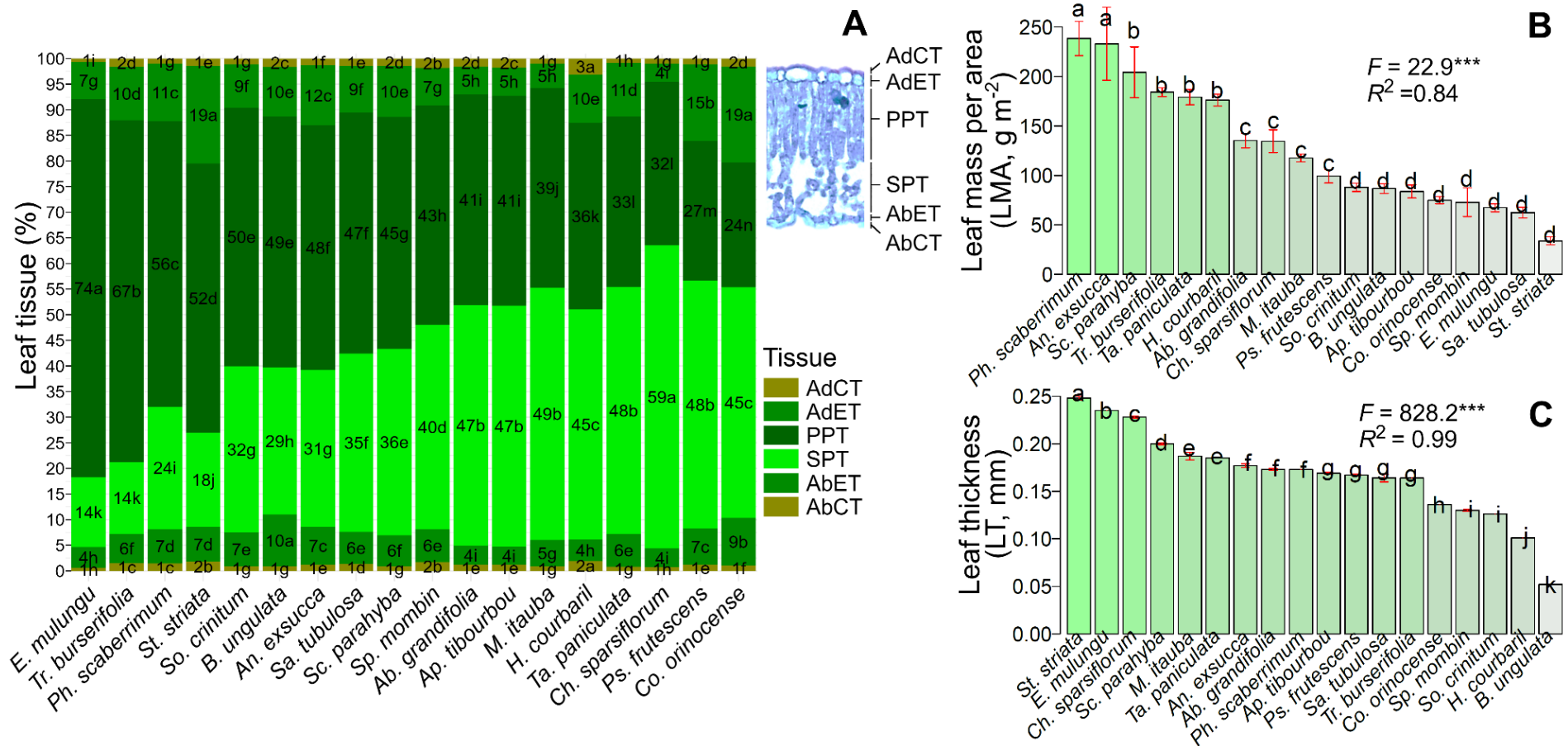


Figura 5. Comparações da proporção média dos tecidos foliares (A), da massa foliar por área (B) e da espessura foliar (C) entre 18 espécies indicadas para a restauração florestal na amazonia matogrossense.. Letras diferentes indicam diferenças estatisticamente significativas entre as espécies para cada tipo de tecido, de acordo com o teste de Scott-Knott ( $P > 0,05$ ).

#### 4.3 Coordenação de atributos e marcas sucessionais reveladas pela análise multivariada

O mapa de calor hierárquico (Fig. 6A) evidenciou dois padrões complementares: (i) uma segregação clara das espécies que reflete seu status sucessional e (ii) agrupamentos estreitos de atributos funcionalmente relacionados. Árvores pioneiras (barra verde-clara) foram agrupadas à direita e caracterizaram-se por baixo investimento em parênquima paliçádico (PPT), baixos limiares críticos de RWC ( $RWC_{PLFv/Fm10}$  e  $RWC_{PLFv/Fm50}$ ) e longos tempos de desidratação. Espécies de sucessão secundária e tardia (barras verde-média e verde-escura) ocuparam o extremo oposto, apresentando elevado conteúdo de PPT, baixo proporção de parênquima lacunoso (SPT), tempos reduzidos de desidratação e limiares de RWC significativamente mais elevados. No eixo dos atributos, os parâmetros anatômicos agregaram-se em três blocos coerentes: dimensões estomáticas (abertura estomática abaxial, AbSO, e área estomática abaxial, AbSA), camadas epidérmicas e cuticulares (AdET, AbET, AdCT e AbCT), enquanto os quatro índices fisiológicos, juntamente com as frações do mesófilo, formaram um agrupamento bem definido ( $SPT$ ,  $Time\_RWC_{PLFv/Fm10}$  e  $Time\_RWC_{PLFv/Fm50}$ , e  $PPT$ ,  $RWC_{PLFv/Fm10}$  e  $RWC_{PLFv/Fm50}$ ).

A matriz de correlação de Pearson (Fig. 6B) quantifica essas associações. As relações bivariadas mais fortes incluíram: (i) um acoplamento negativo quase perfeito entre as camadas do mesófilo ( $PPT \times SPT$ ,  $r = -0.90$ ,  $P < 0.001$ ), um vínculo positivo estreito entre abertura e tamanho estomático abaxial ( $AbSO \times AbSA$ ,  $r = 0,65$ ,  $P < 0,001$ ), contrabalançado pela correlação inversa com a densidade estomática ( $AbSD$ ,  $r \approx -0,60$ ,  $P < 0,001$ ), uma correlação positiva robusta entre os dois limiares de desidratação ( $RWC_{PLFv/Fm10} \times RWC_{PLFv/Fm50}$ ,  $r = 0.71$ ,  $P < 0.001$ ) e entre seus análogos temporais ( $Time\_RWC_{PLFv/Fm10} \times Time\_RWC_{PLFv/Fm50}$ ,  $r = 0.79$ ,  $P < 0.001$ ).

Atributos fisiológicos e estruturais também estavam interconectados. Espécies com folhas mais espessas e densas (LT e LMA elevados) tenderam a perder eficiência do PSII em conteúdos hídricos mais altos ( $RWC_{PLFv/Fm50}$ ,  $r = 0.36-0.48$ ,  $P < 0.001$ ) e de forma mais rápida (correlação negativa entre  $LMA \times Time\_RWC_{PLFv/Fm50}$ ,  $r = -0.31$ ,  $P < 0.001$ ). Por outro lado, maior proporção de tecido lacunoso associou-se à tempos prolongados de desidratação ( $SPT \times Time\_RWC_{PLFv/Fm50}$ ,  $r = 0.32$ ,  $P < 0.001$ ; and  $PPT \times Time\_RWC_{PLFv/Fm50}$ ,  $r = -0.38$ ,  $P < 0.001$ ) e menores valores críticos de RWC ( $SPT \times RWC_{PLFv/Fm50}$ ,  $r = -0.19$ ,  $P < 0.001$ ; and  $PPT \times RWC_{PLFv/Fm50}$ ,  $r = 20$ ,  $P < 0.001$ ), ressaltando seu papel no tamponamento contra a seca.

