

This file has been cleaned of potential threats.

If you confirm that the file is coming from a trusted source, you can send the following SHA-256 hash value to your admin for the original file.

bf18b72f61defd7db634fc67ac5dfe5892e251ad6259ad1519b9a5a4da84ca8e

To view the reconstructed contents, please SCROLL DOWN to next page.

INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA - INPA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (BOTÂNICA)

**ESPECTROSCOPIA VIS–NIR APLICADA À IDENTIFICAÇÃO DE ESPÉCIES EM  
CAMPO E AVALIAÇÃO DA TOLERÂNCIA À SECA EM DIFERENTES  
ECOSSISTEMAS AMAZÔNICOS**

HILANA LOUISE HADLICH

Manaus, Amazonas

Maio, 2026

HILANA LOUISE HADLICH

**ESPECTROSCOPIA VIS–NIR APLICADA À IDENTIFICAÇÃO DE ESPÉCIES EM  
CAMPO E AVALIAÇÃO DA TOLERÂNCIA À SECA EM DIFERENTES  
ECOSSISTEMAS AMAZÔNICOS**

ORIENTADORA: Dra. Flávia Machado Durgante

Coorientadores: Dr. Jochen Schöngart

Dra. Gisele Biem Mori

Dr. Luciano Pereira

Tese apresentada ao Instituto Nacional  
de Pesquisas da Amazônia como parte  
dos requisitos para obtenção do título de  
Doutora em Ciências Biológicas, área  
de concentração Botânica.

Manaus, Amazonas

Maio, 2026

## **Relação da banca julgadora**

### **Titulares**

**Dr. Alberto Vicentini**

Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA

**Dra. Julia Valentim Tavares**

University of Leeds

**Dr. Mario Tommasiello Filho**

Universidade de São Paulo – ESALQ/USP

### **Suplentes**

**Dr. Paulo Roberto de Lima Bittencourt**

University of Exeter

**Dra. Jéssica Lira**

Aarhus University

## Catalogação na Publicação (CIP-Brasil)

---

H131e Hadlich, Hilana Louise

Espectroscopia VIS-NIR aplicada à identificação de espécies em campo e avaliação da tolerância à seca em diferentes ecossistemas amazônicos. / Hilana Louise Hadlich; orientadora Flávia Machado Durgante; coorientadores Jochen Schöngart, Gisele Biem Mori, Luciano Pereira. - Manaus: [s.l.], 2026.

4,098 KB

128 p. : il. color.

DOI: <https://doi.org/10.61818/ted26078>

Tese (Doutorado - Programa de Pós-Graduação em Botânica) - Coordenação do Programa de Pós-Graduação, INPA, 2026.

1. Identificação de espécies arbóreas. 2. Avaliação do ponto de perda de turgor. 3. Espectroscopia. I. Durgante, Flávia Machado. II. Schöngart, Jochen. III. Mori, Gisele Biem. IV. Pereira, Luciano. V. Título.

CDD 543.5

---

## AGRADECIMENTOS

Ao longo desta trajetória de doutorado, muitas pessoas e instituições contribuíram para a realização desta tese. Expresso aqui minha profunda gratidão a todos que fizeram parte dessa caminhada científica, profissional e pessoal. A caminhada foi longa, desafiadora, mas repleta de encantos. Este trabalho trouxe não somente uma tese, trouxe experiências incríveis, paisagens extraordinárias e principalmente, pessoas maravilhosas que marcaram profundamente esta jornada. Esta tese é um exemplo de que a ciência não se constrói sozinha, foi com a dedicação de muitas mãos que este trabalho foi realizado. É com enorme satisfação, gratidão e sentimento de realização que compartilho aqui o resultado de tantos anos de trabalho, aprendizado e dedicação.

Agradeço primeiramente às agências de fomento e instituições de pesquisa que viabilizaram este trabalho por meio de apoio financeiro, infraestrutura e suporte institucional: ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), ao Programa de Pós-Graduação em Botânica (PPG-BOT), ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de doutorado, a Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Amazonas (FAPEAM) e a Fundação Biosfera com o custeio da bolsa após o prazo regular da CAPES. A pesquisa esteve ancorada pelo projeto Hydrotraits em colaboração com Karlsruher Institut für Technologie (KIT), Instituto de Bioquímica Max Planck e o Grupo de ecologia, monitoramento e uso sustentável de áreas úmidas (MAUA), financiada pelo projeto alemão-brasileiro ATTO (Amazon Tall Tower Observatory), que contou com o apoio do Ministério Federal da Educação e Investigação da Alemanha (contratos BMBF 01LK1602F e 01LK2101D) e do Ministério da Ciência, Tecnologia, Inovação e Comunicação do Brasil (FINEP/MCTIC, contrato 01.11.01248.00). Agradecemos também ao projeto PELD/MAUA (processo n° 441811/2020-5 (CNPq), 01.02.016301.02630/2022-76 (FAPEAM); Chamada CNPq/MCTI/CONFAP-FAPs/PELD N° 21/2020); ao projeto ATTO Hydrotraits (financiado pelo CNPq, Chamada N° 01/2022, processo n° 440166/2022-5; Universal Amazonas N° 006/2019); aos projetos Spectra-pop EDITAL N° 006/2024 - MULHER FAZ CIÊNCIA – FAPEAM (01.02.016301.04984/2024-17) e Herb-Spectra-Amazônia, MCTI/CNPq N° 03/2025 - Pró-Amazônia (processo n° 442571/2025-9).

Aos meus orientadores e pesquisadores, Flávia Durgante, Jochen Schöngart, Florian Wittmann, Maria Tereza Fernandes Piedade, Luciano Pereira que contribuíram

com discussões, sugestões, ensinamentos e apoio técnico ao longo destes anos, meu sincero agradecimento. Em especial à minha orientadora Flávia Durgante, expresso minha mais profunda gratidão. Obrigada pela confiança depositada em mim, paciência, parceria, sobretudo pelo incentivo e motivação para nunca desistirmos. Sua dedicação à ciência amazônica, sua sensibilidade humana e sua capacidade de enxergar potencial mesmo nos momentos de insegurança foram fundamentais para minha formação como pesquisador. Seu exemplo como pesquisadora sempre foi uma inspiração pra mim, na qual sou eternamente grata pelas oportunidades e ensinamentos essenciais para o meu crescimento profissional.

Aos membros da banca de qualificação pelas contribuições valiosas ao desenvolvimento da tese: Luciano Pereira, Bruce Nelson, Ricardo Perdiz, Flávia Costa e Silvana Nisgoski.

Ao grupo MAUA, no qual faço parte, agradeço pelas parcerias de campo, o esforço coletivo nas campanhas foi essencial para a realização deste trabalho, e levo comigo não apenas os dados coletados, mas também as histórias, aprendizados e amizades construídas ao longo dessas campanhas. Em especial, a equipe do projeto Hydrotraits Flávia Durgante, Caroline Mallmann, Caroline Vasconcelos, Maíra Conde e Priscila Amaral de Sá, essenciais em todas as etapas de campo e de escrita, onde compartilhamos dificuldades e conhecimentos, são amizades que levarei para a vida. A ciência se constrói coletivamente, e essa caminhada certamente foi mais leve graças à presença e companherismo de vocês. Também agradeço aos mateiros, escaladores, parabolísticos e auxiliares locais que tornaram possível a coleta de dados em ambientes muitas vezes remotos e desafiadores da Amazônia. Também expresso minha profunda gratidão aos colaboradores do projeto ATTO que sempre foram solícitos e colaborativos, tornando a experiência única e agradável na estação científica do Uatumã.

Aos meus pais e familiares, agradeço o apoio incondicional e compreensão durante esta jornada. À minha família, especialmente ao meu companheiro de vida Diego Desconci e minha filha Emma, agradeço o amor, a paciência e o apoio diário. Obrigado por compreenderem as ausências, as longas viagens de campo, os períodos intensos de escrita e análise, meu cansaço e por serem minha maior motivação para seguir em frente.

Por fim, agradeço à Amazônia, sua beleza, diversidade e grandiosidade que foram a principal inspiração deste trabalho. Que o conhecimento produzido aqui contribua, ainda que modestamente, para a conservação e compreensão das florestas amazônicas e de sua extraordinária biodiversidade.

## RESUMO

Reconhecida como o maior centro de diversidade arbórea tropical do planeta, a Amazônia ainda apresenta extensas lacunas de conhecimento sobre a ecologia e a taxonomia de suas espécies. Com a intensificação das mudanças climáticas e da degradação ambiental torna-se urgente o desenvolvimento de metodologias que acelerem a obtenção de informações ecológicas e taxonômicas para ampliar o monitoramento da biodiversidade e subsidiar estratégias de conservação. Esta tese integra espectroscopia de reflectância e ecofisiologia vegetal. O trabalho investiga o potencial da espectroscopia VIS–NIR para minimizar erros de identificação taxonômica em inventários florestais, avalia a variação do ponto de perda de turgor (TLP) em diferentes ecossistemas amazônicos e testa métodos de reflectância foliar para acelerar a quantificação desse traço hidráulico em larga escala. O estudo foi conduzido em três ecossistemas contrastantes da Amazônia: floresta de terra-firme, campinarana e floresta alagável de igapó, localizados na região central e oriental da bacia amazônica. No primeiro capítulo, foi avaliado o potencial da espectroscopia de reflectância para a identificação de espécies arbóreas em campo, utilizando diferentes tecidos vegetais (casca externa, casca interna e folhas frescas). Os modelos espectrais apresentaram alta acurácia na discriminação das espécies. Os resultados evidenciam a aplicabilidade da espectroscopia como ferramenta para otimizar inventários florestais em ambientes de alta diversidade. No segundo capítulo, foi investigada a variação do TLP em espécies arbóreas distribuídas nos três ecossistemas, bem como sua relação com traços funcionais foliares, da madeira e nutrientes. Os resultados indicaram que o TLP não diferiu significativamente entre ecossistemas, apresentando ampla variação entre espécies. No terceiro capítulo, foi avaliado o potencial da espectroscopia VIS–NIR para estimar o TLP e parâmetros da curva pressão-volume (P–V). Modelos baseados diretamente em espectros foliares apresentaram baixo desempenho na predição do TLP. Em contraste, modelos aplicados a dados obtidos durante o processo de desidratação foliar apresentaram alto desempenho na estimativa do potencial hídrico e do conteúdo relativo de água, permitindo a reconstrução de curvas P–V e a obtenção indireta do TLP. De forma geral, os resultados demonstram que a espectroscopia de reflectância possui elevado potencial tanto para a identificação de espécies quanto para a estimativa de atributos fisiológicos, contribuindo para a superação de limitações operacionais em estudos ecológicos na Amazônia. A integração entre abordagens espectrais e ecofisiológicas amplia as possibilidades de investigação da diversidade e do funcionamento das florestas tropicais, fornecendo subsídios para o monitoramento e a compreensão das respostas das espécies às condições ambientais.

**Palavras-chaves:** Reflectância espectral, ecofisiologia, traços hidráulicos, ecossistemas amazônicos, diversidade arbórea, espectroscopia VIS-NIR, estresse hídrico

## ABSTRACT

Recognized as the world's largest center of tropical tree diversity, the Amazon still has significant gaps in our understanding of the ecology and taxonomy of its species. Given the intensification of climate change and environmental degradation, the development of methodologies to accelerate the collection of ecological and taxonomic information has become urgent and is essential for expanding biodiversity monitoring and informing conservation strategies. This thesis integrates reflectance spectroscopy and plant ecophysiology. The study investigates the potential of VIS–NIR spectroscopy to minimize taxonomic identification errors in forest inventories, assesses the variation in the turgor loss point (TLP) across different Amazonian ecosystems, and tests leaf reflectance methods to accelerate the large-scale quantification of this hydraulic trait. The study was conducted in three contrasting Amazonian ecosystems: terra-firme forest, campinarana, and igapó floodplain forest, located in the central and eastern regions of the Amazon basin. In the first chapter, the potential of reflectance spectroscopy for identifying tree species in the field was evaluated using different plant tissues (outer bark, inner bark, and fresh leaves). The spectral models demonstrated high accuracy in species discrimination. The results demonstrate the applicability of spectroscopy as a tool to optimize forest inventories in highly diverse environments. In the second chapter, the variation in TLP across tree species distributed across the three ecosystems was investigated, as well as its relationship with leaf, wood, and nutrient functional traits. The results indicated that TLP did not differ significantly among ecosystems, showing wide variation among species. In the third chapter, the potential of VIS–NIR spectroscopy to estimate TLP and pressure–volume (P–V) curve parameters was evaluated. Models based directly on leaf spectra performed poorly in predicting TLP. In contrast, models applied to data obtained during the leaf dehydration process performed well in estimating water potential and relative water content, allowing for the reconstruction of P–V curves and the indirect determination of TLP. Overall, the results demonstrate that reflectance spectroscopy has high potential for both species identification and the estimation of physiological attributes, contributing to overcoming operational limitations in ecological studies in the Amazon. The integration of spectral and ecophysiological approaches expands the possibilities for investigating the diversity and functioning of tropical forests, providing insights for monitoring and understanding species' responses to environmental conditions.

**Keywords:** Spectral reflectance, ecophysiology, hydraulic traits, Amazonian ecosystems, tree diversity, VIS-NIR spectroscopy, water stress

## LISTA DE TABELAS

### CAPÍTULO 1

**Table 1.** Selected tree species in each ecosystem. A minimum of ten individuals were used for each species. n is the number of individuals collected. ....29

**Table 2.** Results of the linear discriminant analysis (LDA) for the three tissue types within each ecosystem; general model encompassing all ecosystems; general model built with the wavelengths selected by the stepwise method and external validation with data from other sites. Accuracy was assessed using the leave-one-out (LOO) and holdout (70/30 split) cross-validations. n represents the number of individual trees used. ....35

**Table S1:** Species collected from the other sites (Xingu, Trombetas and Tapajós) to make up the independent data set to test the general model built with 26 species (only the species that were the same with the other sites are shown here). The number of individuals N is shown for outer and inner bark (b) and for fresh leaf (l) for each species at each site.....58

**Table S2:** Variables were selected using the stepwise method. Wavelengths (nm) of each tissue are shown by spectral region. ....60

### CAPÍTULO 2

Tabela 1. Comparação entre modelos lineares múltiplos (lm) e modelo linear misto (lmer) utilizados para avaliar o efeito conjunto de traços funcionais sobre o TLP. Modelos por espécie utilizaram médias ( $n = 48$ ), enquanto o modelo misto foi ajustado ao nível individual, incluindo espécie como efeito aleatório. Códigos de significância: \*\*\*  $p < 0.001$ ; \*\*  $p < 0.01$ ; \*  $p < 0.05$ ;  $p < 0.1$ ; ns = não significativo. ....76

Tabela S1. Espécies coletadas para determinação das curvas de P–V por ecossistema em cada sítio amostrado, n é o número de indivíduos coletados por espécie, TLP (Mpa) é a média da espécie e DoR é a dominância relativa da espécie. ....87

### CAPÍTULO 3

Tabela 1. Espécies coletadas para determinação das curvas p-v por ecossistema, n é o número de indivíduos coletados por espécie. ....98

Tabela 2. Resultado da performance dos modelos PLSR (K-fold = 5; 50 x); n= número de espectros utilizados para construir o modelo.  $R^2$  = coeficiente de determinação; RMSE= erro quadrático médio, expresso na mesma unidade do traço; MAE= erro absoluto médio; Ncomp= número ótimo de componentes. ....102

## LISTA DE FIGURAS

### CAPÍTULO 1

**Fig. 1** Map of the study area in Central Amazon, showing the sampling permanent plots where spectral data were collected from tree species. Solid black markers represent plots in upland (circles), white-sand (triangles), and floodplain forests (squares). .....27

**Fig. 2** Reflectance spectral signature for each tissue: panels a, c, and e show examples of field measurements for the outer bark; inner bark; and fresh leaf respectively; panels b, d, and f show the corresponding reflectance spectrum. ....31

**Fig. 3** Mean spectral reflectance curves of tree species per tissue type across ecosystems. Species abbreviations are as follows: upland forest (COR = *Corythophora alta*, ECC = *Ecclinusa guianensis*, MAE = *Manilkara elata*, MIC = *Micrandropsis scleroxylon*, POA = *Pouteria anomala*, PRO = *Protium apiculatum*, RIN = *Rinorea guianensis*, SAC = *Sacoglottis guianensis*, SCL = *Scleronema micranthum*, and SWR = *Swartzia reticulata*); white-sand ecosystem (ALD = *Aldina heterophylla*, CAT = *Catostemma sclerophyllum*, CYB = *Cybianthus fulvopulverulentus*, FER = *Ferdinandusa chlorantha*, MAB = *Manilkara bidentata*, PRA = *Pradosia schomburgkiana*, RUI = *Ruizterania retusa*, SAC = *Sacoglottis guianensis*, SCL = *Scleronema micranthum*, and SIM = *Simaba guianensis*); floodplain forest (COU = *Couratari tenuicarpa*, ESC = *Eschweilera tenuifolia*, HEV = *Hevea spruceana*, MAB = *Manilkara bidentata*, MAC = *Macrolobium acaciifolium*, MAL = *Malouetia tamaquarina*, OCO = *Ocotea aciphylla*, POP = *Pouteria pachyphylla*, SAC = *Sacoglottis guianensis*, and SWA = *Swartzia acuminata*). .....34