A PCA condensou a covariância entre os cinco principais atributos em dois eixos interpretáveis que, juntos, explicaram 74,8 % da variação total (Fig. 7). O PC1 capturou um gradiente de construção foliar versus tolerância à desidratação, com cargas dominadas pelas frações do mesófilo (paliçádico e lacunoso; contribuições de 30 % e 28 %, respectivamente) e por um indicador fisiológico de tolerância, o  $\text{Time\_RWC}_{\text{PLFv/Fm50}}$ . Consequentemente, espécies com lâminas foliares densas e ricas em paliçádico (alto LMA) e baixa tolerância à desidratação (alto  $\text{RWC}_{\text{PLFv/Fm50}}$ ; *P. scaberrimum* e *S. parahyba*) projetaram-se no lado direito do gráfico (símbolos azuis, gradação azul), ao passo que aquelas com alta proporção de tecido lacunoso e longos tempos de desidratação ( $\text{Time\_RWC}_{\text{PLFv/Fm50}}$ ; *S. crinitum* e *S. mombin*) posicionaram-se à esquerda (símbolos vermelhos, gradação vermelha).

O PC2 separou as espécies principalmente ao longo do eixo de massa foliar por área (LMA), cuja contribuição foi de 37 % para este componente, seguido por  $\text{RWC}_{\text{PLFv/Fm50}}$  (25 %) e pelas frações do mesófilo (aproximadamente 17 %). Espécies com folhas mais espessas e pesadas (*P. scaberrimum*, *S. parahyba*) posicionaram-se no alto de PC2, enquanto táxons de lâmina leve (*E. mulungu*, *S. striata*) ficaram na parte inferior. Os autovetores ilustram esses agrupamentos ortogonais de atributos: as setas de PPT e SPT apontam em direções opostas, confirmando seu antagonismo funcional; os limiares de RWC e tempo formam um par quase colinear, em oposição ao PPT, indicando que o investimento anatômico em tecido paliçádico é contrabalançado pela tolerância fisiológica à desidratação.

As elipses (intervalo de confiança de 95 %) revelam agrupamentos compactos e majoritariamente não sobrepostos entre os táxons, evidenciando a robustez estatística dos nichos multivariados específicos de cada espécie. Destaca-se que as espécies pioneiras ocupam preferencialmente o quadrante superior direito do gráfico (alto conteúdo de paliçádico, elevado LMA, baixa tolerância à desidratação), enquanto as espécies de sucessão tardia se concentram no quadrante inferior esquerdo (predomínio de tecido lacunoso, maior duração de desidratação, e limiares críticos de RWC mais baixos). De forma geral, a PCA confirma que anatomia foliar, massa por área e limiares de desidratação co-variam em um espectro coerente alinhado à padrões de resposta sucessionais, reforçando os agrupamentos evidenciados nas correlações bivariadas (Fig. 7).

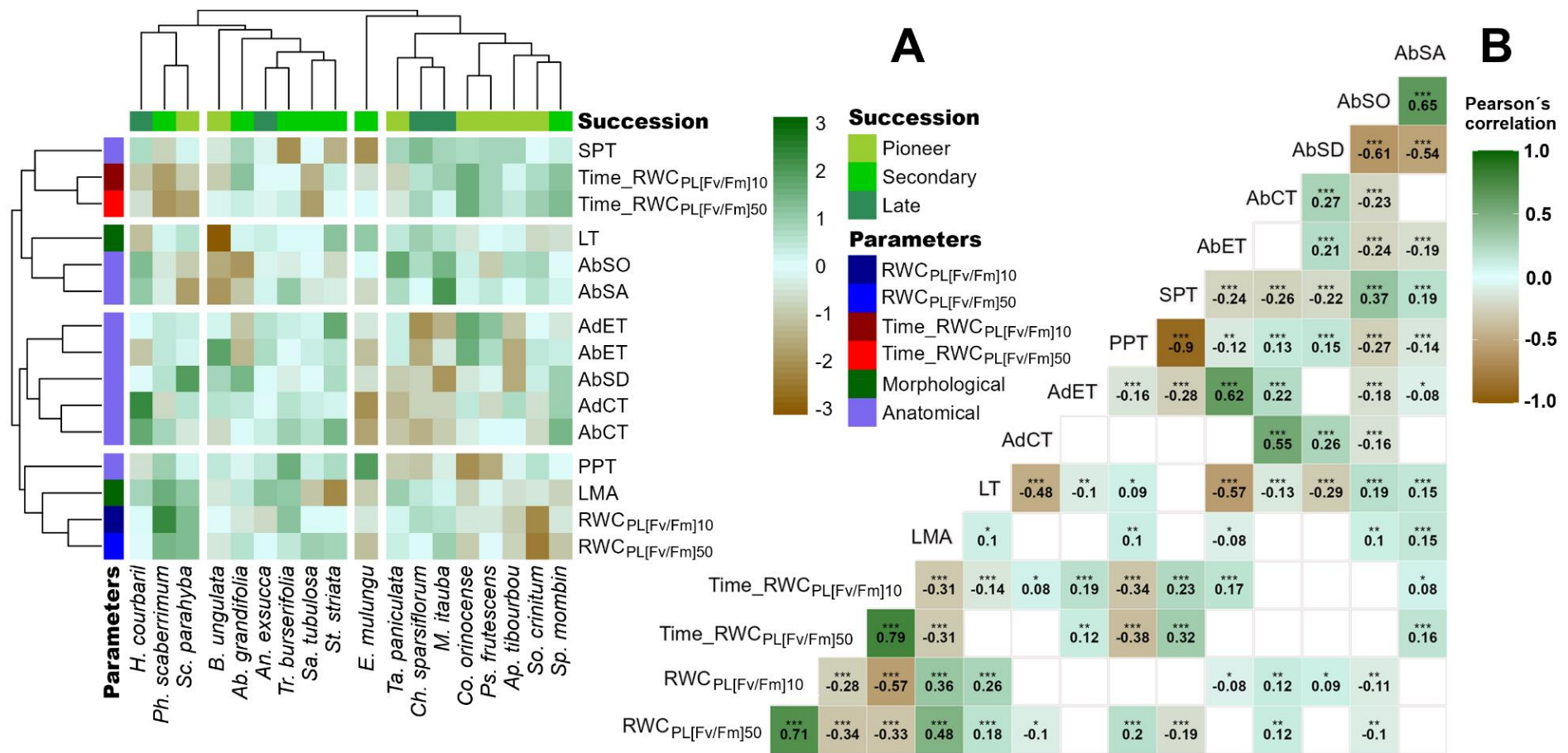


Figura 6. A) Mapa de calor hierarquicamente agrupado mostrando os padrões de correlação de todos os parâmetros mensurados para todas as espécies florestais. Gradiente de cor, variando do verde escuro (valores altos) ao marrom (valores baixos), destaca a variação na expressão dos atributos entre as espécies; e B) Matriz de correlação de Pearson entre todos os parâmetros medidos para as espécies florestais. Cada célula apresenta o coeficiente de correlação ( $r$ ) entre os parâmetros indicados, com valores variando de -1 a 1. Correlações positivas são representadas por tons de verde-escuro, enquanto correlações negativas aparecem em marrom. Asteriscos indicam correlações estatisticamente significativas (\*:  $P < 0,05$ ; \*\*:  $P < 0,01$ ; \*\*\*:  $P < 0,001$ ).

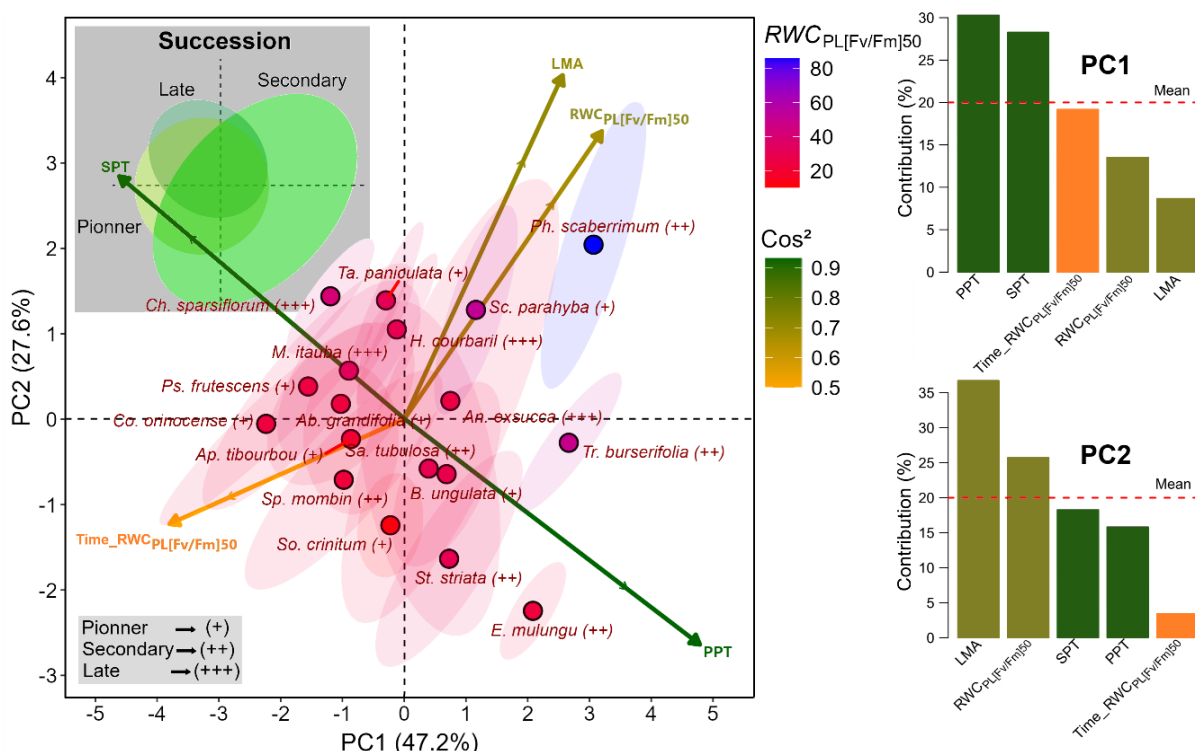


Figura 7. Os dois primeiros eixos da análise de componentes principais (PCA, 74,8 % da variação explicada) agrupada por espécie. O gradiente de cores, variando do azul (valores elevados) ao vermelho (valores baixos), evidencia a variação no teor relativo de água em que o Fv/Fm apresenta perda de 50 % ( $RWC_{PL[Fv/Fm]50}$ ) entre as espécies florestais. Os coeficientes de correlação dos atributos são representados pelos autovetores (correlação linear entre uma variável e um componente principal) (setas contínuas). A elipse envolve as observações com intervalo de confiança de 95 % para cada espécie. O gráfico de barras à direita da PCA indica a contribuição dos parâmetros para cada um dos componentes (PC1 e PC2, respectivamente), e a linha vermelha tracejada indica a média de cada componente principal.

#### 4.4 Categorização funcional das espécies

A classificação funcional, fundamentada nos seis atributos quantitativos resultou em três grupos ecofisiológicos bem definidos. O primeiro, caracterizado por conteúdo relativo de água crítico  $\leq 20$  %, tempo até o colapso  $\geq 24$  h, parênquima lacunoso  $\geq 45$  % e  $LMA \leq 70$  g m<sup>-2</sup>, reúne as espécies *Cochlospermum orinocense*, *Solanum crinitum*, *Apeiba tibourbou*, *Spondias mombin*, *Abuta grandifolia* e *Pseudima frutescens*, configurando o conjunto de alta resiliência hídrica. O segundo grupo, de tolerância intermediária, engloba *Hymenaea courbaril*, *Bauhinia unguolata*, *Tachigali paniculata*, *Mezilaurus itauba*, *Sterculia striata*, *Trattinnickia burserifolia* e *Chrysophyllum sparsiflorum*, cujos valores de limiar hídrico (21–40 %) e tempo até o colapso (8–23 h) se situam entre os quartis internos, acompanhados de frações de parênquima lacunoso de 30–45 % e  $LMA$  de 90–160 g m<sup>-2</sup>. Por fim, o grupo de alta sensibilidade à seca, definido por conteúdo hídrico crítico  $\geq 41$  %, tempo até o colapso

$\leq 7$  h, parênquima paliçádico  $\geq 55$  % e LMA  $\geq 180$  g m<sup>-2</sup>, abrange *Physocalymma scaberrimum*, *Schizolobium parahyba*, *Erythrina mulungu*, *Annona exsucca* e *Samanea tubulosa* (Tabela 5).

Tabela 5. Classificação das 18 espécies indicadas para a restauração florestal na amazonia matogrossense em três faixas de recomendação para recomposição florestal.

Categoria	Descrição	Espécies
1	Mais recomendadas (alta resiliência hídrica)	<i>Cochlospermum orinocense</i> , <i>Solanum crinitum</i> , <i>Apeiba tibourbou</i> , <i>Spondias mombin</i> , <i>Abuta grandifolia</i> e <i>Pseudima frutescens</i>
2	Moderadamente recomendadas (tolerância intermédia)	<i>Hymenaea courbaril</i> , <i>Bauhinia unguolata</i> , <i>Tachigali paniculata</i> , <i>Mezilaurus itauba</i> , <i>Sterculia striata</i> , <i>Trattinnickia burserifolia</i> e <i>Chrysophyllum sparsiflorum</i>
3	Menos recomendadas (alta sensibilidade hídrica)	<i>Physocalymma scaberrimum</i> , <i>Schizolobium parahyba</i> , <i>Erythrina mulungu</i> , <i>Annona exsucca</i> e <i>Samanea tubulosa</i>

## 5. DISCUSSÃO

### 5.1 Amplitude dos limiares de desidratação letal e respostas funcionais contrastantes

Os resultados obtidos revelam contrastes fisiológicos expressivos entre *Physocalymma scaberrimum* e *Solanum crinitum*, evidenciando estratégias opostas de resposta ao déficit hídrico. Em *P. scaberrimum*, uma redução de de 10 % no rendimento quântico máximo do fotossistema II ( $F_v/F_m$ ) foi observada quando o conteúdo relativo de água ainda se mantinha em torno de 92 % e a perda funcional de 50 % ocorreu com aproximadamente 52 % de água residual da folha. Em contraste, *S. crinitum* manteve mais de 90 % de  $F_v/F_m$  mesmo com RWC abaixo de 40 %, atingindo o limiar de 50 % de perda funcional apenas quando restavam aproximadamente 10 % de água. Essa diferença de cerca de 80 pontos percentuais supera o intervalo 20–60 pontos percentuais reportado por Fortunel *et al.* (2023) para oito espécies amazônicas avaliadas com o mesmo critério de degradação fotoquímica.



Segundo Delzon (2015), a tolerância foliar à seca pode ser interpretada em três grandes eixos funcionais: (i) escape: fenologia que evita o período seco; (ii) evitação: fechamento estomático e queda de folhas para poupar água; e (iii) tolerância: capacidade de manter a integridade celular em potenciais hídricos extremamente baixos, mensurada por parâmetros como o potencial hídrico no ponto de perda de turgor ou pela resistência hidráulica foliar (Delzon, 2015). À luz desta abordagem, *P. scaberrimum* representa um perfil funcional mais “gastador de água” associado a mecanismos de escape/evitação parcial, enquanto *S. crinitum* exemplifica a abordagem de tolerância estrita, mantendo funcionamento fotoquímico sob desidratação profunda.