**Fig. 4** Confusion matrices resulting from LOO validation for each model tested for across different ecosystems. The diagonal represents correct predictions of species identification, while off the diagonal line are the incorrect predictions using the spectroscopic method. Species listed horizontally correspond to those identified by a taxonomist, while those listed vertically correspond to species “identified” using spectroscopy. Species abbreviations are as follows: Upland forest (COR = *Corythophora alta*, ECC = *Ecclinusa guianensis*, MAE = *Manilkara elata*, MIC = *Micrandropsis scleroxylon*, POA = *Pouteria anomala*, PRO = *Protium apiculatum*, RIN = *Rinorea guianensis*, SAC = *Sacoglottis guianensis*, SCL = *Scleronema micranthum*, and SWR =

*Swartzia reticulata*); white-sand ecosystem (ALD = *Aldina heterophylla*, CAT = *Catostemma sclerophyllum*, CYB = *Cybianthus fulvopulverulentus*, FER = *Ferdinandusa chlorantha*, MAB = *Manilkara bidentata*, PRA = *Pradosia schomburgkiana*, RUI = *Ruizterania retusa*, SAC = *Sacoglottis guianensis*, SCL = *Scleronema micranthum*, and SIM = *Simaba guianensis*); floodplain forest (COU = *Couratari tenuicarpa*, ESC = *Eschweilera tenuifolia*, HEV = *Hevea spruceana*, MAB = *Manilkara bidentata*, MAC = *Macrolobium acaciifolium*, MAL = *Malouetia tamaquarina*, OCO = *Ocotea aciphylla*, POP = *Pouteria pachyphylla*, SAC = *Sacoglottis guianensis*, and SWA = *Swartzia acuminata*). .....36

**Fig. 5.** Confusion matrix resulting from LOO validation of the general model from different tissues. The diagonal line represents the correct predictions for species identification and those off the diagonal line are the incorrect predictions using the spectroscopic method. Species listed horizontally correspond to species identified by a taxonomist, while those listed vertically correspond to species “identified” using spectroscopy. \*Species are the same as table 1 and Figs. 3 and 4. ....38

**Fig. 6** Mean spectral reflectance curves of all species sampled at the ATTO site, with the wavelengths selected (vertical green lines) for the general model by tissue type using the stepwise selection technique. \*Species are the same as table 1 and figs 3, 4 and 5. ....39

**Fig. S1:** Location map of the sites sampled for the external validation with data independent of the ATTO site. The green circles are the ATTO site plots used to build the model, the purple circles are the Trombetas plots, the orange circles are the Tapajós plots and the pink circles are the Xingu plots used to test the model. ....57

**Fig. S2:** Graph of the coefficient of variation (CV) by tissue in each ecosystem on the left (A) and by ecosystem comparing the tissues on the right (B). ....59

**Fig. S3:** Confusion matrices resulting from external validation of the general model from different tissues, testing species from other sites. Panel **a** is the resulting by outer bark; panel **b** is the resulting by inner bark and panel **c** is the resulting by fresh leaf. The diagonal represents correct predictions of species identification, while off the diagonal line are the incorrect predictions using the spectroscopic method. Species listed horizontally correspond to those identified by a taxonomist, while those listed vertically correspond to species “identified” using spectroscopy. Species abbreviations are as follows: ESC = *Eschweilera tenuifolia*, HEV = *Hevea spruceana*, MAB = *Manilkara*

|                                                                                                                                                                                                                                            |    |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| <i>bidentata</i> , POA = <i>Pouteria anomala</i> , PRA = <i>Pradosia schomburgkiana</i> , RIN = <i>Rinorea guianensis</i> , RUI = <i>Ruizterania retusa</i> , SAC = <i>Sacoglottis guianensis</i> , SWA = <i>Swartzia acuminata</i> . .... | 60 |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|

## CAPÍTULO 2

|                                                                                                                                                                                                                                                                                           |    |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Figura 1. Mapa de localização dos locais de estudo, cada sítio contém os três ecossistemas representados, exceto o Xingu, que por questões de logística só foi possível ter uma medida de TLP, no igapó. Os círculos preenchidos são as parcelas onde foram coletados os indivíduos. .... | 68 |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|

|                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                         |    |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Figura 2. Os gráficos de violino mostram a distribuição do ponto de perda de turgor (TLP) das espécies em três ecossistemas amazônicos: igapó = floodplain forest (n=12); terra-firme = upland (n=17); campinarana = white-sand (n=19). O boxplot interno indica a mediana, os quartis e a amplitude dos dados. Os pontos em vermelho representam a média do ecossistema e a linha azul tracejada é a média total. .... | 72 |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|

|                                                                                                                                                                                                                                                           |    |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Figura 3. Regressões lineares simples com $R^2$ e valores de $p$ indicando a relação entre o ponto de perda de turgor (TLP) e traços funcionais das árvores estudadas para as 48 espécies dos três ecossistemas. A linha em azul indica a tendência. .... | 74 |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|

|                                                                                                                                                                                                                  |    |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Figura 4. Regressões lineares simples com $R^2$ e valores de $p$ indicando a relação entre o ponto de perda de turgor (TLP) e traços funcionais por ecossistema. Linhas indicam a tendência do ecossistema. .... | 75 |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|

|                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                            |    |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Figura S1. Distribuição do potencial hídrico no ponto de perda de turgor (TLP) para todos os indivíduos amostrados nos três ecossistemas amazônicos. O painel superior mostra o histograma da frequência dos valores de TLP (MPa) considerando o conjunto total de dados, com a linha tracejada em vermelho indicando a média total (-2,03 MPa). O painel inferior apresenta boxplots dos valores de TLP por ecossistema: floresta alagável (floodplain forest, $n = 28$ ), terra-firme (upland, $n = 44$ ) e campinarana (white-sand, $n = 60$ ). As caixas representam o intervalo interquartil e a linha central indica a mediana. .... | 88 |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|

|                                                                                                                                                                                                                                                                                        |  |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--|
| Figura S2. Valores do <i>community-weighted mean</i> (CWM) do potencial hídrico no ponto de perda de turgor (TLP) em três ecossistemas amazônicos (igapó= <i>floodplain forest</i> , terra-firme= <i>upland</i> e campinarana= <i>white-sand</i> ). Os pontos coloridos representam os |  |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--|

diferentes sítios de amostragem (ATTO, Tapajós, Trombetas e Xingu), enquanto os pontos pretos indicam a média do CWM por ecossistema. ....89

### CAPÍTULO 3

Figura 1. Mapa da área de estudo na Amazônia Central, mostrando as parcelas permanentes de amostragem onde foram coletados dados espectrais e folhas de espécies arbóreas para a construção de curvas P-V. ....96

Figura 2. Curvas P-V estimadas a partir de espectros e observadas dos indivíduos testados. Painel da esquerda são os indivíduos de *Protium apiculatum* (PRO) e painel da direita refere-se aos indivíduos de *Scleronema micranthum* (SCL). ....103

Figura 3. Comparação dos TLPs estimados dos três indivíduos de *Protium apiculatum* (PRO) com o TLP observado. Gráficos à esquerda são as curvas P-V reais, medidas experimentalmente e gráficos à direita são as curvas P-V geradas a partir de dados estimados dos mesmos indivíduos. ....104

Figura 4. Comparação dos TLPs estimados dos três indivíduos de *Scleronema micranthum* (SCL) com o TLP observado. Gráficos à esquerda são as curvas P-V reais, medidas experimentalmente e gráficos à direita são as curvas P-V geradas a partir de dados estimados dos mesmos indivíduos. ....105

Figura S1. Espectros de reflectância foliar coletados ao longo do processo de desidratação durante a construção das curvas pressão–volume (P–V) para indivíduos de *Protium apiculatum* (painel superior) e *Scleronema micranthum* (painel inferior). As curvas coloridas correspondem aos espectros adquiridos em diferentes pontos da curva P–V, acompanhando a redução progressiva do conteúdo hídrico foliar. A escala de cores representa a sequência temporal da desidratação, do estado mais hidratado ao mais seco. As variações na reflectância ao longo do espectro refletem mudanças na estrutura óptica e no conteúdo de água das folhas, com destaque para as bandas de absorção da água em torno de 1450 nm e 1940 nm, onde se observa aumento da reflectância com a perda de água ao longo da desidratação. durante o processo de secagem. ....114

## SUMÁRIO

|                                                                                                                                                               |    |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| INTRODUÇÃO GERAL .....                                                                                                                                        | 16 |
| OBJETIVOS.....                                                                                                                                                | 21 |
| Capítulo 1.....                                                                                                                                               | 21 |
| Capítulo 2.....                                                                                                                                               | 21 |
| Capítulo 3.....                                                                                                                                               | 21 |
| CAPÍTULO 1: Explorando o potencial da espectroscopia de campo para a identificação de espécies arbóreas em diferentes ecossistemas florestais amazônicos..... | 22 |
| Title page .....                                                                                                                                              | 24 |
| Summary .....                                                                                                                                                 | 25 |
| 1. Introduction.....                                                                                                                                          | 25 |
| 2. Materials and Methods.....                                                                                                                                 | 28 |
| 2.1 Study sites .....                                                                                                                                         | 28 |
| 2.2 Sampling design .....                                                                                                                                     | 31 |
| 2.3 Spectral data .....                                                                                                                                       | 32 |
| 2.4 Data analysis .....                                                                                                                                       | 34 |
| 3. Results.....                                                                                                                                               | 35 |
| 4. Discussion.....                                                                                                                                            | 42 |
| Acknowledgements.....                                                                                                                                         | 46 |
| Author contributions .....                                                                                                                                    | 47 |
| References.....                                                                                                                                               | 48 |
| Supplementary material .....                                                                                                                                  | 59 |
| CAPÍTULO 2: Investigando a variação do ponto de perda de turgor em três ecossistemas da Amazônia centro-oriental.....                                         | 63 |
| Title page .....                                                                                                                                              | 65 |
| Resumo .....                                                                                                                                                  | 66 |
| Introdução .....                                                                                                                                              | 66 |
| Material e Métodos: .....                                                                                                                                     | 69 |
| Locais de estudo .....                                                                                                                                        | 69 |
| Amostragem e coleta dos dados .....                                                                                                                           | 70 |
| Análise de dados.....                                                                                                                                         | 72 |
| Resultados .....                                                                                                                                              | 74 |
| Padrão Geral dos Ecossistemas .....                                                                                                                           | 74 |
| Variação do TLP dentro de cada ecossistema .....                                                                                                              | 77 |

|                                                                                                         |     |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Efeito conjunto dos traços funcionais sobre TLP.....                                                    | 77  |
| Discussão .....                                                                                         | 79  |
| Agradecimentos .....                                                                                    | 82  |
| Referências bibliográficas.....                                                                         | 84  |
| Material suplementar .....                                                                              | 89  |
| CAPÍTULO 3: Espectroscopia VIS-NIR como ferramenta para estimar os parâmetros de tolerância à seca..... | 92  |
| Title Page .....                                                                                        | 94  |
| Resumo .....                                                                                            | 95  |
| 1 Introdução .....                                                                                      | 96  |
| 2 Material e Métodos .....                                                                              | 98  |
| 2.1 Locais de estudo .....                                                                              | 98  |
| 2.2 Amostragem e coleta de dados.....                                                                   | 99  |
| 2.3 Análise de dados.....                                                                               | 102 |
| 3 Resultados.....                                                                                       | 103 |
| 3.1 Desempenho dos modelos espectrais .....                                                             | 103 |
| 3.2 Reconstrução das curvas P–V e estimativa de TLP a partir das predições espectrais .....             | 104 |
| 4 Discussão .....                                                                                       | 108 |
| Agradecimentos .....                                                                                    | 111 |
| 5 Referências bibliográficas.....                                                                       | 113 |
| Material Suplementar.....                                                                               | 116 |
| REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....                                                                        | 117 |
| SÍNTESE .....                                                                                           | 124 |
| DECLARAÇÃO NO USO DE INTELIGÊNCIA ARTIFICIAL .....                                                      | 126 |
| ANEXO A – Ata da Aula de Qualificação.....                                                              | 127 |
| ANEXO B – Ata da Defesa.....                                                                            | 128 |

## INTRODUÇÃO GERAL

A Amazônia abriga a maior diversidade de espécies arbóreas do planeta, organizada em comunidades complexas e estruturalmente heterogêneas, distribuídas ao longo de gradientes edáficos, hidrológicos e climáticos marcantes (ter Steege *et al.* 2013). A estimativa é de que existam entre 13.000 e 17.000 espécies arbóreas (ter Steege *et al.* 2020). Essa diversidade sustenta serviços ecossistêmicos essenciais, como o sequestro de carbono, a regulação do clima regional e global e a manutenção do ciclo hidrológico da América do Sul (Malhi *et al.* 2008; Gatti *et al.* 2021). Entretanto, a própria magnitude dessa biodiversidade impõe desafios metodológicos profundos à sua compreensão ecológica, uma vez que grande parte do conhecimento disponível ainda se baseia em um número restrito de espécies, ecossistemas e localidades (Nelson *et al.* 1990; Hopkins 2019; Carvalho *et al.* 2023). Paralelamente, o avanço das mudanças climáticas, do desmatamento, dos incêndios florestais e das mudanças no uso da terra intensifica a perda de biodiversidade e reforça a urgência de compreender como as florestas amazônicas responderão a essas pressões ambientais (Flores *et al.* 2024).

Essa heterogeneidade ambiental é particularmente evidente nas formações fitofisionômicas em ecossistemas amazônicos contrastantes que variam desde ambientes bem drenados à sazonalmente alagados. O ecossistema predominante na Amazônia é a floresta de terra-firme, representando a maior proporção da cobertura florestal da bacia amazônica (Oliveira-filho *et al.* 2021). Se divide em platô, em altitudes entre 90 e 130 m a.n.m, com solos argilosos profundos, bem drenados e com alta capacidade de retenção de água, e o baixio, que quase não apresenta variação topográfica, apresentam solos mais arenosos e sazonalmente encharcados (Chauvel *et al.* 1987; Ferraz *et al.* 1998; Ribeiro *et al.* 1999; Tomasella *et al.* 2008). Essas florestas apresentam dossel alto e contínuo, com árvores emergentes que podem ultrapassar 40 m e elevada diversidade arbórea (Pitman *et al.* 2001; Ribeiro *et al.* 1999). Em contraste, 30% da bacia são complexos de áreas úmidas (Junk *et al.* 2011), incluindo florestas de várzea e igapó, buritizais e savanas hidromórficas (Oliveira-filho *et al.* 2021). As florestas de áreas alagáveis ocorrem em áreas sazonalmente inundadas e se dividem em várzea, banhada pelos rios de águas brancas originárias das bacias hidrográficas andinas, trazendo sedimentos ricos em nutrientes; e igapó banhada por águas pretas ou claras originárias no Escudo da Guiana e do Escudo Central Brasileiro (Junk *et al.* 2011). As águas pretas são pobres em sedimentos em suspensão e carregam poucos nutrientes, assim os solos das planícies

alagáveis associadas a esses rios são de baixa fertilidade e elevada acidez, mas os igapós de águas claras apresentam solos geralmente mais ricos em nutrientes que os de água-preta (Junk *et al.* 2015). O regime de inundação pode durar de 11 a 296 dias por ano, dependendo da região, submergindo parcialmente ou totalmente a vegetação (Wittmann *et al.* 2006; Householder *et al.* 2021). Esse estresse hídrico sazonal impõe forte filtro ecológico, selecionando espécies tolerantes tanto à anoxia durante o alagamento quanto ao déficit hídrico durante a estação seca (Parolin *et al.* 2004; Valle Ferreira 2000). O igapó é caracterizado por baixa produtividade primária, dossel menos contínuo e composição florística com menor riqueza de espécies em comparação com as florestas de várzea, sendo dominado por espécies altamente adaptadas a esse regime hidrológico (Wittmann *et al.* 2006, 2010). Além desses, destacam-se os ecossistemas de areia-branca, as campinaranas, que cobrem cerca de 5% da área da bacia amazônica (Adeney *et al.* 2016). Ocorrem sobre solos extremamente arenosos, ácidos e pobres em nutrientes, com baixa retenção hídrica (Luizão *et al.* 2007; Targhetta *et al.* 2015), resultando em fisionomias mais abertas, dossel mais baixo (10 a 20 m de altura), ou mais arbustivas, sem dossel, fornecendo condições para alta incidência de radiação solar e a temperatura mais alta do que nas florestas de platô (Medina *et al.* 1978; Espinoza *et al.* 2025). Assim este ambiente se torna muito seco e quente durante a estação seca. A estrutura e composição florística refletem a limitação edáfica, resultando em comunidades especializadas, com alto grau de endemismo (Demarchi *et al.* 2022) e com menor diversidade de espécies em relação às florestas de terra-firme (Adeney *et al.* 2016; Demarchi *et al.* 2022).

Evidências recentes e projeções climáticas indicam que a Amazônia já enfrenta o aumento na frequência e intensidade de secas extremas, inundações e ondas de calor, processos que elevam o risco de mortalidade arbórea em larga escala (IPCC 2023, Marengo *et al.* 2024; Schöngart *et al.* 2024). Episódios de seca severa registrados nas últimas décadas têm sido associados a aumentos significativos na mortalidade de árvores e à redução do crescimento florestal em diferentes regiões da Amazônia (Phillips *et al.* 2009; Feldpausch *et al.* 2016; Esquivel-Muelbert *et al.* 2020). A mortalidade induzida por seca em florestas tropicais está fortemente associada a falhas hidráulicas no sistema vascular das plantas, resultante da incapacidade das plantas de manterem o transporte de água e o funcionamento fisiológico sob condições prolongadas de déficit hídrico (Choat *et al.* 2012; Anderegg *et al.* 2016; Fontes *et al.* 2018). Nesse contexto, traços hidráulicos tornaram-se centrais para compreender e prever a vulnerabilidade das espécies às mudanças climáticas. Entre esses traços, o ponto de perda de turgor (Turgor Loss Point –

TLP) destaca-se como um dos indicadores mais consistentes da tolerância à seca em plantas, refletindo o potencial hídrico no qual as células foliares perdem turgor e começam a sofrer limitações fisiológicas associadas ao estresse hídrico (Bartlett *et al.* 2012; Maréchaux *et al.* 2015). O TLP está intimamente associado com a disponibilidade hídrica no ambiente (Bartlett *et al.* 2012), portanto, espera-se que a variação deste traço entre ecossistemas amazônicos ocorrendo em gradientes hidroedáficos seja marcante.

Apesar de sua relevância ecológica, o conhecimento sobre a variação do ponto de perda de turgor (TLP) em espécies amazônicas ainda é limitado, especialmente diante da amplitude taxonômica e da heterogeneidade ambiental da região. Estudos existentes demonstram forte variação interespecífica do TLP em florestas tropicais da Guiana Francesa, mas baseiam-se em um número restrito de espécies de terra-firme e em poucos sítios (Maréchaux *et al.* 2015). Como consequência, permanece pouco documentado como o TLP varia entre ecossistemas amazônicos contrastantes em regime hidrológico, como campinaranas e florestas alagáveis, bem como o papel relativo de traços funcionais, condições ambientais e plasticidade intraespecífica na determinação desse traço em escalas regionais (Bartlett *et al.* 2014; Smith-Martin *et al.* 2023).

Essa lacuna decorre de limitações metodológicas. A mensuração tradicional do TLP, baseada em curvas de pressão–volume, é trabalhosa, demorada e logisticamente restritiva, exigindo infraestrutura, tempo e acompanhamento contínuo da desidratação das folhas (Tyree & Hammel 1972; Sack *et al.* 2010). Em ambientes amazônicos remotos, essas exigências tornam inviável a amostragem de grandes conjuntos de espécies, de indivíduos e de ecossistemas. Como consequência, a ecologia funcional amazônica enfrenta um paradoxo: os traços fisiológicos mais informativos são justamente os mais difíceis de medir em escala.

Abordagens baseadas em reflectância espectral surgem como alternativas promissoras para ampliar a escala de quantificação de traços funcionais em plantas (Asner *et al.* 2014; Costa *et al.* 2018). A reflectância nas regiões do visível (VIS), infravermelho próximo (NIR) e infravermelho de ondas curtas (SWIR) do espectro eletromagnético, é sensível à estrutura interna da folha, ao conteúdo de água, à composição química e às propriedades anatômicas dos tecidos vegetais (Ustin & Jacquemoud 2020). Modelos de regressão por mínimos quadrados parciais (PLSR) permitem explorar a alta dimensionalidade dos dados espectrais e estimar variáveis fisiológicas contínuas, como potencial hídrico ( $\Psi$ ) e conteúdo relativo de água (RWC), com elevada acurácia (Wold *et al.* 2001; Cotrozzi *et al.* 2017; Sapes *et al.* 2024). Um estudo recente demonstrou que é

possível reconstruir curvas P–V hiperespectrais e estimar o TLP a partir de séries espectrais obtidas durante a desidratação foliar (Castillo-Argaez *et al.* 2024), abrindo perspectivas para acelerar a caracterização da tolerância à seca em comunidades diversas. No entanto, a capacidade da espectroscopia de reflectância em prever traços hidráulicos ainda é incipiente. Por exemplo, tentativas recentes de estimar o potencial de perda de condutividade (P50), indicam que a relação entre as assinaturas espectrais e o traço hidráulico nem sempre é direta ou robusta (Garcia *et al.* 2025). Portanto, aprofundar a investigação do potencial da reflectância espectral para estimar traços hidráulicos foliares, como o ponto de perda de turgor, torna-se um passo essencial para avaliar a viabilidade dessas abordagens em florestas tropicais hiperdiversas, como a Amazônia.

Além da estimativa de traços funcionais, a reflectância espectral também tem sido amplamente utilizada para discriminar e identificar espécies com base em suas assinaturas espectrais características (Durgante *et al.* 2013). Nas últimas décadas, o reconhecimento das limitações na taxonomia clássica em florestas hiperdiversas tem impulsionado o desenvolvimento de abordagens integrativas para a identificação de espécies, combinando informações morfológicas, genéticas, funcionais e espectrais (Draper *et al.* 2020). Em campo, a identificação botânica é uma atividade particularmente desafiadora, pois é frequentemente limitada pela escassez de material fértil, pela elevada similaridade morfológica entre espécies, pela falta de especialistas em campo e de confirmação em herbários (Gomes *et al.* 2013; Hopkins 2007). Em florestas tropicais, diversos estudos tem demonstrado sucesso com a espectroscopia NIR para discriminar espécies arbóreas (Durgante *et al.* 2013; Lang *et al.* 2015), apoiar inventários florestais com espectros de casca (Hadlich *et al.* 2018) e auxiliar na delimitação de espécies (Damasco *et al.* 2019; Prata *et al.* 2018; Vasconelos *et al.* 2020). Porém, esses estudos estão limitados às florestas de terra-firme, sendo essencial expandir a aplicabilidade da espectroscopia de reflectância a outros ecossistemas e tornar viável a identificação precisa e de qualidade aos inventários de biodiversidade. A identificação correta das espécies constitui o primeiro passo fundamental para o avanço de qualquer etapa subsequente relacionada à pesquisa ecológica, ao manejo florestal e às ações de conservação. Somente a partir de uma base taxonômica sólida é possível quantificar a biodiversidade, reconhecer padrões de abundância e raridade, e avaliar quais grupos estão mais vulneráveis às mudanças ambientais.

Diante desses desafios, essa tese propõe uma abordagem metodológica integrada, ao combinar identificação taxonômica espectral, análise ecológica de um traço hidráulico

pouco explorado, essencial para avançar na previsão da vulnerabilidade das florestas tropicais às mudanças climáticas, e no desenvolvimento de atalhos metodológicos baseados em reflectância que permitam expandir a escala de quantificação de traços em comunidades altamente diversas. Nesse contexto, esta pesquisa integra análises ecológicas para investigar a tolerância à seca e abordagens espectrais para explorar o potencial da reflectância espectral como ferramenta para ampliar o conhecimento sobre a diversidade amazônica.

A tese está organizada em três capítulos complementares, que integram abordagens de espectroscopia, taxonomia e ecofisiologia em três ecossistemas amazônicos: terra-firme, campinarana e floresta alagável de igapó.

O **capítulo 1** avalia o uso de assinaturas espectrais de diferentes tecidos da planta, coletadas diretamente em campo para identificação de espécies arbóreas em diferentes ecossistemas amazônicos. O capítulo testa a eficiência de modelos locais treinados com dados espectrais combinados dos diferentes ecossistemas e avalia sua capacidade de generalização espacial, oferecendo um possível controle na precisão e qualidade na identificação taxonômica em florestas hiperdiversas.

O **capítulo 2** investiga a variação do ponto de perda de turgor (TLP) entre espécies arbóreas abundantes distribuídas nos três ecossistemas contrastantes, avaliando padrões associados a traços funcionais foliares, traços da madeira e nutrientes foliares.

O **capítulo 3** explora o potencial da espectroscopia de reflectância (VIS–NIR) para estimar variáveis associadas às curvas pressão–volume e inferir o ponto de perda de turgor por meio de modelos espectrais.

Dessa forma, ao integrar abordagens de ecologia funcional e espectroscopia de reflectância, esta tese busca ampliar a compreensão sobre a variação da tolerância à seca em espécies arbóreas amazônicas e explorar o potencial de métodos espectrais para acelerar a caracterização funcional e o reconhecimento da biodiversidade em florestas tropicais hiperdiversas.

## **OBJETIVOS**

Investigar a variação do ponto de perda de turgor (TLP) entre ecossistemas amazônicos contrastantes e avaliar o potencial de abordagens espectrais para aprimorar a estimativa do TLP e no reconhecimento de espécies arbóreas em campo nos diferentes ecossistemas.

### **Capítulo 1.**

- Comparar a acurácia da identificação de espécies arbóreas a partir de espectros VIS–NIR de folhas frescas e de casca (interna e externa) em diferentes ecossistemas amazônicos;
- Testar a eficiência de um modelo local único treinado com dados espectrais combinados dos diferentes ecossistemas estudados na identificação de espécies;
- Avaliar a capacidade de generalização espacial do modelo local, verificando seu desempenho na identificação de espécies provenientes de sítios independentes;
- Detectar os comprimentos de onda mais informativos para o reconhecimento de espécies nos diferentes tecidos.

### **Capítulo 2.**

- Investigar a variação do ponto de perda de turgor (TLP) de espécies arbóreas abundantes entre ecossistemas amazônicos contrastantes e sua relação com traços funcionais.

### **Capítulo 3.**

- Avaliar o potencial da reflectância espectral para estimar o TLP e parâmetros da curva pressão–volume ( $\Psi$  e RWC), explorando modelos espectrais como uma alternativa mais eficiente às medições tradicionais.

**CAPÍTULO 1:** Explorando o potencial da espectroscopia de campo para a identificação de espécies arbóreas em diferentes ecossistemas florestais amazônicos.

---

## CAPÍTULO 1

---

Hadlich, H.L., Schöngart, J., Wittmann, F., Vasconcelos, C.C., Mallmann, C.L., Conde, M.L., de Sá P.A., Demarchi L.O., Mori G.B., Piedade M.T.F., Durgante, F.M. 2025. Exploring the potential of field spectroscopy for tree species identification in different Amazonian forest ecosystems. *Global Ecology and Conservation*, e03970. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2025.e03970>

## Title page

# Exploring the potential of field spectroscopy for tree species identification in different Amazonian forest ecosystems

**Hilana Louise Hadlich<sup>a</sup>, Jochen Schöngart<sup>a</sup>, Florian Wittmann<sup>a,b</sup>, Caroline C. Vasconcelos<sup>a</sup>, Caroline L. Mallmann<sup>c</sup>, Maíra L. G. Conde<sup>a</sup>, Priscila Amaral de Sá<sup>d</sup>, Layon O. Demarchi<sup>a</sup>, Gisele Biem Mori<sup>a,d</sup>, Maria T. F. Piedade<sup>a</sup> and Flavia Machado Durgante<sup>a,b</sup>**

<sup>a</sup> National Institute for Amazonian Research (INPA), Ecology, Monitoring and Sustainable Use of Wetlands (MAUA Group), Manaus, Amazonas, Brazil.

<sup>b</sup> Karlsruhe Institute of Technology (KIT), Department of Wetland Ecology, Rastatt, Germany.

<sup>c</sup> Federal University of Santa Maria (UFSM), Department of Geoscience, Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brazil.

<sup>d</sup> University of the State of Mato Grosso (UNEMAT), Postgraduate Program in Ecology and Conservation, Nova Xavantina, Mato Grosso, Brazil.

Authors for correspondence:

*Hilana L. Hadlich*

Email: [hilanalouise@gmail.com](mailto:hilanalouise@gmail.com)

*Flávia Durgante*

Email: [flaviamdforestal@gmail.com](mailto:flaviamdforestal@gmail.com)

## Summary

Species identification in Amazonian forest inventories is challenging due to a shortage of taxonomists, high biodiversity, and morphological similarities leading to taxonomic errors. Full-range spectroscopy (350–2500 nm) is a promising tool for improving species identification efficiency and reliability. This study assessed the effectiveness of full-range spectroscopy in discriminating against 26 abundant tree species across three Amazonian ecosystems: upland forest, white-sand ecosystems, and floodplain forest, using spectral data from different tree tissues—outer bark, inner bark, and fresh leaves. Each tissue was tested using Linear Discriminant Analysis (LDA) spectral models with two cross-validation methods: leave-one-out and holdout (70/30), as well as external validation with samples from different sites. Results showed high discrimination accuracy for all tissues and ecosystems. The general models achieved 86% accuracy for outer bark, 97% for inner bark and 98% for fresh leaves. The most informative spectral bands varied by tissue type: SWIR I (1300–1900 nm) for outer bark, and VIS (400–700 nm) + SWIR I (1300–1900 nm) for inner bark and fresh leaves. A general model integrating species across ecosystems confirmed full-range spectroscopy as an effective tool for in-field species identification. These findings highlight the potential of spectroscopy to Amazonian biodiversity inventories, contributing to more accurate species identification, refining forest management and conservation efforts.

**Key words:** field spectra, outer bark, inner bark, fresh leaf, tropical forest, visible and near-infrared spectroscopy, species identification, taxonomic errors

## 1. Introduction

Conserving biodiversity of tropical forests is a challenge, especially given the lack of knowledge about the totality of species that occur in the vast mosaic of habitats and ecosystems that compose these forests. Although there have been many efforts to find out how many tree species exist in the Amazon (Cardoso et al., 2017; Oliveira-Filho et al., 2021; ter Steege et al., 2019, 2016, 2013) and it is estimated that there are more than 15,000 tree species (ter Steege et al., 2020), but only around 6,000 have been cataloged (Cardoso et al., 2017). The challenges of delimiting and quantifying species persist due to taxonomic uncertainties (Draper et al., 2020; Stropp et al., 2022) and lack of botanical

collections in remote regions (Hopkins, 2019, 2007; Nelson et al., 1990). This uncertainty directly affects biodiversity inventories that monitor tropical forests and compromises subsequent activities that depend on this information, such as forest management and conservation, as well as scientific research and ecological modeling. Although the problem of species identification in the Amazon is well-known in forest management (Cysneiros et al., 2018; Procópio and Secco, 2008), it is still neglected due to the lack of efficient and quick inspection techniques. The consequences of misidentification can be both economic and ecological, including the overestimation of commercially valuable species populations, the compromise forest product transaction integrity (Baraloto et al., 2007; Gaui et al., 2019; Procópio and Secco, 2008) and facilitation of rare species exploitation and illegal logging, by identifying a rare species in a group of species, usually called hyperdominant. Therefore, mitigating identification errors in forest inventories is an urgent priority. It is essential to focus on training new parataxonomists and developing innovative technologies and methodologies to optimize the process.

Field monitoring of the Amazon rainforest is conducted through forest inventories, where the first step is to ensure species identification. This is a slow, laborious process and requires a high level of taxonomic knowledge. Identification begins in the field facing difficulties due to the high morphological similarity between tropical species, making this activity subjective and inaccurate (Gomes et al., 2013) and the scarcity of botanical taxonomists, since the samples collected in the field must be validated with reference collections in herbarium. However, the absence of reproductive material for accurate identification can lead to the accumulation of errors in herbarium, perpetuating misidentifications. This issue is evidenced by a mismatch of over 50% in the names of tropical species (Gomes et al., 2013; Goodwin et al., 2015; Hopkins, 2007; Procópio and Secco, 2008). Therefore, those responsible for forest monitoring need species verification techniques beyond field identification to ensure quality control and reduce the errors associated with identification.