Os ensaios de Mielke *et al.* (2023) complementam essa interpretação: avaliando plântulas de nove espécies de árvores tropicais em desidratação controlada, os autores identificaram três grupos de resposta com base na queda de 50 % de  $F_v/F_m$  e na água residual no momento do colapso. As espécies de maior massa foliar por área atingiram o limiar letal com níveis hídricos relativamente altos, enquanto espécies de folha delgadas e com peso menor toleraram perdas acentuadas de água antes de sofrer dano irreversível no PSII (Mielke *et al.*, 2023). Essa relação estrutural–funcional reproduz o gradiente verificado aqui: folhas espessas, ricas em parênquima paliádico, sucumbem precocemente, enquanto folhas delgadas prolongam a funcionalidade fotossintética. Do ponto de vista hidráulico, folhas espessas e densas, com alto valor de massa por área e grande fração de parênquima paliádico, apresentam baixa capacitância hídrica. Como consequência, atingem o ponto de perda de turgor e sofrem colapso fotoquímico enquanto ainda mantêm níveis relativamente altos de água residual. Uma meta-análise realizada por Bartlett *et al.* (2012) demonstrou que o aumento da massa por área desloca o ponto de perda de turgor para valores menos negativos, reduzindo a tolerância à desidratação. Ensaios de desidratação gradual conduzidos por Scoffoni *et al.* (2014) confirmaram que folhas espessas perdem condutância hidráulica mais cedo que folhas finas devido à menor elasticidade de seus tecidos. Em contraste, lâminas delgadas, com mesofilo lacunoso em maior proporção possuem capacitância mais elevada, funcionando como um reservatório interno que libera água à medida que o potencial hídrico cai. Liu *et al.* (2020) quantificaram esse efeito: cada redução de dez gramas por metro quadrado na massa por área desloca o ponto de perda de turgor em aproximadamente  $-0,2$  MPa, prolongando o funcionamento fotossintético sob seca. Desta forma, espera-se que

*Solanum crinitum*, cujas folhas apresentam de lâmina delgada e mesofilo predominantemente de parênquima lacunoso, mantenha a eficiência do fotossistema II mesmo após grandes perdas hídricas, enquanto *Physocalymma scaberrimum*, com parênquima paliçádico mais espesso e denso, apresente perda funcional em estágios mais precoces de desidratação (Bartlett *et al.*, 2012; Scoffoni *et al.*, 2014; Liu *et al.*, 2020).

A hierarquia temporal observada, em que espécies tolerantes retardam a desidratação e, simultaneamente, postergam o colapso fotoquímico, corrobora a hipótese de fechamento estomático oportuno discutida por Martin-St-Paul *et al.* (2017). Esses autores demonstraram que a coordenação entre fechamento antecipado dos estômatos e resistência estrutural da folha amplia a margem de segurança hidráulica. O forte pareamento entre tempo até o dano crítico e conteúdo hídrico residual encontrado no presente estudo (coeficiente de correlação  $\geq 0,79$ ) confirma que tais margens são expressas de forma integrada na fisiologia foliar. Nossos resultados estendem o espectro funcional delineado por Delzon (2015) e validado experimentalmente por Mielke *et al.* (2023). O gradiente “folha aquisitiva/folha conservativa” observado em *P. scaberrimum* e *S. crinitum* reforça que a diversidade de respostas ecofisiológicas em árvores amazônicas é vasta e deve ser explicitamente considerada em modelos de sobrevivência a eventos de seca e em programas de restauração florestal.

## 5.2 Arquitetura foliar e custos estruturais de manutenção funcional sob seca

A análise anatômica revelou um gradiente marcante na composição do mesofilo foliar, com espécies pioneiras apresentando mais de 70 % de parênquima paliçádico, enquanto nas espécies tardias, essa proporção é inferior a 30 %. Esse padrão está inversamente relacionado ao parênquima lacunoso; em lâminas foliares de espessura total relativamente constante, o aumento do volume ocupado pelo parênquima paliçádico, composto por células alongadas, densamente compactadas e ricas em cloroplastos, reduz o espaço disponível para o parênquima lacunoso, cujas lacunas favorecem a difusão de CO<sub>2</sub> e a redistribuição de água. Assim, folhas que maximizam a assimilação de luz sacrificam flexibilidade hidráulica. Liu *et al.* (2020) confirmaram esse *trade-off* ao analisar 56 espécies tropicais e temperadas: observaram correlação negativa forte ( $r = -0,81$ ) entre a proporção de parênquima paliçádico e o volume de

lacunas intercelulares; folhas com parênquima paliçádico superior a 60 % apresentaram maior massa por área foliar e ponto de perda de turgor mais alto, sugerindo custo construtivo elevado e menor tolerância à seca prolongada. Em dezoito espécies amazônicas, Ribeiro-Jr *et al.* (2023) mostraram que cada acréscimo de dez pontos percentuais no parênquima paliçádico eleva o módulo de elasticidade volumétrica da lâmina, tornando o tecido mais rígido e menos apto a estocar água, além de duplicar o tempo necessário para reidratação após estresse hídrico. Portanto, folhas com abundante parênquima paliçádico tendem a colapsar mais cedo sob seca e a recuperar funcionalidade de forma mais lenta, enquanto folhas com maior proporção de parênquima lacunoso mantêm maior capacitância hídrica e se recuperam mais rapidamente. Conjuntamente, esses estudos indicam que folhas ricas em parênquima paliçádico otimizam o ganho de carbono sob alta irradiância, mas perdem capacidade de manter a função fotossintética sob estresse hídrico severo, enquanto folhas com maior proporção de parênquima lacunoso compensam menor eficiência luminosa com maior plasticidade hidráulica, favorecendo a sobrevivência em ambientes de disponibilidade irregular de água.

A massa foliar por unidade de área, que variou de aproximadamente  $60 \text{ g m}^{-2}$  a aproximadamente  $250 \text{ g m}^{-2}$  no conjunto analisado, correlacionou-se positivamente com o conteúdo hídrico residual no momento da perda de 50 % da eficiência fotoquímica. Esse padrão sugere que folhas mais densas e espessas atingem seus limiares críticos de dano com menor perda de água, corroborando observações de Henry *et al.* (2019), que apontaram uma relação negativa entre espessura foliar e tolerância à desidratação. Sob o ponto de vista funcional, De Boer *et al.* (2016) demonstraram que o tamanho estomático elevado, combinado a menor densidade estomática, otimiza a eficiência difusiva em condições favoráveis, mas predispõe a taxas de transpiração mais altas e a fechamento estomático antecipado em cenários de seca. Essa configuração, observada principalmente nas espécies pioneiras, implica que a alta capacidade de assimilação vem acompanhada de vulnerabilidade estrutural, caracterizando um clássico *trade-off* segurança-eficiência.

### 5.3 Organização multivariada e ordenação funcional ao longo do gradiente sucessional

A análise multivariada, ilustrada nas Figuras 6 e 7, revela que a tolerância funcional à seca, a composição do mesófilo foliar e a morfometria estomática constituem conjuntos de atributos altamente integrados, cuja disposição varia sistematicamente ao longo do gradiente sucessional das espécies. Tal distribuição corrobora o continuum proposto por Grime (1979), no qual os organismos se dispõem entre dois pólos adaptativos: de um lado, estratégias orientadas para aquisição rápida de recursos; de outro, modos de vida centrados na conservação desses recursos por meio de folhas estruturalmente mais custosas e longevas. O mesmo arranjo funcional também se alinha às três combinações ecofisiológicas descritas por Matos *et al.* (2020) para a vegetação de campos de altitude, a saber: (i) escape/evitação, em que a planta antecipa o término do ciclo foliar ou evita períodos de estresse hídrico; (ii) escape/tolerância, caracterizado por perda controlada de tecido seguida de rebrota rápida; e (iii) tolerância/evitação, associado a folhas espessas, condutâncias estomáticas reduzidas e elevado potencial de manutenção da fotossíntese sob déficit hídrico. Contudo, ele também dialoga diretamente com as conclusões de Maréchaux *et al.* (2020): ao analisar 52 espécies amazônicas, esses autores mostraram que características foliares, como massa por área da folha e área específica da folha, possuem poder preditivo limitado quando considerados isoladamente; apenas a integração multivariada de atributos anatômicos, hidráulicos e fotoquímicos explicou com solidez a variabilidade na resistência foliar à seca (Maréchaux *et al.*, 2020). A nossa PCA confirma essa necessidade de abordagem múltipla: embora a massa foliar por área se correlacione fracamente ( $r \approx 0,4$ ) com o conteúdo hídrico no ponto crítico, a inclusão das frações de parênquima paliçádico e lacunoso, bem como dos tempos até o colapso fotossintético, gera eixos ortogonais que discriminam nitidamente folhas “aquisitivas” de folhas “conservativas”. Dessa forma, nossos resultados corroboram com os achados de Maréchaux ao evidenciar que nenhum atributo isolado é suficiente para prever a vulnerabilidade à seca; é a combinação multivariada entre características estruturais, hidráulicas e fotoquímicas que define cada espécie ao longo do gradiente sucessional de padrões de resposta ao estresse hídrico.