Some approaches have been developed to solve the taxonomic challenges, such as DNA barcoding, mass spectroscopy, visible and near-infrared spectroscopy (VIS-NIRS) in the field and the laboratory, and imaging spectroscopy. Each of these techniques has its advantages and limitations, and their integrated use is recommended to minimize identification errors (Damasco et al., 2019; Draper et al., 2020; Prata et al., 2018). Among the available tools, the *in situ* optical spectroscopy technique is a way to evaluate biodiversity and support forest management with the automation of data collection (Juola

et al., 2023) and is suitable for optimizing forest inventories (Hadlich et al., 2018). Spectral reflectance operates by directing a light source onto organic samples and measuring the intensity of the light that is reflected or absorbed, producing characteristic spectral profiles in the visible and near-infrared regions (350-2500 nm, full-range spectroscopy - Cavender-Bares et al., 2025). These spectra, influenced by the chemical composition, cellular structure, and internal morphology of the samples (Ponzoni, 2002), can be analyzed using multivariate statistical techniques to extract qualitative and quantitative information (Foley et al., 1998; Pasquini, 2018, 2003; Tsuchikawa, 2007).

Over the years, spectral reflectance methods have been developed to discriminate between species, employing various data sources and both laboratory and field equipment. The technique has already been tested on herbarium leaf samples (Botelho, 2017; Durgante et al., 2013; Lang et al., 2015; Meireles et al., 2020); laboratory-dried woods (Bergo et al., 2016; Braga et al., 2011; da Silva et al., 2024; Pastore et al., 2011; Pigozzo, 2011), fresh leaves in the field (Asner et al., 2014; Mallmann et al., 2023) and bark of standing trees (Hadlich et al., 2018; Juola et al., 2023, 2022), demonstrating remarkable potential for these applications. In an integrative context, spectral signature has also been effective in assisting the delimitation of species with cryptic morphological variation (Damasco et al., 2019; Prata et al., 2018), even hypothesizing new species (Vasconcelos et al., 2021; Vasconcelos et al., 2020), which shows the importance of using multiple tools to solve eventual taxonomic errors, especially in the highly diverse Amazonian flora.

The application of spectral reflectance to improve species identification has shown promising results in the field mainly in upland forests based on bark (Hadlich et al., 2018) and leaf spectra (Asner et al., 2014) in the Amazon. However, its applicability in different Amazonian ecosystems remains largely unexplored. The Amazon is made up of distinct ecosystems in terms of floristics, soil types, topography and water availability, which form mosaics of landscapes, each with specificities that must be considered when monitoring biodiversity. The predominant vegetation is non-flooded upland forest (also known as *terra-firme* forest), which covers about 70% of the basin. The remaining 30% consists predominantly of wetland complexes, most of them forested, and which experience seasonal flooding (Junk et al., 2014, 2011). Additionally, other ecosystems are interspersed throughout the biome, including savannas, coastal vegetation, montane forests, and the white-sand ecosystem (locally known as *campinarana*), the latter covering approximately 5% of the basin area (Adeney et al., 2016). Given this

environmental heterogeneity, spectral-based identifications must be tailored to the specific conditions of each ecosystem to improve the accuracy of species identification as the spectral variation between tree species is influenced by morphology, structural traits, chemical composition of tissues and environmental conditions (Clark and Roberts, 2012).

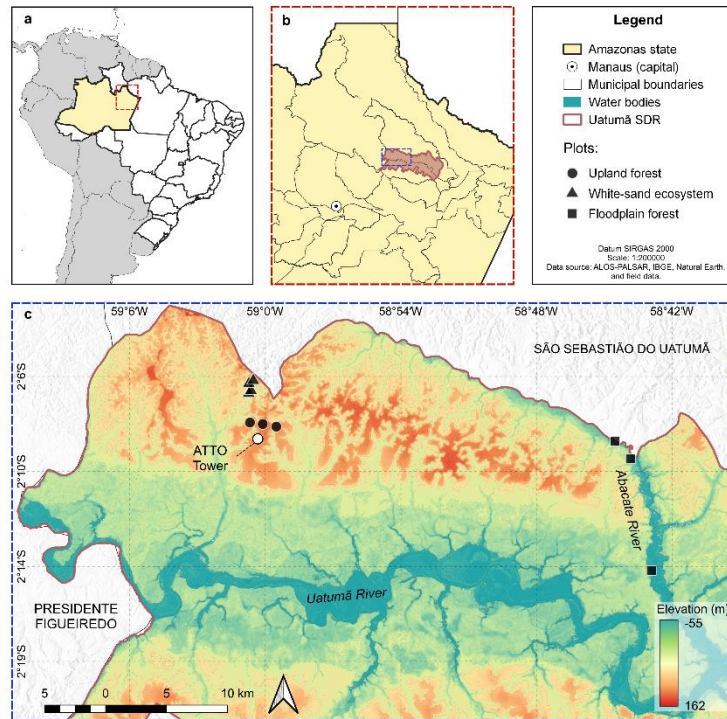
Inventorying Amazonian ecosystems is a complex task that requires strategic planning to minimize cost and maximize efficiency. Considering the specific limitations of each ecosystem - such as the inundation of flooded forests, phenology of most species, density of trees, accessibility to samples - during the planning phase can significantly optimize the process. To improve forest inventories using full-range spectroscopy for in-field species identification, four key questions have been addressed in this study: How effective are different plant tissues in predicting species identification in different Amazonian ecosystems? What is the efficiency of a local model combining all ecosystems? Is the local model effective in predicting species from other locations? Which wavelengths are the most informative for species recognition in different tissues? The findings will provide a practical framework for improving inventory methodologies, ensuring greater accuracy and reducing costs. This research will contribute to more reliable biodiversity assessments and better-informed conservation and management strategies by shifting from uncertain identifications to a high-precision approach.

## **2. Materials and Methods**

### **2.1 Study sites**

Spectral data were systematically collected from established permanent plots as part of the Long-term Ecological Research Program (PELD) of the Working Group Ecology, Monitoring and Sustainable Use of Wetlands (MAUA) within the Amazon Tall Tower Observatory (ATTO site). The ATTO site is situated in the Uatumã Sustainable Development Reserve (02°10'30" S; 59°00'30" W), approximately 150 km northeast of Manaus, Amazonas, Brazil (Fig. 1). The climate within the study area is the equatorial pluvial (Af) type, following the Köppen-Geiger classification system (Alvares et al., 2013). The region experiences an average annual rainfall of approximately 2,030 mm and an average annual temperature of 28 °C. The dry season extends from June to October and is characterized by reduced rainfall in this period, with monthly precipitation below 100 mm (Andreae et al., 2015).

The present research was developed in three distinct forest ecosystems: upland forest (*terra-firme*), white-sand ecosystem (*campinarana*), and floodplain forest (*igapó*).



**Fig. 1** Map of the study area in Central Amazon, showing the sampling permanent plots where spectral data were collected from tree species. Solid black markers represent plots in upland (circles), white-sand (triangles), and floodplain forests (squares).

The upland plots are located on plateaus near the ATTO tower (Fig. 1), reaching a maximum altitude of approximately 130 m. The upland forest grows on clayey soil, Ferralsols (85.3% clay), which have good moisture retention capacity (Andreae et al., 2015; Chauvel et al., 1987). It is a dense forest, with a mean height of 21 m and canopy trees reaching up to 45 m. The studied plots comprise 54 botanical families, with Fabaceae, Lecythidaceae, Sapotaceae, Burseraceae, and Euphorbiaceae being the most abundant. Based on previous forest inventory data, a total of 179 tree species were recorded, with *Protium apiculatum* and *Pouteria* sp. as the most abundant species (Andreae et al., 2015).

The white-sand ecosystem of the ATTO site is positioned between the ancient river terraces and the plateau slopes (Targhetta et al., 2015). White-sand ecosystems are characterized by nutrient-poor, highly acidic, and easily leached soils. The soil is

predominantly sandy, with a sand fraction of  $93.4 \pm 1.5\%$  (Targhetta et al., 2015), resulting in low water retention capacity. According to Demarchi *et al.* (2022), the white-sand ecosystem of the RDSU are composed of six distinct phytophysiognomies, varying from open to dense white-sand ecosystem, in which the dense phytophysiognomie are differentiated by the reach of the water table to the surface. 167 taxonomically identified species were recorded in the ATTO site, 30% of which are endemic. In this study, four plots were selected of the open to intermediate white-sand ecosystem (Fig. 1) that suffer the most significant water deficit, especially in the dry season. The mean height of the trees in this environment is between 15-20m, with some emergent trees reaching 25-30m high in the canopy. In these plots, 40 families were recorded, with Fabaceae, Humiriaceae, Sapotaceae, Chrysobalanaceae, and Rubiaceae being the most abundant. There were 146 species, of which *Sacoglottis guianensis* was the most abundant, followed by *Aldina heterophylla* and *Pradosia schomburgkiana*, both specialists in Amazonian white-sand ecosystem (Demarchi et al., 2022).

The floodplain forest plots are located along the Abacate River, the main tributary of the Uatumã River (Fig. 1). This river is classified as a blackwater (locally known as igapó) that originate in the Guiana Shield and the Central Brazilian Shield (Junk et al., 2011). These waters are poor in suspended sediments and carry few nutrients, so the soils associated with blackwater rivers are of low fertility and high acidity (Junk et al., 2015). The permanent plots used were those of the low and medium igapó of the Abacate River. These floodplain forests remain preserved, as their hydrological cycle has not been impacted by the Balbina Dam (Schöngart et al., 2021). The flooding regime varies from 1 to 3 m for 50 to 100 days a year in medium igapó. The species sampled from the low igapó such as *E. tenuifolia*, *M. acaciifolium*, *H. brasiliensis*, *M. tamaquarina* (Table 1) experience flood levels reaching up to 7 meters in height, remaining inundated for 96 to 127 days each year (Householder et al., 2021; Lobo et al., 2019). The percentages of sand and clay are 57.0% and 27.4%, respectively (Mori, 2019). Therefore, the soil is characterized as clay-sandy. The trees in these environments have a mean height of 13.5 m and can reach a height of approximately 30 m. The flora of the plots is represented by 26 botanical families, with Lecythidaceae, Ochnaceae, Sapotaceae, and Fabaceae having the most abundance. A total of 65 species were recorded, with *Elvasia calophyllea*, *Eschweilera albiflora*, *Pouteria pachyphylla*, and *Eschweilera tenuifolia* as the most abundant species (Schöngart et al., 2021).

## 2.2 Sampling design

The bark and fresh leaf spectral data were collected directly in the field from mature trees with over 10 cm DBH, with leaves reaching the canopy. We selected a minimum of 10 individuals of 10 abundant species from each ecosystem (upland, white-sand, and floodplain forest) according to an *a priori* inventory to create the local models on the ATTO site (see Table 1). The spectral collections were carried out by ecosystems at different times: in the floodplain forest (*igapó*) it was in October 2022, when the plots were not flooded; in the white-sand ecosystem it was in March 2023 and in the upland forest in August 2023, following the phenology of the trees to ensure that the leaves were in the mature leaf phase.

**Table 1.** Selected tree species in each ecosystem. A minimum of ten individuals were used for each species. n is the number of individuals collected.

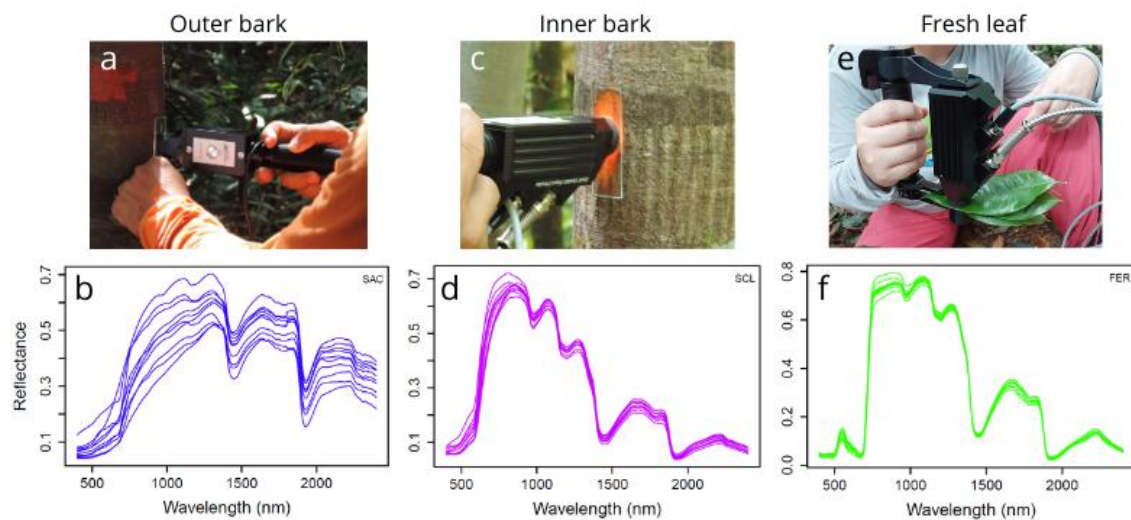
| Upland forest |                                  |    | White-sand ecosystem |                                      |    | Floodplain forest |                                 |    |
|---------------|----------------------------------|----|----------------------|--------------------------------------|----|-------------------|---------------------------------|----|
| Family        | Species                          | n  | Family               | Species                              | n  | Family            | Species                         | n  |
| Burseraceae   | <i>Protium apiculatum</i>        | 11 | Rubiaceae            | <i>Ferdinandusa chlorantha</i>       | 10 | Apocynaceae       | <i>Malouetia tamaquarina</i>    | 10 |
| Violaceae     | <i>Rinorea guianensis</i>        | 10 | Simaroubaceae        | <i>Simaba guianensis</i>             | 10 | Euphorbiaceae     | <i>Hevea spruceana</i>          | 10 |
| Euphorbiaceae | <i>Micrandropsis scleroxylon</i> | 10 | Primulaceae          | <i>Cybianthus fulvopulverulentus</i> | 10 | Fabaceae          | <i>Macrolobium acaciifolium</i> | 10 |
| Fabaceae      | <i>Swartzia reticulata</i>       | 10 | Fabaceae             | <i>Aldina heterophylla</i>           | 11 | Fabaceae          | <i>Swartzia acuminata</i>       | 10 |
| Humiriaceae   | <i>Sacoglottis guianensis</i>    | 10 | Humiriaceae          | <i>Sacoglottis guianensis</i>        | 10 | Humiriaceae       | <i>Sacoglottis guianensis</i>   | 10 |
| Lecythidaceae | <i>Corythophora alta</i>         | 10 | Vochysiaceae         | <i>Ruizterania retusa</i>            | 10 | Lecythidaceae     | <i>Couratari tenuicarpa</i>     | 10 |
| Malvaceae     | <i>Scleronema micranthum</i>     | 10 | Malvaceae            | <i>Scleronema micranthum</i>         | 11 | Lecythidaceae     | <i>Eschweilera tenuifolia</i>   | 10 |
| Sapotaceae    | <i>Ecclinusa guianensis</i>      | 10 | Malvaceae            | <i>Catostemma sclerophyllum</i>      | 11 | Lauraceae         | <i>Ocotea aciphylla</i>         | 10 |
| Sapotaceae    | <i>Manilkara elata</i>           | 10 | Sapotaceae           | <i>Manilkara bidentata</i>           | 10 | Sapotaceae        | <i>Manilkara bidentata</i>      | 11 |
| Sapotaceae    | <i>Pouteria anomala</i>          | 10 | Sapotaceae           | <i>Pradosia schomburgkiana</i>       | 12 | Sapotaceae        | <i>Pouteria pachyphylla</i>     | 11 |

### 2.3 Spectral data

Spectral reflectance collections of different tree tissues were conducted in the field using a portable high-resolution spectroradiometer ASD FieldSpec® 4. This equipment has its own light source, allowing measurements to be taken independently of ambient lighting and ensuring consistent data quality across all samples. The contact probe accessory was used to take spectral measurements of bark directly from trunks at breast height. The leaf clip accessory was used to collect leaf spectra, with a black background, from freshly cut branches in the field. This portable instrument facilitated rapid data acquisition, capturing information for 0.1 seconds per spectrum. The spectrometer collected full-range reflectance data covered wavelengths from 350 to 2500 nm, encompassing the visible (VIS = 350–700 nm), near-infrared (NIR = 700–1300 nm), shortwave-infrared regions (SWIR I = 1300–1900; SWIR II = 1900–2500 nm) range of the electromagnetic spectrum. The instrument offered a spectral resolution of 3 nm for wavelengths from 350 to 700 nm, and 10 nm for the wavelengths between 701 and 2500 nm, measuring the sample's reflectance and generating 2,151 data points.

The spectral signature of the species has distinct reflectance spectra between the three tissues evaluated: outer bark, inner bark, and fresh leaves (Fig. 2). To ensure the cleanliness of the instrument and prevent contamination with resins, latex, gum, sap, and dust, as well as to protect the lens of the contact probe, a glass slide (microscope slide) adapted to the optical reader was utilized to collect the trunk samples (outer and inner bark). Before each measurement, the equipment was calibrated with a white reference panel (Spectralon®). The white reference panel features material with approximately 100% reflectance to convert the energy incident on the sample into spectral reflectance. Three spectral readings of the outer bark and three spectral readings of the inner bark were collected for each tree at breast height. The collection strategy involved obtaining spectra at different points around the tree to maximize the capture of individual variation (Hadlich et al., 2018). Spectra were collected from the most preserved part of the outer bark to ensure high-quality data. For inner bark collection, a machete delicately removes the outer bark until reaching the inner bark without passing through the cambium and the wood, i.e., without injuring the tree. The bark of the tree is formed by non-living outer bark and inner bark with living tissues, including all the tissues from the vascular cambium to the periderm, formed by three layers: suber, phellogen, and phelloderm (Esau, 1974; Ferri, 1999), this means the outer and inner bark have different spectral signatures (Hadlich et al., 2018). Visual inspection of the spectra collected in situ guided

the accuracy of the spectral signature of each bark tissue according to the method used by Hadlich et al. (2018), where both tissues are separated by PCA. If the reflectance spectrum differed from the spectral signature of the tissue, especially in the inner bark due to not removing all the outer bark for example, the collection was redone by scraping more of the tissue until the fidelity of the data was guaranteed (see an example of the spectral signature of the barks in Fig. 2). Leaf spectral collections involved harvesting branches from the uppermost portions of the trees, which a professional climber facilitated. Approximately 20 mature, healthy leaves were selected from each individual, and readings were taken using four overlapping leaves on the adaxial side, based on two principles: (i) reducing intraspecific variability; (ii) strengthening the spectral signal by minimizing interference from the dark background and irregularities on the leaf surfaces (Jacquemoud and Ustin, 2019). In this way, the spectral signal tends to stabilize and more accurately reflect the structural and biochemical characteristics that are important for discriminating between species. By reducing the variability between leaves of the same individual, we increase the spectral discrimination capacity between species, the focus of the study. This approach produced five leaf spectral readings per individual. Calibration for each leaf measurement was carried out using the white side of the leaf clip. These meticulous and standardized procedures ensured the acquisition of high-quality spectral data, representative of different tree tissues, forming the foundation for the subsequent analyses and model development.



**Fig. 2** Reflectance spectral signature for each tissue: panels a, c, and e show examples of field measurements for the outer bark; inner bark; and fresh leaf respectively; panels b, d, and f show the corresponding reflectance spectrum.

## 2.4 Data analysis

To evaluate the potential of the *in situ* collected spectra of the bark (inner and outer) and leaves for species recognition, spectral models were constructed for different tree tissues within each ecosystem. The initial phase involved preprocessing the spectral data to assess the quality and incorporated careful visualization of spectral curves and principal component analysis (PCA) to identify spectral behavior and outliers. Subsequently, wavelengths within 350–399 nm and 2401–2500 nm were excluded to eliminate equipment-induced noise.

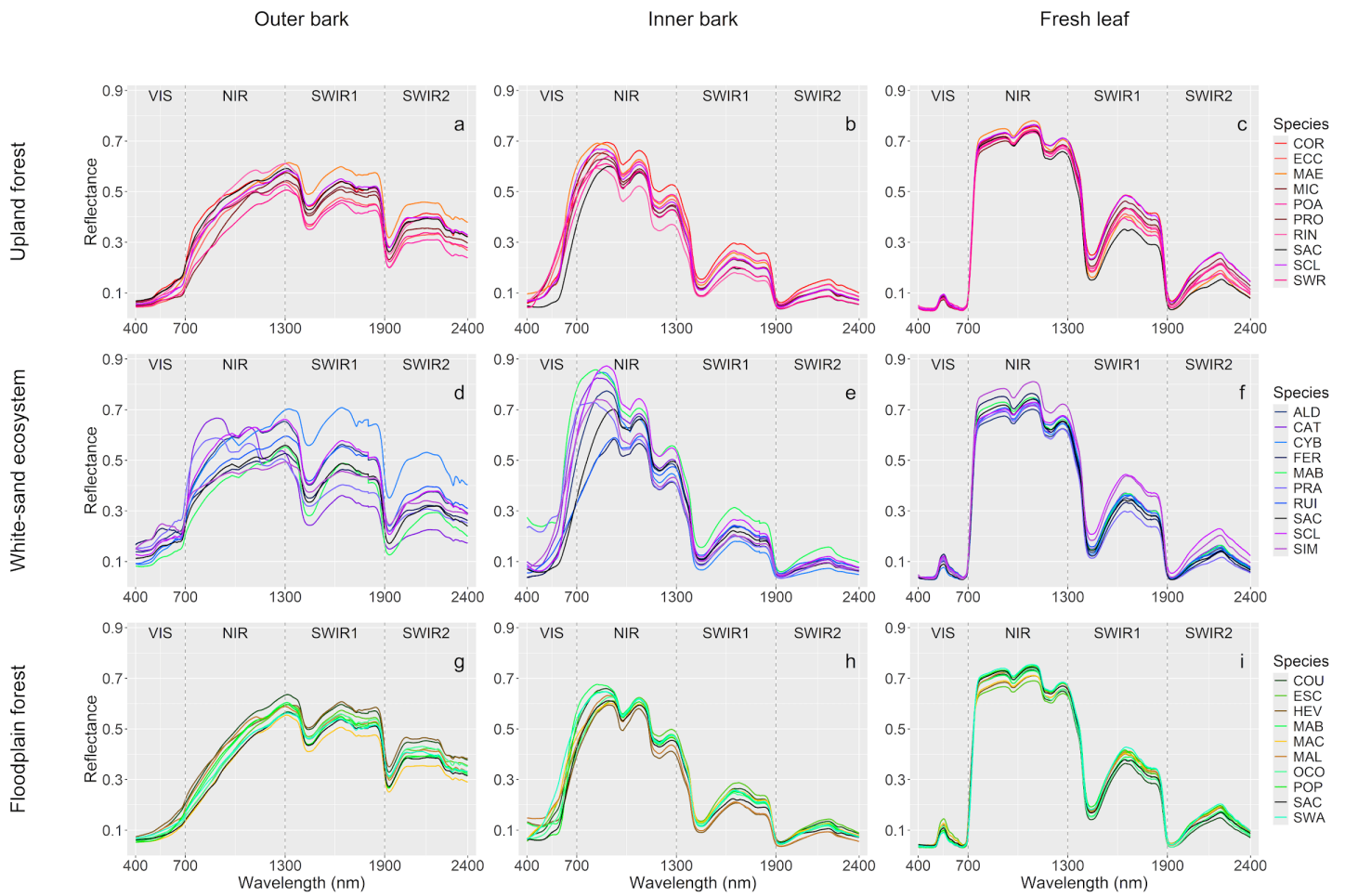
Models based on Linear Discriminant Analysis (LDA) were then developed for the different tree tissues in each ecosystem to assess their predictive capacity for species recognition. In the LDA models, the dependent variables were the species (data known *a priori*), and the independent variables comprised the reflectance obtained at each wavelength from individual readings (Hair *et al.*, 2009). The predictive efficiency of the models was tested using tree cross-validation techniques: leave-one-out (LOO); holdout (70/30), in which the model (training set) was built with 70% of the individuals of each species, and the test set was made up of the remaining 30% (Kohavi, 1995) and was repeated 100 times with the model and test sets randomly selected each time. These results were calculated by averaging the 100 permutations, which is consistent with the methodologies employed by Durgante *et al.* (2013) and Hadlich *et al.* (2018); and finally to test the efficiency of the general model in predicting independent data, external validation was applied. The individuals that make up the independent data set were collected in the same ecosystems (upland forest, white-sand ecosystem and floodplain forest- Igapó) at sites located on the Acaraí River, near the Xingu River, approximately 733 km from the ATTO site; the Trombetas River, approximately 300 km from ATTO site; and the Arapiuns River, near the Tapajós River, approximately 395 km from ATTO site, all located in Pará - Brazil (see fig. S1). A total of 7 species and 26 individuals were used to test the inner and outer bark models and 9 species with 43 individuals to test the fresh leaf model (see table S1). As the spectral data is highly collinear, the stepwise method was used to determine the most important wavelengths for discriminating between species and reduce the variables' collinearity, using a maximum of 1/3 of the number of samples (Williams and Titus, 1988). The models were built using the mean of the spectral readings per individual. Five spectral models were established: individual models for each ecosystem (terra firme forest, white sand and floodplain) based on the data set for each tissue (outer bark, inner bark and fresh leaf); a general model that

included all the individuals from the three ecosystems for each tissue and a general model built only with the wavelengths selected by the stepwise method.

All data processing and analysis were performed using the open-source statistical software R (v 4.4.1; R Core Team, 2024), employing custom-made R scripts and add-on packages. The analysis of variance was carried out in Python 3 with Jupyter Notebook as the primary environment. The Python libraries pandas, NumPy and matplotlib.

### **3. Results**

The variation of the spectra signals changes between plant tissues and ecosystems (Fig. 3 and Fig. S2). The outer and inner bark tissues showed a similar pattern of variation in the spectra of the species in all ecosystems. The lowest variation of both tissues was in the floodplain forest (Fig. S2.A) and the highest variation in the white-sand ecosystem, with the greatest difference in the VIS region, showing 111% (CV) in the inner bark and 54.6% (CV) in the outer bark. Inner bark showed very similar mean spectral curves of the species and CV in the upland and floodplain forest (Fig. 3 and S1.A). The fresh leaf spectral signal was the tissue with the lowest variation in all ecosystems (S2.B), with a maximum variation of 16.5 % (CV) in the upland forest, 23.9 % (CV) in the white-sand ecosystem and 29.9 % (CV) in the floodplain forest, in the VIS region. Overall, the region with the greatest variations was the VIS region, followed by SWIR II and then SWIR I and NIR.



**Fig. 3** Mean spectral reflectance curves of tree species per tissue type across ecosystems. Species abbreviations are as follows: upland forest (COR = *Corythophora alta*, ECC = *Ecclinusa guianensis*, MAE = *Manilkara elata*, MIC = *Micrandropsis scleroxylon*, POA = *Pouteria anomala*, PRO = *Protium apiculatum*, RIN = *Rinorea guianensis*, SAC = *Sacoglottis guianensis*, SCL = *Scleronema micranthum*, and SWR = *Swartzia reticulata*); white-sand ecosystem (ALD = *Aldina heterophylla*, CAT = *Catostemma sclerophyllum*, CYB = *Cybianthus fulvopulverulentus*, FER = *Ferdinandusa chlorantha*, MAB = *Manilkara bidentata*, PRA = *Pradosia schomburgkiana*, RUI = *Ruizterania retusa*, SAC = *Sacoglottis guianensis*, SCL = *Scleronema micranthum*, and SIM = *Simaba guianensis*); floodplain forest (COU = *Couratari tenuicarpa*, ESC = *Eschweilera tenuifolia*, HEV = *Hevea spruceana*, MAB = *Manilkara bidentata*, MAC = *Macrolobium acaciifolium*, MAL = *Malouetia tamaquarina*, OCO = *Ocotea aciphylla*, POP = *Pouteria pachyphylla*, SAC = *Sacoglottis guianensis*, and SWA = *Swartzia acuminata*).

Species discrimination was successfully achieved using spectral signatures across all tested tree tissues and ecosystems. Taxonomic prediction accuracy ranged from 78.5% to 100%, depending on the validation method (LOO and 70/30 holdout) and using mean spectral readings per individual (see Table 2). Among the tissues, outer bark had the lowest prediction accuracy, ranging from 71 to 89%, while inner bark models achieved

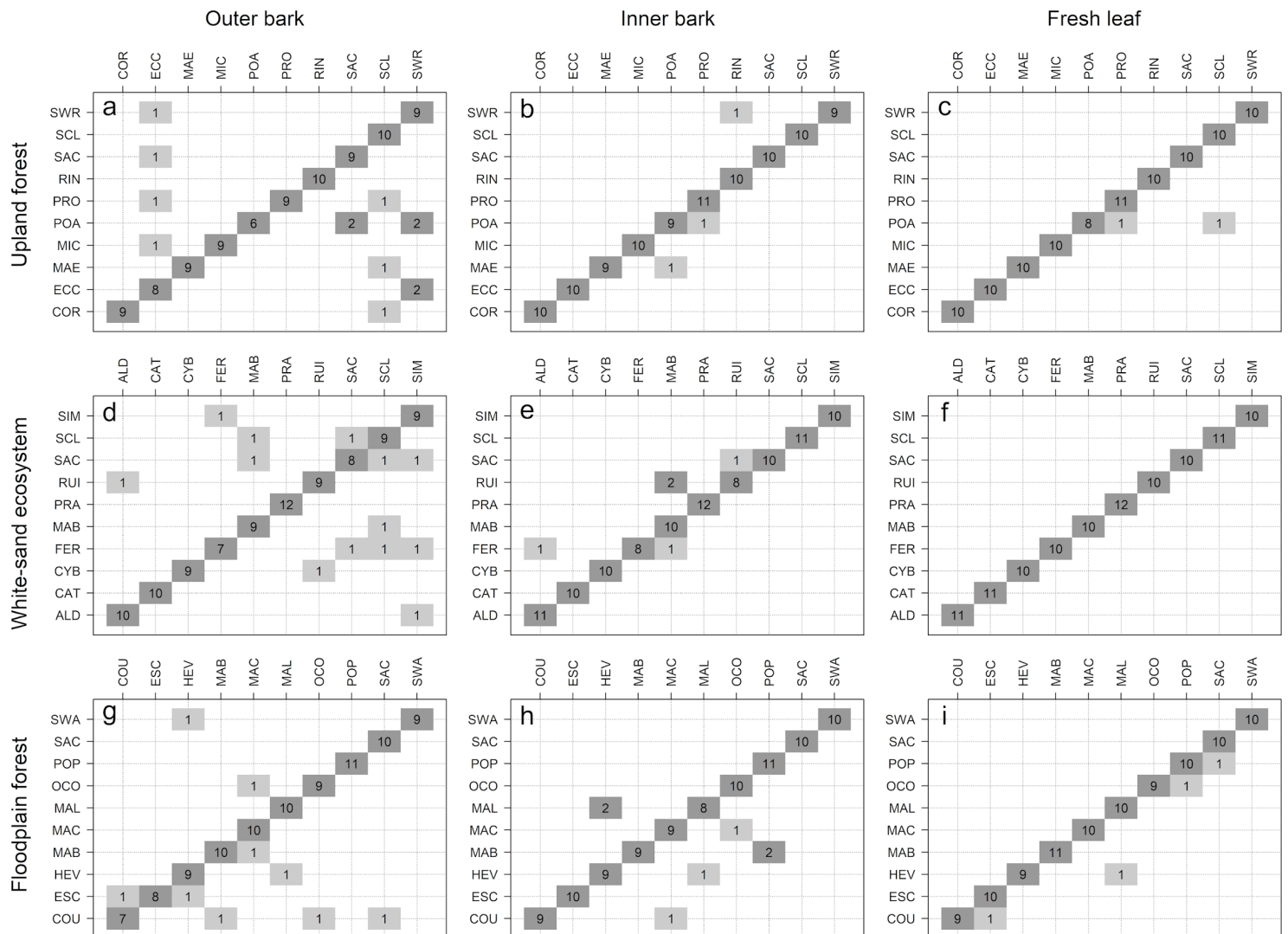
accuracies between 91% and 97%. Fresh leaf models exhibited the highest accuracy, varying between 92.4% to 100%. In the outer bark models, the lowest predictions in the 70/30 holdout validation occurred in white-sand trees (79.6%), while the highest was in the floodplain forest trees (86.5%). Inner bark models had the lowest prediction in floodplain forests (92.2%) and slightly higher accuracy in upland and white-sand ecosystems (95.5%). For fresh leaf spectral models, the lowest accuracy was observed in floodplain forests (92.4%), while white-sand trees showed the highest accuracy (99.9%).

**Table 2** Results of the linear discriminant analysis (LDA) for the three tissue types within each ecosystem; general model encompassing all ecosystems; general model built with the wavelengths selected by the stepwise method and external validation with data from other sites. Accuracy was assessed using the leave-one-out (LOO) and holdout (70/30 split) cross-validations. n represents the number of individual trees used.

| Model                              | Validation          | n   | Outer bark | Inner bark | Fresh leaf |
|------------------------------------|---------------------|-----|------------|------------|------------|
| <b>Upland forest</b>               | LOO                 | 101 | 86%        | 97%        | 98%        |
|                                    | 70/30               |     | 78.5%      | 95.5%      | 97.2%      |
| <b>White-sand ecosystem</b>        | LOO                 | 105 | 82%        | 95%        | 100%       |
|                                    | 70/30               |     | 79.6%      | 95.2%      | 99.9%      |
| <b>Floodplain forest</b>           | LOO                 | 102 | 89%        | 93%        | 96%        |
|                                    | 70/30               |     | 88.3%      | 92.2%      | 92.4%      |
| <b>General model</b>               | LOO                 | 308 | 86%        | 97%        | 98%        |
|                                    | 70/30               |     | 86.5%      | 96.2%      | 97.7%      |
| <b>General model with stepwise</b> | LOO                 | 308 | 71%        | 91%        | 98%        |
| <b>General model x other sites</b> | external validation | *   | 54% *(26)  | 92% *(26)  | 95% *(43)  |

\* the number of individuals for outer and inner bark was lower than for fresh leaf due to the flooded conditions in the floodplain forest ecosystem on the Xingu site at the time of collection, making it impossible to collect bark spectra.