#### 5.4 Implicações ecológicas e recomendações para restauração florestal

O espectro funcional observado indica que programas de recomposição em áreas sujeitas a secas prolongadas devem priorizar espécies com alta longevidade fotoquímica em condições de severa limitação hídrica. Neste caso, *Solanum crinitum*, *Cochlospermum orinocense* e *Spondias mombin* enquadram-se nesse perfil, pois mantêm a integridade do fotossistema II durante mais de 30 h de desidratação e só colapsam quando o conteúdo hídrico foliar cai para valores inferiores a 15 %. Protocolos de restauração orientados por atributos, como o proposto por Xu *et al.* (2024), recomendam integrar massa foliar por área, limiares críticos de água e tempos de desidratação na seleção de espécies utilizadas na recomposição florestal, abordagem corroborada pelos nossos resultados. Em contrapartida, espécies pioneiras de folhas densas garantem rápida cobertura inicial, mas requerem locais úmidos ou manejo hídrico suplementar; um arranjo funcional misto, combinando pioneiras aquisitivas e tardias conservativas, atende simultaneamente às metas de estabelecimento rápido e de resiliência em longo prazo (Villacís *et al.*, 2016).

Cabe destacar que, mesmo nas espécies mais resilientes, o colapso funcional do fotossistema II antecede a falha hidráulica irreversível, indicando que o monitoramento da eficiência fotoquímica constitui um sinal de alerta precoce para risco fisiológico (Proctor *et al.*, 2023). A associação desse indicador a métricas hidráulicas tradicionais, como o potencial hídrico no ponto de perda de turgor e a vulnerabilidade à cavitação do xilema, tende a aprimorar modelos preditivos de mortalidade florestal em cenários de déficit hídrico extremo. Su *et al.* (2022) mostraram que o ponto de perda de turgor explica a maior parte da variação na mortalidade observada em 118 parcelas de florestas tropicais e que a inclusão do limiar de 50 % de perda de  $F_v/F_m$  reduz o erro dos modelos preditivos em cerca de 20 %. Proctor *et al.* (2023) demonstraram, em 8 espécies amazônicas, que o declínio persistente de  $F_v/F_m$  ocorre vários dias antes da embolia foliar generalizada, servindo como alarme precoce de colapso hídrico. Brodribb e Cochard (2021) ligaram diretamente o momento em que o fotossistema II perde eficiência ao potencial hídrico que provoca 80 % de perda de condutividade do xilema, unificando os dois processos em um único eixo de falha funcional. Modelagens mecanísticas mais recentes, como as de Hammond *et al.* (2019), corroboram que adicionar o colapso fotoquímico às variáveis hidráulicas melhora a previsão de morte de mudas em até trinta por cento sob secas extremas.

Em conjunto, esses trabalhos sustentam que combinar a dinâmica de  $F_v/F_m$  com o ponto de perda de turgor e a pressão crítica de cavitação do xilema aprimora substancialmente os modelos preditivos de mortalidade florestal em cenários de déficit hídrico severo.

Diante da necessidade de restaurar ecossistemas com espécies nativas e à intensificação das estiagens prolongadas na Amazônia mato-grossense, os resultados deste estudo demonstram que a matriz de atributos foliares e limiares fotoquímicos utilizada separa, com precisão, árvores com diferentes padrões de respostas hídricas. A consideração simultânea do teor de água no ponto de colapso fotoquímico, da duração da desidratação, da razão estrutural entre parênquimas e da densidade foliar revelou um gradiente coerente que vai de folhas conservativas, extremamente tolerantes, a folhas aquisitivas, altamente vulneráveis. Em locais sujeitos a déficit hídrico prolongado, a adoção de espécies posicionadas no extremo conservativo tende a reduzir a mortalidade de mudas, a antecipar o fechamento do dossel e a minimizar custos com irrigação de manutenção. Mesmo em áreas com precipitação aparentemente regular, mas com acesso restrito a água para manejo, essa triagem funcional oferece um nível adicional de segurança operacional.

A diversidade funcional da flora amazônica, contudo, é muito ampla. Ampliar o conjunto de espécies investigados e incluir outros estágios ontogenéticos, principalmente plântulas, aumentará a robustez da classificação e permitirá ajustes finos em programas de reflorestamento. O passo seguinte consiste em integrar esses indicadores foliares a métricas hidráulicas de caule e a projeções climáticas regionais, garantindo que decisões de plantio reflitam não apenas as condições atuais, mas também os regimes hídricos esperados nas próximas décadas.

## 6. CONCLUSÃO

Seis espécies, *Cochlospermum orinocense*, *Solanum crinitum*, *Apeiba tibourbou*, *Spondias mombin*, *Abuta grandifolia* e *Pseudima frutescens* mantiveram valores de  $F_v/F_m$  acima de 0,75 mesmo após perda significativas de água, destacando-se como as mais indicadas para restauração em áreas sujeitas a seca prolongada. O estágio sucessional mostrou forte correlação com a anatomia foliar e o desempenho fisiológico: pioneiras apresentaram alta proporção de parênquima paliçádico, elevada condutância estomática e colapso fotoquímico precoce, já as espécies tardias mostraram folhas mais finas, condutância estomática reduzida e manutenção prolongada da atividade fotossintética durante a desidratação. A combinação dos limiares de perda de  $F_v/F_m$  com espessura foliar, massa por área e densidade estomática permitiu formar três grupos funcionais: um altamente tolerante, recomendado para estiagens longas; um moderadamente recomendado, adequado a chuvas sazonais moderadas; e um menos recomendado, que só deve ser plantado em locais úmidos ou com irrigação intensiva. Esses critérios fornecem uma base objetiva para a seleção de espécies em programas de recomposição florestal na Amazônia mato-grossense.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Andivia, E., Villar-Salvador, P., Olet, J. A., Puértolas, J., Dumroese, R. K., Ivetić, V., Molina-Venegas, R., Arellano, E. C., Li, G., Ovalle, J. F. (2021). Climate and species stress resistance modulate the higher survival of large seedlings in forest restorations worldwide. *Ecological Applications*, 31(6): e02394.
- Barrs, H.D., Weatherley, P.E. (1962). A re-examination of the relative turgidity technique for estimating water deficits in leaves. *Australian Journal of Biological Sciences*, 15(3): 413–428.
- Bartlett, M.K.; Scoffoni, C.; Sack, L. (2012). The determinants of leaf turgor loss point and prediction of drought tolerance of species and biomes: a global meta-analysis. *Ecology Letters*, 15(5): 393–405.
- Bartlett, M.S. (1937). Properties of sufficiency and statistical tests. *Proceedings of the Royal Society of London. Series A-Mathematical and Physical Sciences*, 160(901): 268–282.
- Battle, M.W., Violet-Chabrand, S., Kasznicki, P., Simkin, A.J., Lawson, T. (2024). Fast stomatal kinetics in sorghum enable tight coordination with photosynthetic responses to dynamic light intensity and safeguard high water use efficiency. *Journal of Experimental Botany*, 75(21): 6796–6809. Disponível em: <https://doi.org/10.1093/jxb/erae389>. Acesso em: 15 jun. 2025.
- Bhering, L.L., Cruz, C.D., Vasconcelos, E.S., Ferreira, A., Resende Jr, M.F.R. (2008). Alternative methodology for Scott-Knott test. *Crop Breeding and Applied Biotechnology*, 8(1): 9–16.
- Browne, L., Markesteijn, L., Engelbrecht, B.M.J., Jones, F.A. (2021). Increased mortality of tropical tree seedlings during the extreme 2015-16 El Niño. *Global Change Biology*, 27(20): 5043-5053.
- Camargo, M.A.B., Marengo, R.A. (2011). Density, size and distribution of stomata in 35 rainforest tree species in Central Amazonia. *Acta Amazonica*, 41(2): 205–212.
- Campoe, O.C., Ianelli, C., Stape, J.L., Cook, R.L., Mendes, J.C.T., Vivian, R. (2014). Atlantic forest tree species responses to silvicultural practices in a degraded pasture restoration plantation: from leaf physiology to survival and initial growth. *Forest Ecology and Management*, 313: 233–242.
- Chave, J., Réjou-Méchain, M., Búrquez, A., *et al.* (2014). Improved allometric models to estimate the above-ground biomass of tropical trees. *Global Change Biology*, 20(10): 3177–3190.
- Climate to Travel. (2025). Alta Floresta climate: weather by month, temperature and rainfall. Disponível em: <https://www.climatestotravel.com/climate/brazil/alta-floresta>. Acesso em: 15 jun. 2025.
- Climate-Data. (2025). Weather and climate: Alta Floresta, Brazil. Disponível em: <https://en.climate-data.org/south-america/brazil/mato-grosso/alta-floresta-43499/>.



Acesso em: 15 jun. 2025.

- Coley, P.D., Bryant, J.P., Chapin, F.S. (1985). Resource availability and plant anti-herbivore defense. *Science*, 230(4728): 895–899.
- De Boer, H.J.; Price, C.A.; Wagner-Cremer, F.; Dekker, S.C.; Franks, P.J.; Vene Klaas, E.J. (2016). Optimal allocation of leaf epidermal area for gas exchange. *New Phytologist*, 210(4): 1219–1228.
- de la Riva, E.G., Olmo, M., Poorter, H., Ubera, J.L., Villar, R. (2016b). Leaf Mass per Area (LMA) and its relationship with leaf structure and anatomy in 34 Mediterranean woody species along a water availability gradient. *PLoS One*, 11(2): e0148788.
- de la Riva, E.G., Tosto, A., Perez-Ramos, I.M., Navarro-Fernandez, C.M., Olmo, M., Anten, N.P.R., Marañón, T., Villar, R. (2016a). A plant economics spectrum in Mediterranean forests along environmental gradients: is there coordination among leaf, stem and root traits? *Journal of Vegetation Science*, 27: 187–199.
- de Paula, R.P., Sais, A.C., De Oliveira, R.E., Olival, A.D. (2019). Sistemas agroflorestais na paisagem rural em Terra Nova do Norte-MT: métricas espaciais no auxílio das políticas de conservação ambiental em áreas de produção familiar. *Desenvolvimento e Meio Ambiente*, 52: 175-193.
- de Sena, F.H., Lustosa, B.M., Santos Silva, S.R., Falcão, H.M., De Almeida, J.S. (2021). Herbivory and leaf traits of two tree species from different successional stages in a tropical dry forest. *Neotropical Biodiversity*, 7(1): 266–275.
- Delzon, S. (2015). New insight into leaf drought tolerance. *Functional Ecology*, 29(10): 1247–1249.
- Drake, P.L., Froend, R.H., Franks, P.J. (2013). Smaller, faster stomata: scaling of stomatal size, rate of response and stomatal conductance. *Journal of Experimental Botany*, 64(2): 495–505.
- Durigan, G., Figliolia, M.B., Kawabata, M., Garrido, M.A.O., Baitello, J.B. (2002). *Sementes e mudas de árvores tropicais*. São Paulo: Instituto Florestal-SMA. 65 p.
- Eisenlohr, P.V. (2023). *Espécies coletadas pela Rede de Sementes Portal da Amazônia (RSPA) que apresentaram modelos com melhor desempenho considerando os cenários de mudanças climáticas de acordo com o Painel Intergovernamental sobre Mudanças Climáticas (CMIP6)*. No prelo.
- Elliott, S., Navakitbumrung, P., Kuarak, C., Zangkum, S., Anusarnsunthorn, V., Blakesley, D. (2023). Selecting framework tree species for restoring seasonally dry tropical forests in northern Thailand based on field performance. *Forest Ecology and Management*, 184(1–3): 177-191
- Embrapa – Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. (2018). *Manual de métodos de análise de solo*. 3.ed. Rio de Janeiro: Embrapa Solos. 573 p.
- Esquivel-Muelbert, A., Baker, T.R., Dexter, K.G., Lewis, S.L., Brien, R.J.W.,

- Feldpausch, T.R., Lloyd, J., Monteagudo-Mendoza, A., Arroyo, L., Álvarez-Dávila, E., Higuchi, N., Marimon, B.S., Marimon-Junior, B.H., Silveira, M., Vilanova, E., Gloor, E., Malhi, Y., Chave, J., Barlow, J., Bonal, D., Davila Cardozo, N., Erwin, T., Fauset, S., Hérault, B., Laurance, S., Poorter, L., Qie, L., Stahl, C., Sullivan, M.J.P., Ter Steege, H., Vos, V.A., Zuidema, P.A., Almeida, E., Almeida de Oliveira, E., Andrade, A., Vieira, S.A., Aragão, L., Araujo-Murakami, A., Arets, E., Aymard C, G.A., Baraloto, C., Barbosa Camargo, P., Barroso, J.G., Bongers, F., Boot, R., Camargo, J.L., Castro, W., Chama Moscoso, V., Comiskey, J., Cornejo Valverde, F., Costa, A.C.L.da, Del Aguila Pasquel, J., Di Fiore, A., Duque, L.F., Elias, F., Engel, J., Flores Llampazo, G., Galbraith, D., Herrera Fernández, R., Honorio Coronado, E., Hubau, W., Jimenez-Rojas, E., Nogueira Lima, A.J., Umetsu, R.K., Laurance, W., Lopez-Gonzalez, G., Lovejoy, T., Melo Cruz, O.A., Morandi, P.S., Neill, D., Núñez Vargas, P., Pallqui Camacho, N.C., Parada Gutierrez, A., Pardo, G., Peacock, J., Peña-Claros, M., Peñuela-Mora, M.C., Petronelli, P., Pickavance, G.C., Pitman, N., Prieto, A., Quesada, C., Ramírez-Angulo, H., Réjou-Méchain, M., Restrepo Correa, Z., Roopsind, A., Rudas, A., Salomão, R., Silva, N., Silva Espejo, J., Singh, J., Stropp, J., Terborgh, J., Thomas, R., Toledo, M., Torres-Lezama, A., Valenzuela Gamarra, L., Van de Meer, P.J., Van der Heijden, G., Van der Hout, P., Vasquez Martinez, R., Vela, C., Vieira, I.C.G., Phillips, O.L. (2019). Compositional response of Amazon forests to climate change. *Global Change Biology*, 25(1): 39-56.
- Flores, B.M., Montoya, E., Sakschewski, B., Nascimento, N., Staal, A., Betts, R.A., Levis, C., Lapola, D.M., Esquivel-Muelbert, A., Jakovac, C., Nobre, C.A., Oliveira, R.S., Borma, L.S., Nian, D., Boers, N., Hecht, S.B., Ter Steege, H., Arieira, J., Lucas, I.L., Berenguer, E., Marengo, J.A., Gatti, L.V., Mattos, C.R.C., Hirota, M. (2024). Critical transitions in the Amazon Forest system. *Nature*, 626(7999): 555-564.
- Franks, P.J., Beerling, D.J. (2009). Maximum leaf conductance driven by CO<sub>2</sub> effects on stomatal size and density over geologic time. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(25): 10343–10347.
- Gateau-Rey, L., Tanner, E.V.J., Rapidel, B., Marelli, J.P., Royaert, S. (2018). Climate change could threaten cocoa production: Effects of 2015-16 El Niño-related drought on cocoa agroforests in Bahia, Brazil. *PLOS ONE*, 13(7): e0200454.
- Gatti, L.V., Basso, L.S., Miller, J.B., Gloor, M., Gatti Domingues, L., Cassol, H.L.G., Tejada, G., Aragão, L.E.O.C., Nobre, C., Peters, W., Marani, L., Arai, E., Sanches, A.H., Corrêa, S.M., Anderson, L., Von Randow, C., Correia, C.S.C., Crispim, S.P., Neves, R.A.L. (2021). Amazonia as a carbon source linked to deforestation and climate change. *Nature*, 595 (7867): 388-393.
- Greenwood, S., Ruiz-Benito, P., Martínez-Vilalta, J., Lloret, F., Kitzberger, T., Allen, C.D., Fensham, R., Laughlin, D.C., Kattge, J., Bönisch, G., Kraft, N.J.B., Jump, A.S. (2017). Tree mortality across biomes is promoted by drought intensity, lower wood density and higher specific leaf area. *Ecology Letters*, 20(4): 539–553.
- Grime, J.P. (1979). Plant strategies and vegetation processes. Chichester: John Wiley & Sons. Henry, C.; Brodribb, T.J.; Jordan, G.J.; *et al.* (2019). A stomatal safety-efficiency trade-off constrains responses to leaf dehydration. *Nature*

*Communications*, 10: 3398.