Figure 4 presents confusion matrices highlighting misclassified species in each ecosystem based on the LOO validation. Correctly classified individuals are positioned along the diagonal, whereas misclassified trees appear outside the diagonal. In upland forests, the outer bark model misclassified 13 out of 101 individuals evaluated using the LOO validation. In contrast, the inner bark and fresh leaf models were misclassified by



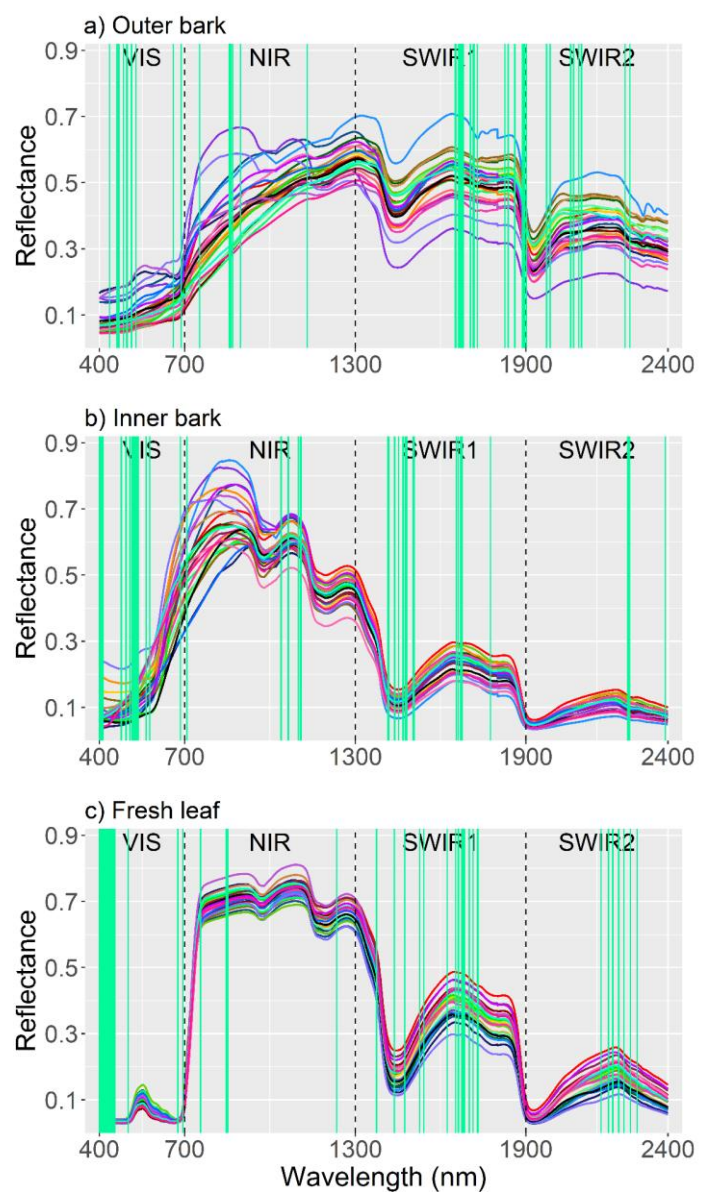
**Fig. 4** Confusion matrices resulting from LOO validation for each model tested for across different ecosystems. The diagonal represents correct predictions of species identification, while off the diagonal line are the incorrect predictions using the spectroscopic method. Species listed horizontally correspond to those identified by a taxonomist, while those listed vertically correspond to species “identified” using spectroscopy. Species abbreviations are as follows: Upland forest (COR = *Corythophora alta*, ECC = *Ecclinusa guianensis*, MAE = *Manilkara elata*, MIC = *Micrandropsis scleroxylon*, POA = *Pouteria anomala*, PRO = *Protium apiculatum*, RIN = *Rinorea guianensis*, SAC = *Sacoglottis guianensis*, SCL = *Scleronema micranthum*, and SWR = *Swartzia reticulata*); white-sand ecosystem (ALD = *Aldina heterophylla*, CAT = *Catostemma sclerophyllum*, CYB = *Cybianthus fulvopulverulentus*, FER = *Ferdinandusa chlorantha*, MAB = *Manilkara bidentata*, PRA = *Pradosia schomburgkiana*, RUI = *Ruizterania retusa*, SAC = *Sacoglottis guianensis*, SCL = *Scleronema micranthum*, and SIM = *Simaba guianensis*); floodplain forest (COU = *Couratari tenuicarpa*, ESC = *Eschweilera tenuifolia*, HEV = *Hevea spruceana*, MAB = *Manilkara bidentata*, MAC = *Macrolobium acaciifolium*, MAL = *Malouetia tamaquarina*, OCO = *Ocotea aciphylla*, POP = *Pouteria pachyphylla*, SAC = *Sacoglottis guianensis*, and SWA = *Swartzia acuminata*).

When combining all the individuals from the three ecosystems into a single general model, prediction accuracy remained high, ranging from 86% to 98% (Table 2). Fig 5 illustrates the misclassifications. The outer bark model had the lowest accuracy, with 26 misclassified individuals from 308. In contrast, the inner bark and fresh leaf models performed similarly, achieving 97% and 98% accuracy in the LOO validation, respectively, with only nine misclassified individuals in the inner bark and seven in the fresh leaf model. External validation showed consistent prediction power for both fresh leaf (95%) and inner bark (92%), with only two individuals incorrectly predicted in both tests (see confusion matrix in figure S3). As for the outer bark, the set with data from other sites did not show high efficiency, reaching only 54% correct predictions.



Using the stepwise technique, the most informative characteristics for species classification were identified for each tissue type using the general models (Fig. 6). The outer bark model (fig 6.a) selected the 52 most informative variables, with the SWIR I region (1300 nm–1900 nm) being the most representative. The inner bark model (fig 6.b) relied on 66 selected variables, primarily from the VIS and SWIR I regions. For fresh leaves (fig 6.c), 78 variables were selected, with 41 in the VIS region. Table S2 presents all selected variables for each of the three tissue models. When the general model was built using the wavelengths selected, the prediction power decreased for outer bark (71%) and inner bark (91%), while it remained consistent for fresh leaf (98%).

**Fig. 6** Mean spectral reflectance curves of all species sampled at the ATTO site, with the wavelengths selected (vertical green lines) for the general model by tissue type using the stepwise selection technique. \*Species are the same as table 1 and figs 3, 4 and 5.



#### 4. Discussion

This study assessed the potential of spectral signatures from different tree tissues—outer bark, inner bark, and fresh leaves—for species identification across three distinct Amazonian ecosystems: upland, white-sand, and floodplain forest. Our results demonstrate that species discrimination was successfully achieved across all tested tissues and ecosystems. Fresh leaves exhibited the highest classification accuracy among the tissues analyzed, followed by inner and outer bark. Furthermore, we evaluated the feasibility of developing a generalized spectral model applicable across these three forest types. Despite the variations in spectral responses, the model achieved high accuracy in species recognition for the tested tissues. These findings highlight the promising potential of full-range spectroscopy as a powerful tool for enhancing biodiversity inventories and advancing field-based species identification in the Amazon.

The spectral models based on fresh leaves showed the highest effectiveness for species recognition in the field for all ecosystems. The spectral reflectance of the leaves is determined by their chemical adaptations to environmental conditions, including climate, nutrient availability, phenology, age of the individual, lighting (Asner, 1998; Asner et al., 2014; Ponzoni, 2002), which influence their biochemical composition. The most accurate fresh leaf model was in the white-sand ecosystem, where the leaves exhibit scleromorphic traits, being thicker and enriched with secondary compounds to avoid herbivory, potentially enhancing their spectral signal. For the floodplain forest, the fresh leaf model showed slightly lower accuracies (92% and 96%) than those observed in the white-sand and upland. These results may have been influenced by leaf phenology, since in the field there is no such control, although only adult individuals and the preference for mature, healthy leaves were used. Our findings corroborate those of Prospero *et al.* (2014) and Liu *et al.* (2012) who successfully discriminated plant species *in situ* in wetlands with leaf spectra using different classification methods. However, collecting leaves requires climbing trees, an expensive and time-consuming field practice, especially considering the great heights of the trees in the Amazon. In addition to species discrimination in hyperdiverse environments, leaf spectra can also be robustly applied in differentiating between invasive and native species, which is important for the management of conservation areas (Mallmann et al., 2023).

The inner bark was the second-best tissue for species identification, with the spectral model accuracy decreasing by less than 5% compared to fresh leaves across all

forest types. This slight reduction suggests that inner bark is a viable alternative for species classification in forest inventories, balancing efficiency and practicality. Outer bark, while less effective, still achieved an accuracy of approximately 89%, only 18% lower than fresh leaves. Although this reduction is notable, it remains a reasonable outcome given the challenges associated with outer bark spectroscopy. Our findings align with Hadlich *et al.* (2018), who demonstrated similar results for upland forest trees in the Central Amazon. Our study expands these insights across different forest types, reinforcing the potential of inner and outer bark spectroscopy for species identification in diverse Amazonian ecosystems.

The lower accuracy of outer bark models can be attributed to their exposure to environmental factors, including dust and microorganisms (e.g. lichens), and substantial variation in bark thickness between species (Paine *et al.*, 2010; Rosell, 2016). These effects were captured with the spectral variation within the tissue between species. They were pronounced in the white-sand ecosystem, probably due to the scleromorphic characteristics of these forests, where trees are functionally adapted to water scarcity, leading to distinct chemical and structural traits that affect spectral discrimination, such as bark thickness and texture. The high variability in bark morphology and texture contributed to more significant spectral variability. This variation in the outer bark, along with differences between species, also changes throughout the tree's ontogeny. However, further studies assessing the spectral responding of bark at different ontogenetic stages may provide valuable insights. The rough, cracked, fissured and fenestrated barks for example have the limitation of light scattering at the time of collection with the ASD Fieldspec 4 equipment in the field, leading to less consistent spectral signatures to the outer bark than the more uniform patterns observed in fresh leaves and inner bark. Because it is a tissue that is protected by the outer bark, the inner bark, however, presents the most conserved biochemical characteristics and has less intraspecific variation (Hadlich *et al.*, 2018). In the field, with the removal of the outer bark, the surface becomes regular, facilitating the accuracy of the spectral curve exposed from inner bark. However, Juola *et al.* (2023) demonstrated that the use of *in situ* imaging spectroscopy of the outer bark of standing trees, together with information on the texture of the trunk bark, can significantly improve the accuracy of spectral models of ten boreal species, with an accuracy of between 93% and 97.5%. Thus the combination of spectroscopy with morphological data is a promising alternative for the development of accurate applications for identifying tree species and supporting inventory (Juola *et al.*, 2022,

2023). On the other hand, for the floodplain forest, the model with the outer bark performed better between upland and white-sand, showing the lowest intraspecific variation and with a reflectance spectrum similar to that of upland. This is remarkable, considering that trunks experience long periods of flooding, which could accelerate the decomposition of their tissues, affecting predictions.

The general model's results were also promising, as accuracy remained high for fresh leaves, inner bark, and outer bark models. This suggests species identification in forest inventories does not require separate models for each forest type. By incorporating spectra from individuals across upland, white-sand, and floodplain forests, the general model captured a broader range of phenotypic variation, integrating more comprehensive physical and chemical information. And by testing whether this local model is efficient in predicting species from other locations, more than 300 km away from where the model was generated, we have shown that the potential is enormous, especially for fresh leaves and inner bark. Although few species and individuals were used for this test, this step is very important for making this technique applicable in different regions of the Amazon. Given the challenges of species delimitation in the Amazon, species recognition tests using field spectroscopy must account for the fact that locally trained models need to be tested on well-delimited species occurring in geographically distant regions. If the tested specimens represent undescribed species currently grouped under a known species, the model is likely to misclassify them, as the spectral variation may reflect biological diversity that has not yet been formally recognized. Two key factors must be carefully evaluated when testing the regionalization of the model: i. the spectral response of species in other ecosystems not tested in this study; ii. species with identification challenges may involve species complexes or distinct allopatric species that have yet to be formally identified or described. Using such models represents a significant step forward in improving the efficiency of species identification for biodiversity research and monitoring, ultimately contributing to more effective conservation strategies in the Amazon.

Identifying the most informative wavelength for species discrimination across different tissues is essential for optimizing spectral models, especially considering variations in the range of the electromagnetic spectrum captured by the equipment, spectral resolution, and the influence of chemical signals on classification accuracy. Although the selection of the most important variables did not improve the accuracy of the models, maintaining accuracy only for fresh leaf (98%), we identified that the VIS

(400–700 nm) and SWIR I (1300–1900 nm) regions were the most important for distinguishing species across all three tested tissues, with some variations among them. The fresh leaves models used 48 wavelengths in the VIS region, 18 in the SWIR I, and only 5 in the NIR region (700–1300 nm). Fresh leaf spectral responses are a function of leaf structure, water content, and the concentration of biochemicals (Curran et al., 1992). The discriminatory power in the VIS region was evidenced in the spectral range corresponding to the blue-green transition (400–499 nm) (Hennessy et al., 2020). In this region, the optical properties of the leaves remain stable due to the presence of biologically active pigments, such as chlorophyll and carotenoids (Gausman, 1983; Jones & Vaughan, 2010) that play a crucial role in this discrimination process. The NIR region, which reflects cell structure (Ponzoni *et al.*, 2015), had only 5 wavelengths selected by the spectral model. Additionally, specific wavelengths in the shortwave infrared (SWIR II) region (2100–2300 nm) provide valuable information on cellulose and lignin content (Curran, 1989).

The spectral model of the outer bark selected 34 informative wavelengths in the SWIR I and II regions, of which 16 specific wavelengths belonged to lignin, hemicellulose, cellulose, aromatic compounds, and extractives (Jones et al., 2006; Schwanninger et al., 2011; Workman and Weyer, 2007) being the most representative region. For the inner bark, the spectral models selected 32 in the VIS region, and also detected 11 wavelengths belonging to lignin, cellulose, and water (Workman & Weyer, 2007), with VIS and SWIR I being the most important regions. When comparing the most informative wavelengths for species discrimination between outer and inner bark using the general model (upland, white-sand, and floodplain forests) to those presented by Hadlich *et al.* (2018) for upland forest, distinct differences emerged. In the present study, the most informative wavelengths for the outer bark were in SWIR I, whereas Hadlich *et al.* (2018) recognized VIS and NIR, as the most relevant. For inner bark, the selection of the most informative regions in this study were VIS and SWIR I, while Hadlich *et al.* (2018) identified VIS and NIR as the key regions. The selection of the most informative wavelength between models can be influenced by differences in the dataset, such as species composition and environmental variation. Juola *et al.* (2022) found selected features within the VIS and NIR range for the outer bark. Therefore, the selection of variables that best discriminate between species must be refined because, in addition to the data set, this information can be influenced by different equipment with different resolutions and spectral range.

Spectroscopy is a valuable technique for improving tree biodiversity inventories in the field. However, some equipment-related limitations can be refined. The ASD FieldSpec 4 is an expensive device, making it difficult to popularize this technique among forest companies and scientific institutions. Additionally, the equipment weighs around 8 kg and requires a computer connection and battery power for operation, which makes it challenging to use in dense forest environments where accessing trees can be difficult. However, to make this technique more widely accessible to the field, we expect smaller, more affordable, and high-precision spectrometers, such as a small device from the ASD FieldSpec 4 or other spectral companies. However, it is necessary to verify the prediction efficiency when such equipment with different spectral resolution and spectral range is employed. The development and adoption of such equipment would help to expand the use of spectroscopy, as it is necessary to assess the species discrimination power of entire plots, including rare species and species with identification problems (species clusters, undelimited species or hypotheses of new species). This would facilitate the implementation of quality control in species identification and improve biodiversity inventories in tropical forest monitoring.