- Gu, Z., Eils, R., Schlesner, M. (2016). Complex heatmaps reveal patterns and correlations in multidimensional genomic data. *Bioinformatics*, 32(18): 2847–2849.
- Guerin, G.R., Wen, H., Lowe, A.J. (2012). Leaf morphology shift linked to climate change. *Biology Letters*, 8(5): 882–886.
- Hall, J.S., Ashton, M.S., Garen, E.J., Jose, S. (2011). The ecology and ecosystem services of native trees: Implications for reforestation and land restoration in Mesoamerica. *Forest Ecology and Management*, 261(10), 1553-1557.
- Hetherington, A.M., Woodward, F.I. (2003). The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature*, 424(6951): 901–908.
- Hirota, M. (2024). *Rainfall from Amazonian Indigenous Territories accounts for 57 % of Brazil's agricultural income*. Rio de Janeiro: Instituto Serrapilheira. Notícia online. Disponível em: <https://serrapilheira.org/en/rainfall-from-amazonian-indigenous-territories-accounts-for-57-of-brazils-agricultural-income/>. Acesso em: 15 jun.2025.
- Imazon. (2024). *Amazon Facts 2021*. (Amazônia 2030). Belém: Imazon. Recurso online. Disponível em: <https://imazon.org.br/noticias/restauracao-florestal/>. Acesso em: 15 jun.2025.
- Instituto Brasileiro de Geografia E Estatística (IBGE). (2024). *Amazônia Legal*. Rio de Janeiro: Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. Recurso online. Disponível em: <https://www.ibge.gov.br/geociencias/organizacao-do-territorio/estrutura-territorial/15819-amazonia-legal.html>. Acesso em: 15 jun.2025.
- Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais (INPE). (2024). *Desmatamento 2024 Amazônia e Cerrado: INPE revela dados atualizados de desmatamento Amazônia e Cerrado*. São José dos Campos: Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais. Notícia online. Disponível em: <https://data.inpe.br/big/web/inpe-divulga-dados-de-desmatamento-para-2024-na-amazonia-legal-brasileira-alb-e-no-cerrado/>. Acesso em: 15 jun.2025.
- Johansen, D.A. (1940). *Plant microtechnique*. New York: McGraw-Hill Book Co. Inc. 523 p.
- Karabourniotis, G., Liakopoulos, G., Nikolopoulos, D., *et al.* (2020). Protective and defensive roles of non-glandular trichomes against multiple stresses: structure–function coordination. *Journal of Forestry Research*, 31(1): 1–12.
- Karnovsky, M.J. (1965). A formaldehyde-glutaraldehyde fixative of high osmolality for use in electron-microscopy. *Journal of Cell Biology*, 27: 137–138.
- Kitajima, K. (1994). Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia*, 98: 419–428.
- Kolde, R. (2019). pheatmap: Pretty Heatmaps. R package version 1.0.12. Disponível

- em: <https://CRAN.R-project.org/package=pheatmap>. Acesso em: 15 jun. 2025.
- Kosma, D.K., Bourdenx, B., Bernard, A., Parsons, E.P., Lü, S., Joubès, J., Jenks, M.A. (2009). The impact of water deficiency on leaf cuticle lipids of *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 151(4): 1918–1929.
- Kumar, M., Joseph, G., Bhutia, Y., Krishnaswamy, J. (2023). Contrasting sap flow characteristics between pioneer and late-successional tree species in secondary tropical montane forests of Eastern Himalaya, India. *Journal of Experimental Botany*, 74(17): 5273–5293.
- Laan, P., Blom, C.W.P.M. (1990). Growth and survival responses of *Rumex* species to flooding and submerged conditions: the importance of shoot elongation, underwater photosynthesis and reserve carbohydrates. *Journal of Experimental Botany*, 41: 775–783.
- Lawson, T., Violet-Chabrand, S. (2019). Speedy stomata, photosynthesis and plant water-use efficiency. *New Phytologist*, 221(1): 93–98. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/nph.15330>. Acesso em: 15 jun. 2025.
- Li, S., Hamani, A.K.M., Zhang, Y., Hu, Y., Duan, H., Zhang, J., Kang, S., Li, F. (2021). Coordination of leaf hydraulic, anatomical, and economical traits in tomato seedlings acclimation to long-term drought. *BMC Plant Biology*, 21: 536.
- Lichstein, J.W., Peterson, B.T., Langebrake, J., McKinley, S.A. (2021). Leaf economics of early- and late-successional plants. *The American Naturalist*, 198(3): 347–359.
- Liu, W.; Zheng, L.; Qi, D. (2020). Variation in leaf traits at different altitudes reflects the adaptive strategy of plants to environmental changes. *Ecology and Evolution*, 10(15): 8166–8175.
- Lorenzi, H. (1992). *Árvores brasileiras*. Nova Odessa: Plantarum. 352 p
- Maréchaux, I.; Saint-André, L.; Bartlett, M.K.; Sack, L.; Chave, J. (2020). Leaf drought tolerance cannot be inferred from classic leaf traits in a tropical rainforest. *Journal of Ecology*, 108(3): 1030–1045.
- Marengo, J.A., Jimenez, J.C., Espinoza, J.C., Cunha, A.P., Aragão, L.E.O. (2022). Increased climate pressure on the agricultural frontier in the Eastern Amazonia–Cerrado transition zone. *Scientific Reports*, 12: 457.
- Martin-St-Paul, N.; Delzon, S.; Cochard, H. (2017). Plant resistance to drought depends on timely stomatal closure. *Ecology Letters*, 20(11): 1437–1447.
- Matos, I.S.; Eller, C.B.; Oliveras, I.; Mantuano, D.; Rosado, B.H.P. (2021). Three eco-physiological strategies of response to drought maintain the form and function of a tropical montane grassland. *Journal of Ecology*, 109(1): 327–341.
- Maxwell, K., Johnson, G.N. (2000). Chlorophyll fluorescence—a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 51(345): 659–668.