## **Acknowledgements**

This study was funded by the German - Brazilian project ATTO (Amazon Tall Tower Observatory) that was supported by German Federal Ministry of Education and Research (BMBF contract 01LK1602F and 01LK2101D) and the Brazilian Ministry of Science, Technology, Innovation, and Communication (FINEP/MCTIC, contract 01.11.01248.00). We also thank the PELD/MAUA project (process number 441811/2020-5 (CNPq), 01.02.016301.02630/2022-76 (FAPEAM); Chamada CNPq/MCTI/CONFAP-FAPs/PELD N° 21/2020); ATTO Hydrotraits project funded by the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq; Chamada N° 01/2022, process number 440166/2022-5); Universal Amazonas N° 006/2019; Programa Mulher Faz Ciência N° 006/2024 (SPECTRA POP project, process number 01.02.016301.04984/2024-17) funded by the Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Amazonas (FAPEAM) and PELD/MAUA project (process number 446044/2024-5). HLH received a doctoral scholarship from the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) - Finance Code 001. CCV acknowledges the research grants awarded by CNPq (382803/2022-1 and #384501/2023-0) and FAPEAM

(#01.02.016301.04984/2024-17). GBM was funded by the Gigante consortium NERC/NSF NE/Y003942/1; NSF-NERC DEB award #2241507. We would like to thank the MAUA group at the National Institute for Amazonian Research (INPA), the ATTO project, and PPG-BOT for providing scientific and logistical support. We also extend our thanks to all the field assistants and everyone involved in the logistic support.

### **Competing interests**

None declared.

### **Author contributions**

HLH, FMD, JS, FW planned and designed the research; HLH, CCV, CLM, MLGC, PAdeS, carried out the measurements and conducted fieldwork; CCV and LOD confirmed the taxonomic identification of the species; HLH, FMD, CCV, CLM performed statistical analyses; MTFP, FW, JS and LOD provided the inventory data; JS, FW and MTFP provided financial and logistical support; HLH and FMD wrote the first draft of the manuscript, and all authors contributed substantially to revisions.

### **ORCID**

Hilana L. Hadlich <https://orcid.org/0000-0002-3054-8574>

Jochen Schongart <https://orcid.org/0000-0002-7696-9657>

Florian Wittmann <https://orcid.org/0000-0001-9180-356X>

Caroline C. Vasconcelos <https://orcid.org/0000-0002-7850-6672>

Caroline L. Mallmann <https://orcid.org/0000-0002-2967-1313>

Maíra L. G. Conde <https://orcid.org/0000-0003-1074-3687>

Priscila Amaral de Sá <https://orcid.org/0009-0000-4555-9658>

Layon O. Demarchi <https://orcid.org/0000-0001-8441-2106>

Gisele Biem Mori <https://orcid.org/0000-0002-6825-9508>

Maria T. F. Piedade <https://orcid.org/0000-0002-7320-0498>

Flavia Machado Durgante <https://orcid.org/0000-0002-5517-8821>

## References

- Adeney, J.M., Christensen, N.L., Vicentini, A., Cohn-Haft, M., 2016. White-sand Ecosystems in Amazonia. *Biotropica*. <https://doi.org/10.1111/btp.12293>
- Alvares, C.A., Stape, J.L., Sentelhas, P.C., De Moraes Gonçalves, J.L., Sparovek, G., 2013. Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorol. Zeitschrift* 22, 711–728. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>
- Andreae, M.O., Acevedo, O.C., Araùjo, A., Artaxo, P., Barbosa, C.G.G., Barbosa, H.M.J., Brito, J., Carbone, S., Chi, X., Cintra, B.B.L., Da Silva, N.F., Dias, N.L., Dias-Júnior, C.Q., Ditas, F., Ditz, R., Godoi, A.F.L., Godoi, R.H.M., Heimann, M., Hoffmann, T., Kesselmeier, J., Könemann, T., Krüger, M.L., Lavric, J. V., Manzi, A.O., Lopes, A.P., Martins, D.L., Mikhailov, E.F., Moran-Zuloaga, D., Nelson, B.W., Nölscher, A.C., Santos Nogueira, D., Piedade, M.T.F., Pöhlker, C., Pöschl, U., Quesada, C.A., Rizzo, L. V., Ro, C.U., Ruckteschler, N., Sá, L.D.A., De Oliveira Sá, M., Sales, C.B., Dos Santos, R.M.N., Saturno, J., Schöngart, J., Sörgel, M., De Souza, C.M., De Souza, R.A.F., Su, H., Targhetta, N., Tóta, J., Trebs, I., Trumbore, S., Van Eijck, A., Walter, D., Wang, Z., Weber, B., Williams, J., Winderlich, J., Wittmann, F., Wolff, S., Yáñez-Serrano, A.M., 2015. The Amazon Tall Tower Observatory (ATTO): Overview of pilot measurements on ecosystem ecology, meteorology, trace gases, and aerosols. *Atmos. Chem. Phys.* 15, 10723–10776. <https://doi.org/10.5194/acp-15-10723-2015>
- Asner, G.P., 1998. Biophysical and biochemical sources of variability in canopy reflectance. *Remote Sens. Environ.* 64, 234–253. [https://doi.org/10.1016/S0034-4257\(98\)00014-5](https://doi.org/10.1016/S0034-4257(98)00014-5)
- Asner, G.P., Martin, R.E., Carranza-Jimenez, L., Sinca, F., Tupayachi, R., Anderson, C.B., Martinez, P., 2014. Functional and biological diversity of foliar spectra in tree canopies throughout the Andes to Amazon region. *New Phytol.* 204, 127–139. <https://doi.org/10.1111/nph.12895>
- Baraloto, C., Ferreira, E., Rockwell, C., Walthier, F., 2007. Limitations and applications of parataxonomy for community forest management in Southwestern Amazonia. *Ethnobot. Res. Appl.* 5, 77–84. <https://doi.org/10.17348/era.5.0.77-84>

Bergo, M.C.J., Pastore, T.C.M., Coradin, V.T.R., Wiedenhoeft, A.C., Braga, J.W.B., 2016. NIRS identification of *Swietenia macrophylla* is robust across specimens from 27 countries. *IAWA J.* 37, 420–430. <https://doi.org/10.1163/22941932-20160144>

Botelho, I., 2017. Uso da espectroscopia no infravermelho próximo (FT-NIR) como ferramenta na discriminação de espécies herborizadas de Burseraceae oriundas de diferentes locais da Amazônia Legal 75.

Braga, J.W.B., Pastore, T.C.M., Coradin, V.T.R., Camargos, J.A.A., Silva, A.R. Da, 2011. The use of near infrared spectroscopy to identify solid wood specimens of *Swietenia macrophylla* (cites appendix II), in: *IAWA Journal*. pp. 285–296. <https://doi.org/10.1163/22941932-90000058>

Cardoso, D., Särkinen, T., Alexander, S., Amorim, A.M., Bittrich, V., Celis, M., Daly, D.C., Fiaschi, P., Funk, V.A., Giacomini, L.L., Goldenberg, R., Heiden, G., Iganci, J., Kelloff, C.L., Knapp, S., De Lima, H.C., Machado, A.F.P., Dos Santos, R.M., Mello-Silva, R., Michelangeli, F.A., Mitchell, J., Moonlight, P., De Moraes, P.L.R., Mori, S.A., Nunes, T.S., Pennington, T.D., Pirani, J.R., Prance, G.T., De Queiroz, L.P., Rapini, A., Riina, R., Rincon, C.A.V., Roque, N., Shimizu, G., Sobral, M., Stehmann, J.R., Stevens, W.D., Taylor, C.M., Trovó, M., Van Den Berg, C., Van Der Werff, H., Viana, P.L., Zartman, C.E., Forzza, R.C., 2017. Amazon plant diversity revealed by a taxonomically verified species list. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 114, 10695–10700. <https://doi.org/10.1073/PNAS.1706756114/-/DCSUPPLEMENTAL/PNAS.1706756114.SD02.XLSX>

Cavender-Bares, J., White, D.M., Ahlstrand, N.I., Austin, M., Bastianelli, D., Bazan, S., Boughalmi, K., Cardinal-McTeague, W., Chacón-Madriral, E., Couvreur, T.L.P., Davis, C., Durgante, F.M., Grace, O.M., Q., J.A.G., Hansen, K., Hernández-Leal, M.S., Hopkins, M.J.G., Jackson, R., Kothari, S., Lee, A.K., Léveillé-Bourret, É., Pinto-Ledezma, J., Casaverde, N.L.Q., Meireles, J.E., Neto-Bradley, B., Nichodemus, C.O., Schumacher, M., Soltis, D.E., Soltis, P.S., Tuomisto, H., Ustin, S., Vasconcelos, C.C., 2025. NextGeneration specimen digitization: The international herbarium community goes spectral! *EcoEvoRxiv* <https://doi.org/10.32942/X2V927>

Chauvel, A., Lucas, Y., Boulet, R., 1987. On the genesis of the soil mantle of the region of Manaus, Central Amazonia, Brazil. *Experientia* 43, 234–241. <https://doi.org/10.1007/BF01945546>

Clark, M.L., Roberts, D.A., 2012. Species-level differences in hyperspectral metrics among tropical rainforest trees as determined by a tree-based classifier. *Remote Sens.* 4, 1820–1855. <https://doi.org/10.3390/rs4061820>

Curran, P.J., 1989. Remote sensing of foliar chemistry. *Remote Sens. Environ.* [https://doi.org/10.1016/0034-4257\(89\)90069-2](https://doi.org/10.1016/0034-4257(89)90069-2)

Curran, P.J., Dungan, J.L., Macler, B.A., Plummer, S.E., Peterson, D.L., 1992. Reflectance spectroscopy of fresh whole leaves for the estimation of chemical concentration. *Remote Sens. Environ.* 39, 153–166. [https://doi.org/10.1016/0034-4257\(92\)90133-5](https://doi.org/10.1016/0034-4257(92)90133-5)

Cysneiros, V.C., Mendonça Júnior, J.O., Lanza, T.R., Moraes, J.C.R., Samor, O.J.M., 2018. Espécies madeireiras da Amazônia: riqueza, nomes populares e suas peculiaridades. *Pesqui. Florest. Bras.* 38, 1. <https://doi.org/10.4336/2018.pfb.38e201801567>

da Silva, C.E., do Nascimento, C.S., de Freitas, J.A., de Araújo, R.D., do Nascimento, C.C., Higuchi, N., 2024. Application of Infrared Spectroscopy in the Identification of Fallen Trees from the Amazon Rainforest (Myristicaceae). *For. Sci.* 70, 102–112. <https://doi.org/10.1093/forsci/fxae001>

Damasco, G., Daly, D.C., Vicentini, A., Fine, P.V.A., 2019. Reestablishment of *Protium cordatum* (Burseraceae) based on integrative taxonomy. *Taxon* 68, 34–46. <https://doi.org/10.1002/tax.12022>

Demarchi, L.O., Klein, V.P., Aguiar, D.P.P., Marinho, L.C., Ferreira, M.J., Lopes, A., da Cruz, J., Quaresma, A.C., Schöngart, J., Wittmann, F., Piedade, M.T.F., 2022. The specialized white-sand flora of the Uatumã Sustainable Development Reserve, central Amazon, Brazil. *Check List* 18, 187–217. <https://doi.org/10.15560/18.1.187>

Draper, F.C., Baker, T.R., Baraloto, C., Chave, J., Costa, F., Martin, R.E., Pennington, R.T., Vicentini, A., Asner, G.P., 2020. Quantifying Tropical Plant Diversity Requires an Integrated Technological Approach. *Trends Ecol. Evol.* 35, 1100–1109. <https://doi.org/10.1016/J.TREE.2020.08.003>

Durgante, F.M., Higuchi, N., Almeida, A., Vicentini, A., 2013. Species Spectral Signature: Discriminating closely related plant species in the Amazon with Near-Infrared

Leaf-Spectroscopy. For. Ecol. Manage. 291, 240–248.  
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.10.045>

Esau, K., 1974. Anatomia das plantas com sementes.

Ferri, M., 1999. Botânica: morfologia interna das plantas: anatomia - Mário Guimarães Ferri - Google Livros [WWW Document]. URL [https://books.google.com.br/books?hl=pt-BR&lr=&id=CB5M694l6HsC&oi=fnd&pg=PA3&dq=Ferri,+M.G.,+1999.+Botânica:+morfologia+interna+das+plantas:+anatomia.+NBL+Editora&ots=G3BUj0R\\_vu&sig=L\\_jW0tcCglUA1c0m\\_nBi8mRPPZc&redir\\_esc=y#v=onepage&q&f=false](https://books.google.com.br/books?hl=pt-BR&lr=&id=CB5M694l6HsC&oi=fnd&pg=PA3&dq=Ferri,+M.G.,+1999.+Botânica:+morfologia+interna+das+plantas:+anatomia.+NBL+Editora&ots=G3BUj0R_vu&sig=L_jW0tcCglUA1c0m_nBi8mRPPZc&redir_esc=y#v=onepage&q&f=false) (accessed 5.9.25).

Foley, W.J., McIlwee, A., Lawler, I., Aragones, L., Woolnough, A.P., Berding, N., 1998. Ecological applications of near infrared reflectance spectroscopy - A tool for rapid, cost-effective prediction of the composition of plant and animal tissues and aspects of animal performance. *Oecologia*. <https://doi.org/10.1007/s004420050591>

Gauí, T.D., Costa, F.R.C., Coelho de Souza, F., Amaral, M.R.M., de Carvalho, D.C., Reis, F.Q., Higuchi, N., 2019. Long-term effect of selective logging on floristic composition: A 25 year experiment in the Brazilian Amazon. *For. Ecol. Manage.* 440, 258–266. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.02.033>

Gausman, H.W., 1983. Visible light reflectance, transmittance, and absorptance of differently pigmented cotton leaves. *Remote Sens. Environ.* 13, 233–238. [https://doi.org/10.1016/0034-4257\(83\)90041-X](https://doi.org/10.1016/0034-4257(83)90041-X)

Gomes, A.C.S., Andrade, A., Barreto-Silva, J.S., Brenes-Arguedas, T., López, D.C., de Freitas, C.C., Lang, C., de Oliveira, A.A., Pérez, A.J., Perez, R., da Silva, J.B., Silveira, A.M.F., Vaz, M.C., Vendrami, J., Vicentini, A., 2013. Local plant species delimitation in a highly diverse Amazonian forest: Do we all see the same species? *J. Veg. Sci.* 24, 70–79. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.01441.x>

Goodwin, Z.A., Harris, D.J., Filer, D., Wood, J.R.I., Scotland, R.W., 2015. Widespread mistaken identity in tropical plant collections. *Curr. Biol.* <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.10.002>

Hadlich, H.L., Durgante, F.M., dos Santos, J., Higuchi, N., Chambers, J.Q., Vicentini, A., 2018. Recognizing Amazonian tree species in the field using bark tissues spectra. *For. Ecol. Manage.* 427, 296–304. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.06.002>

Hennessy, A., Clarke, K., Lewis, M., 2020. Hyperspectral classification of plants: A review of waveband selection generalisability. *Remote Sens.* <https://doi.org/10.3390/RS12010113>

Hopkins, M.J.G., 2019. Are we close to knowing the plant diversity of the Amazon? *An. Acad. Bras. Cienc.* 91. <https://doi.org/10.1590/0001-3765201920190396>

Hopkins, M.J.G., 2007. Modelling the known and unknown plant biodiversity of the Amazon Basin, in: *Journal of Biogeography*. pp. 1400–1411. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01737.x>

Householder, J.E., Schöngart, J., Piedade, M.T.F., Junk, W.J., ter Steege, H., Montero, J.C., de Assis, R.L., de Aguiar, D.P.P., Pombo, M.M., Quaresma, A.C., Demarchi, L.O., Parolin, P., Lopes, A., Feitoza, G.V., Durgante, F.M., Albuquerque, B.W., Chu, A., Enßlin, D., Fabian, T., Fettweiß, K., Hirsch, M., Hombach, M., Hubbuch, A., Hutter, B., Jäger, T., Kober-Moritz, R., Lindner, M.K.R., Maier, F., Nowak, J., Petridis, Z., Schierling, L., Snjaric, E., Egger, G., Schneider, E., Damm, C., Wittmann, F., 2021. Modeling the Ecological Responses of Tree Species to the Flood Pulse of the Amazon Negro River Floodplains. *Front. Ecol. Evol.* 9. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.628606>

Jacquemoud, S., Ustin, S., 2019. Leaf optical properties, Leaf Optical Properties. <https://doi.org/10.1017/9781108686457>

Jones, P.D., Schimleck, L.R., Peter, G.F., Daniels, R.F., Clark, A., 2006. Nondestructive estimation of wood chemical composition of sections of radial wood strips by diffuse reflectance near infrared spectroscopy. *Wood Sci. Technol.* 40, 709–720. <https://doi.org/10.1007/s00226-006-0085-6>

Junk, W.J., Piedade, M.T.F., Lourival, R., Wittmann, F., Kandus, P., Lacerda, L.D., Bozelli, R.L., Esteves, F.A., Nunes da Cunha, C., Maltchik, L., Schöngart, J., Schaeffer-Novelli, Y., Agostinho, A.A., 2014. Brazilian wetlands: Their definition, delineation, and classification for research, sustainable management, and protection. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* 24, 5–22. <https://doi.org/10.1002/aqc.2386>

Junk, W.J., Piedade, M.T.F., Schöngart, J., Cohn-Haft, M., Adeney, J.M., Wittmann, F., 2011. A classification of major naturally-occurring amazonian lowland wetlands. *Wetlands* 31, 623–640. <https://doi.org/10.1007/s13157-011-0190-7>

Junk, W.J., Wittmann, F., Schöngart, J., Piedade, M.T.F., 2015. A classification of the major habitats of Amazonian black-water river floodplains and a comparison with their white-water counterparts. *Wetl. Ecol. Manag.* 23, 677–693. <https://doi.org/10.1007/s11273-015-9412-8>

Juola, J., Hovi, A., Rautiainen, M., 2023. Classification of tree species based on hyperspectral reflectance images of stem bark. *Eur. J. Remote Sens.* 56. <https://doi.org/10.1080/22797254.2022.2161420>

Juola, J., Hovi, A., Rautiainen, M., 2022. A spectral analysis of stem bark for boreal and temperate tree species. *Ecol. Evol.* 12, 1–14. <https://doi.org/10.1002/ece3.8718>

Kohavi, R., 1995. A Study of Cross-Validation and Bootstrap for Accuracy Estimation and Model Selection, in: *IJCAI International Joint Conference on Artificial Intelligence*. pp. 1137–1143.