- McAusland, L., Vialet-Chabrand, S., Davey, P., Baker, N.R., Brendel, O., Lawson, T. (2016). Effects of kinetics of light-induced stomatal responses on photosynthesis and water-use efficiency. *New Phytologist*, 211(4): 1209–1220.
- Mielke, M.S., Oliveira, L.A., Dos Santos, M.S., Pérez-Molina, J.P., Cerqueira, A.F., Dalmolin, Â.C., De Brito, C.R. (2023). Photochemical efficiency and lethal leaf dehydration in seedlings of nine tropical tree species. *New Forests*, 55(3): 505–521.
- Moles, A.T., Warton, D.I., Warman, L., *et al.* (2009). Global patterns in plant height. *Journal of Ecology*, 97(5): 923–932.
- Moreira, E.S., Lopes, A.R., Dellabiglia, M.D., Oliveira, A.L.A., Roboredo, D. (2021). Rede de sementes do Portal da Amazônia (RSPA): da coleta de sementes às contribuições aos serviços ambientais. *Revista Terceira Margem Amazônia*, 6 (especial 16): 177-189.
- Moura, L.C., Falleiro, R.M., Oliveira, M.S., Andrade, A.S.R., Schmidt, I.B. (2023). *Guia prático para elaboração de plano de manejo integrado do fogo em comunidades rurais e tradicionais*. 1.ed. Brasília: ISPN, Ibama/Prevfogo, Boitatá Consultoria, UnB. 72 p. ISBN 978-65-87922-03-4.
- Nardini, A. (2022). Hard and tough: the coordination between leaf mechanical resistance and drought tolerance. *Flora*, v. 286.
- Niinemets, Ü. (2001). Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density and thickness in trees and shrubs. *Ecology*, 82(2): 453–469.
- Nunes, S., Gastauer, M., Cavalcante, R.B.L., Ramos, S.J., Caldeira Jr., C.F., Silva, D., Rodrigues, R.R., Salomão, R., Oliveira, M., Souza-Filho, P.W.M., Siqueira, J.O. (2020). Challenges and opportunities for large-scale reforestation in the Eastern Amazon using native species. *Forest Ecology and Management*, 466: 118120.
- Oguchi, R., Hikosaka, K., Hirose, T. (2003). Does the photosynthetic light-acclimation need change in leaf anatomy? *Plant, Cell & Environment*, 26(4): 505–512.
- Ozeki, K., Miyazawa, Y., Sugiura, D. (2022). Rapid stomatal closure contributes to higher water use efficiency in major C4 compared to C3 Poaceae crops. *Plant Physiology*, 189(1): 188–203.
- Planemata. (2024). *Legal Amazon*. S.I.: Plenamata. Recurso online. Disponível em: <https://plenamata.eco/en/verbete/amazonia-legal/>. Acesso em: 15 jun.2025.
- Poorter, L., Markesteijn, L. (2008). Seedling traits determine drought tolerance of tropical tree species. *Biotropica*, 40(3): 321–331.
- R Core Team. (2024). R: A language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. Disponível em: <https://www.R-project.org/>. Acesso em: 15 jun. 2025.
- Rede de Sementes Portal da Amazônia. (2025). *Rede de Sementes Portal da Amazônia*. Alta Floresta (MT): Rede de Sementes Portal da Amazônia. Projeto

- comunitário online. Disponível em: <https://sementesdoportal.com.br/>. Acesso em: 5 jun. 2025.
- Ribeiro-Júnior, N.G.; De Lima, R.A.F.; Fauset, S.; *et al.* (2023). Anatomical functional traits and hydraulic vulnerability of trees in different water conditions in southern Amazonia. *American Journal of Botany*, 110: e16146.
- Rico-Cambron, T.Y., Bello-Bello, E., Martínez, O., Cruz-Rosales, M.I., Preciado-Rangel, P., Valdés-Rodríguez, O.A. (2023). A non-invasive method to predict drought survival in *Arabidopsis* using quantum yield under light conditions. *Plant Methods*, 19: 127.
- Roeser, K.R. (1962). Die nadel der schwarzkiefer massenprodukt und kunstwerk der natur. *Mikrokosmos*, 61(2): 33–36.
- Sanches, M.C., Ribeiro, S.P., Dalvi, V.C., Da Silva, M.B., De Souza, H.C., Lemos-Filho, J.P. (2010). Differential leaf traits of a neotropical tree *Cariniana legalis* (Mart.) Kuntze (Lecythydaceae): comparing saplings and emergent trees. *Trees*, 24: 79–88.
- Sapes, G., Sala, A. (2021). Relative water content consistently predicts drought mortality risk in seedling populations with different morphology, physiology and times to death. *Plant, Cell & Environment*, 44(10): 3322–3335.
- Science Panel for The Amazon (SDSN). (2021). Amazon Assessment Report 2021. New York: Sustainable Development Solutions Network. 3 partes. Disponível em: <https://www.unsdsn.org/resources/amazon-assessment-report-2021/>. Acesso em: 5 jun. 2025
- Scoffoni, C.; Vuong, C.; Diep, S.; Cochard, H.; Sack, L. (2014). Leaf shrinkage with dehydration: coordination with hydraulic vulnerability and drought tolerance. *Plant Physiology*, 164(4): 1772–1788.
- Shapiro, S.S., Wilk, M.B. (1965). An analysis of variance test for normality (complete samples). *Biometrika*, 52(3/4): 591–611.
- Shepherd, T., Griffiths, D.W. (2006). The effects of stress on plant cuticular waxes. *New Phytologist*, 171(3): 469–499.
- Smith, C., Baker, J.C.A., Spracklen, D.V. (2023). Tropical deforestation causes large reductions in observed precipitation. *Nature*, 615(7951): 270–275.
- Sousa-Santos, C., Pérez-Molina, J.P., Cerqueira, A.F., Dalmolin, Â.C., De Almeida, Á.A., Dos Santos, M.S., Mielke, M.S. (2025). Screening *Genipa americana* progenies for their ability to maintain leaf vitality under severe dehydration using chlorophyll fluorescence. *Forests*, 16(5): 770.
- Tian, M., Yu, G., He, N., Hou, J. (2016). Leaf morphological and anatomical traits from tropical to temperate coniferous forests: mechanisms and influencing factors. *Scientific Reports*, 6: 19703.
- Time and Date. (2025). Climate & weather averages in Alta Floresta Airport (AFL).

Disponível em: <https://www.timeanddate.com/weather/brazil/alta-floresta/climate>. Acesso em: 15 jun. 2025.

- Trueba, S., Pan, R., Scoffoni, C., John, G.P., Davis, S.D., Sack, L. (2019). Thresholds for leaf damage due to dehydration: declines of hydraulic function, stomatal conductance and cellular integrity precede those for photochemistry. *New Phytologist*, 223: 134–149.
- Urzedo, D., Pedrini, S., Vieira, D. L. M., Sampaio, A. B., Souza, B. D. F., Campos-Filho, E. M., Piña-Rodrigues, F. C. M., Schmidt, I. B., Junqueira, R. G. P., Dixon, K. (2022). Indigenous and local communities can boost seed supply in the UN decade on ecosystem restoration. *Ambio*, 51(3): 557-568.
- Venables, W.N., Ripley, B.D. (2013). Modern applied statistics with S. 4.ed. New York: Springer Science & Business Media. Disponível em: <https://www.stats.ox.ac.uk/pub/MASS4/>. Acesso em: 15 jun. 2025.
- Wang, C., Liu, H., Zhu, L., Ren, H., Yan, J., Li, Z., Zhang, H. (2021). Which traits are necessary to quickly select suitable plant species for ecological restoration? *Ecological Solutions and Evidence*, 2(4): e12102.
- Ward, J.H. (1963). Hierarchical grouping to optimize an objective function. *Journal of the American Statistical Association*, 58(301): 236–244.
- Weather Spark. (2025). Average weather in Alta Floresta, Mato Grosso, Brazil (1991–2020). Disponível em: <https://weatherspark.com/y/123007/Average-Weather-in-Alta-Floresta-Brazil>. Acesso em: 15 jun. 2025.
- Weather-Atlas. (2025). Alta Floresta, Brazil – Climate data and average monthly weather. Disponível em: <https://www.weather-atlas.com/en/brazil/alta-floresta-climate>. Acesso em: 15 jun. 2025.
- Wilson, P.J., Thompson, K., Hodgson, J.G. (1999). Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist*, 143(1): 155–162.
- Yang, Y., Hu, M., Fan, M., Wang, L., Lv, T., Zhang, H., Fang, Y. (2022). Inter- and intraspecific variation patterns of leaf phenotypic traits in two sympatric pine species. *Forests*, 13(12).
- Yu, X., Ji, R., Li, M., Xia, X., Yin, W., Liu, C. (2023). Geographical variation in functional traits of leaves of *Caryopteris mongholica* and the role of climate. *BMC Plant Biology*, 23(1): 394.
- Ziegler, C., Coste, S., Stahl, C., Delzon, S., Levionnois, S., Cazal, J., Cochard, H., Esquivel-Muelbert, A., Goret, J.-Y., Heuret, P., Jaouen, G., Santiago, L. S., Bonal, D. (2019). Large hydraulic safety margins protect Neotropical canopy rainforest tree species against hydraulic failure during drought. *Annals of Forest Science*, 76: 115.