Lang, C., Costa, F.R.C., Camargo, J.L.C., Durgante, F.M., Vicentini, A., 2015. Near infrared spectroscopy facilitates rapid identification of both young and mature Amazonian tree species. *PLoS One* 10. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0134521>

Liu, X.H., Sun, Y., Wu, Y., 2012. Reduction of hyperspectral dimensions and construction of discriminating models for identifying wetland plant species. *Guang Pu Xue Yu Guang Pu Fen Xi/Spectroscopy Spectr. Anal.* 32, 459–464. [https://doi.org/10.3964/j.issn.1000-0593\(2012\)02-0459-06](https://doi.org/10.3964/j.issn.1000-0593(2012)02-0459-06)

Lobo, G. de S., Wittmann, F., Piedade, M.T.F., 2019. Response of black-water floodplain (igapó) forests to flood pulse regulation in a dammed Amazonian river. *For. Ecol. Manage.* 434, 110–118. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.12.001>

Mallmann, C.L., Pereira Filho, W., Dreyer, J.B.B., Tabaldi, L.A., Durgante, F.M., 2023. Leaf-Level Field Spectroscopy to Discriminate Invasive Species (*Psidium guajava* L. and *Hovenia dulcis* Thunb.) from Native Tree Species in the Southern Brazilian Atlantic Forest. *Remote Sens.* 15. <https://doi.org/10.3390/rs15030791>

Meireles, J.E., Cavender-Bares, J., Townsend, P.A., Ustin, S., Gamon, J.A., Schweiger, A.K., Schaepman, M.E., Asner, G.P., Martin, R.E., Singh, A., Schrod, F., Chlus, A., O'Meara, B.C., 2020. Leaf reflectance spectra capture the evolutionary history of seed plants. *New Phytol.* 228, 485–493. <https://doi.org/10.1111/nph.16771>

Mori, G.B., 2019. Estrutura funcional das comunidades arbóreas de florestas alagáveis na Amazônia Central. Thesis.

Nelson, B.W., Ferreira, C.A.C., Da Silva, M.F., Kawasaki, M.L., 1990. Endemism centres, refugia and botanical collection density in Brazilian Amazonia. *Nature* 345, 714–716. <https://doi.org/10.1038/345714a0>

Oliveira-Filho, A.T., Dexter, K.G., Pennington, R.T., Simon, M.F., Bueno, M.L., Neves, D.M., 2021. On the floristic identity of Amazonian vegetation types. *Biotropica* 53, 767–777. <https://doi.org/10.1111/btp.12932>

Paine, C.E.T., Stahl, C., Courtois, E.A., Patiño, S., Sarmiento, C., Baraloto, C., 2010. Functional explanations for variation in bark thickness in tropical rain forest trees. *Wiley Online Libr.* Paine, C Stahl, EA Court. S Patiño, C Sarmiento, C Baraloto *Functional Ecol.* 2010•Wiley Online Libr. 24, 1202–1210. <https://doi.org/10.1111/J.1365-2435.2010.01736.X>

Pasquini, C., 2018. Near infrared spectroscopy: A mature analytical technique with new perspectives – A review. *Anal. Chim. Acta* 1026, 8–36. <https://doi.org/10.1016/j.aca.2018.04.004>

Pasquini, C., 2003. Near infrared spectroscopy: Fundamentals, practical aspects and analytical applications. *J. Braz. Chem. Soc.* <https://doi.org/10.1590/S0103-50532003000200006>

Pastore, T.C.M., Braga, J.W.B., Coradin, V.T.R., Magalhães, W.L.E., Okino, E.Y.A., Camargos, J.A.A., De Muñiz, G.I.B., Bressan, O.A., Davrieux, F., 2011. Near infrared spectroscopy (NIRS) as a potential tool for monitoring trade of similar woods: Discrimination of true mahogany, cedar, andiroba, and curupixá. *degruyter.com* 65, 73–80. <https://doi.org/10.1515/HF.2011.010/HTML>

Pigozzo, R., 2011. Espectroscopia de infravermelho-próximo em madeiras neotropicais: aplicação na identificação e predição de propriedades físicas.

Ponzoni, F., 2002. Sensoriamento remoto no estudo da vegetação: diagnosticando a mata atlântica [WWW Document].

Prata, E.M.B., Sass, C., Rodrigues, D.P., Domingos, F.M.C.B., Specht, C.D., Damasco, G., Ribas, C.C., Fine, P.V.A., Vicentini, A., 2018. Towards integrative taxonomy in Neotropical botany: Disentangling the *Pagamea guianensis* species complex (Rubiaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 188, 213–231. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boy051>

Procópio, L.C., Secco, R.D.S., 2008. A importância da identificação botânica nos inventários florestais: O exemplo do “tauari” (*Couratari* spp. e *Cariniana* spp. - *Lecythidaceae*) em duas áreas manejadas no estado do Pará. *Acta Amaz.* 38, 31–42. <https://doi.org/10.1590/S0044-59672008000100005>

Prospere, K., McLaren, K., sensing, B.W.-R., 2014, undefined, 2014. Plant Species Discrimination in a Tropical Wetland Using In Situ Hyperspectral Data. *mdpi.com* K Prospere, K McLaren, B Wilson Remote sensing, 2014 • *mdpi.com* 6, 8494–8523. <https://doi.org/10.3390/rs6098494>

Rosell, J.A., 2016. Bark thickness across the angiosperms: More than just fire. *New Phytol.* 211, 90–102. <https://doi.org/10.1111/nph.13889>

Schöngart, J., Wittmann, F., Faria de Resende, A., Assahira, C., de Sousa Lobo, G., Rocha Duarte Neves, J., da Rocha, M., Biem Mori, G., Costa Quaresma, A., Oreste Demarchi, L., Weiss Albuquerque, B., Oliveira Feitosa, Y., da Silva Costa, G., Vieira Feitoza, G., Machado Durgante, F., Lopes, A., Trumbore, S.E., Sanna Freire Silva, T., ter Steege, H., Val, A.L., Junk, W.J., Piedade, M.T.F., 2021. The shadow of the Balbina dam: A synthesis of over 35 years of downstream impacts on floodplain forests in Central Amazonia. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* 31, 1117–1135. <https://doi.org/10.1002/aqc.3526>

Schwanninger, M., Rodrigues, J.C., Fackler, K., 2011. A review of band assignments in near infrared spectra of wood and wood components. *J. Near Infrared Spectrosc.* <https://doi.org/10.1255/jnirs.955>

Stropp, J., Richard, |, Ladle, J., Emilio, T., Lessa, | Thainá, Joaquín Hortal, |, 2022. Taxonomic uncertainty and the challenge of estimating global species richness. <https://doi.org/10.1111/jbi.14463>

Targhetta, N., Kesselmeier, J., Wittmann, F., 2015. Effects of the hydroedaphic gradient on tree species composition and aboveground wood biomass of oligotrophic forest ecosystems in the central Amazon basin. *Folia Geobot.* 50, 185–205. <https://doi.org/10.1007/s12224-015-9225-9>

ter Steege, H., Mota de Oliveira, S., Pitman, N.C.A., Sabatier, D., Antonelli, A., Guevara Andino, J.E., Aymard, G.A., Salomão, R.P., 2019. Towards a dynamic list of Amazonian tree species. *Sci. Rep.* 9, 1–5. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-40101-y>

ter Steege, H., Pitman, N.C.A., Sabatier, D., Baraloto, C., Salomão, R.P., Guevara, J.E., Phillips, O.L., Castilho, C. V., Magnusson, W.E., Molino, J.F., Monteagudo, A., Vargas, P.N., Montero, J.C., Feldpausch, T.R., Coronado, E.N.H., Killeen, T.J., Mostacedo, B., Vasquez, R., Assis, R.L., Terborgh, J., Wittmann, F., Andrade, A., Laurance, W.F., Laurance, S.G.W., Marimon, B.S., Marimon, B.H., Vieira, I.C.G., Amaral, I.L., Brien, R., Castellanos, H., López, D.C., Duivenvoorden, J.F., Mogollón, H.F., Matos, F.D.D.A., Dávila, N., García-Villacorta, R., Diaz, P.R.S., Costa, F., Emilio, T., Levis, C., Schiatti, J., Souza, P., Alonso, A., Dallmeier, F., Montoya, A.J.D., Piedade, M.T.F., Araujo-Murakami, A., Arroyo, L., Gribel, R., Fine, P.V.A., Peres, C.A., Toledo, M., Aymard C., G.A., Baker, T.R., Cerón, C., Engel, J., Henkel, T.W., Maas, P., Petronelli, P., Stropp, J., Zartman, C.E., Daly, D., Neill, D., Silveira, M., Paredes, M.R., Chave, J., Lima Filho, D.D.A., Jørgensen, P.M., Fuentes, A., Schöngart, J., Valverde, F.C., Di Fiore, A., Jimenez, E.M., Mora, M.C.P., Phillips, J.F., Rivas, G., Van Andel, T.R., Von Hildebrand, P., Hoffman, B., Zent, E.L., Malhi, Y., Prieto, A., Rudas, A., Ruschell, A.R., Silva, N., Vos, V., Zent, S., Oliveira, A.A., Schutz, A.C., Gonzales, T., Nascimento, M.T., Ramirez-Angulo, H., Sierra, R., Tirado, M., Medina, M.N.U., Van Der Heijden, G., Vela, C.I.A., Torre, E.V., Vriesendorp, C., Wang, O., Young, K.R., Baider, C., Balslev, H., Ferreira, C., Mesones, I., Torres-Lezama, A., Giraldo, L.E.U., Zagt, R., Alexiades, M.N., Hernandez, L., Huamantupa-Chuquimaco, I., Milliken, W., Cuenca, W.P., Pauletto, D., Sandoval, E.V., Gamarra, L.V., Dexter, K.G., Feeley, K., Lopez-Gonzalez, G., Silman, M.R., 2013. Hyperdominance in the Amazonian tree flora. *Science* (80-. ). 342. <https://doi.org/10.1126/science.1243092>

ter Steege, H., prado, P.I., F de Lima, R.A., pos, E., de Souza Coelho, L., de Andrade Lima Filho, D., Salomão, R.P., Leão Amaral, I., Dionízia de Almeida Matos, F., Castilho, C. V, phillips, O.L., Ernesto Guevara, J., de Jesus Veiga carim, M., Cárdenas

López, D., Magnusson, W.E., Wittmann, F., Pires Martins, M., Sabatier, D., Victória Irueme, M., Renan da Silva Guimarães, J., Molino, J.-F., Bánki, O.S., Teresa Fernandez piedade, M., A pitman, N.C., Ferreira Ramos, J., Monteagudo Mendoza, A., Martins Venticinque, E., Garcia Luize, B., Núñez Vargas, percy, Sanna Freire Silva, T., Márcia Moraes de Leão Novo, E., farias costa Reis, neidiane, terborgh, J., Gilberto Manzatto, A., Regina Casula, K., Honorio coronado, E.N., Carlos Montero, J., Duque, A., C costa, F.R., castaño Arboleda, N., Schöngart, J., Eugene Zartman, C., Killeen, T.J., Marimon, B.S., Hur Marimon-Junior, B., Vasquez, R., Mostacedo, B., Demarchi, L.O., Feldpausch, T.R., Engel, J., petronelli, P., Baraloto, C., Assis, R.L., Castellanos, H., Fragomeni Simon, M., Brilhante de Medeiros, M., Quaresma, A., W Laurance, S.G., Rincón, L.M., Andrade, A., Sousa, T.R., Luís camargo, J., Schietti, J., Laurance, W.F., Lima de Queiroz, H., Eduardo Mendonça nascimento, H., Aparecida Lopes, M., de Sousa farias, E., Leonardo Lima Magalhães, J., Brienens, R., Aymard C, G.A., David Cardenas Revilla, J., Célia Guimarães Vieira, I., Barçante Ladvocat cintra, B., Stevenson, P.R., Oliveira feitosa, Y., Duivenvoorden, J.F., Mogollón, H.F., Araujo-Murakami, A., Valle ferreira, L., Rafael Lozada, J., comiskey, J.A., Julio de Toledo, J., Damasco, G., Dávila, N., Lopes, A., García-Villacorta, R., Draper, F., Vicentini, A., Cornejo Valverde, F., Lloyd, J., F Gomes, V.H., neill, D., Alonso, A., Dallmeier, francisco, Coelho de Souza, F., Gribel, R., Arroyo, L., Antunes Carvalho, F., Praia Portela de Aguiar, D., Dantas do Amaral, D., Petratti pansonato, M., Feeley, K.J., Berenguer, E., A fine, P. V, Carneiro Guedes, M., Barlow, J., ferreira, J., Villa, B., Cristina Peñuela Mora, M., Jimenez, E.M., Carlos Licona, J., cerón, C., thomas, R., Maas, P., Silveira, M., Henkel, T.W., Stropp, J., Ríos paredes, M., Dexter, K.G., Daly, D., Baker, T.R., Huamantupa-Chuquimaco, I., Milliken, W., pennington, T., Sebastián Tello, J., Luis Marcelo pena, J., peres, C.A., Klitgaard, B., Fuentes, A., Silman, M.R., Di fiore, A., von Hildebrand, P., Chave, J., van Andel, T.R., Richard Hilário, R., Fernando Phillips, J., Rivas-torres, G., Costa noronha, J., prieto, A., Gonzales, T., de Sá Carpanedo, R., Pepe Gallardo Gonzales, G., Zárate Gómez, R., de Jesus Rodrigues, D., Zent, E.L., Ruschel, A.R., 2020. Biased-corrected richness estimates for the Amazonian tree flora. *nature.com*H Ter Steege, PI Prado, RAF Lima, E Pos, L Souza Coelho, D Andrade Lima FilhoScientific reports, 2020•nature.com 10, 10130. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-66686-3>

ter Steege, H., Vaessen, R.W., Cárdenas-López, D., Sabatier, D., Antonelli, A., Mota De Oliveira, S., Pitman, N.C.A., Jørgensen, P.M., Salomão, R.P., 2016. The

discovery of the Amazonian tree flora with an updated checklist of all known tree taxa. *nature.com* H Ter Steege, RW Vaessen, D Cárdenas-López, D Sabatier, A Antonelli, SM Oliveira *Scientific reports*, 2016 • *nature.com*. <https://doi.org/10.1038/srep29549>

Tsuchikawa, S., 2007. A review of recent near infrared research for wood and paper. *Appl. Spectrosc. Rev.* <https://doi.org/10.1080/05704920601036707>

Vasconcelos, C. da C., Ferraz, I.D.K., Adrianzén, M.U., Camargo, J.L.C., Terra-Araujo, M.H., 2021. *Chromolucuma brevipedicellata* (Sapotaceae, Chrysophylloideae), a new tree species from central Amazonia, Brazil. *Brittonia* 73, 211–219. <https://doi.org/10.1007/s12228-021-09663-y>

Vasconcelos, C.C., Adrianzén, M.U., Camargo, J.L.C., Terra-Araujo, M.H., 2020. *Pouteria kossmanniae* (Sapotaceae): A new species from Central Amazonia, Brazil. *Phytotaxa* 447, 265–275. <https://doi.org/10.11646/PHYTOTAXA.447.4.4>

Williams and Titus, 1988. Assessment of Sampling Stability in Ecological Applications of Discriminant Analysis. *Ecol. Soc. Am.* 69, 1275–1285.

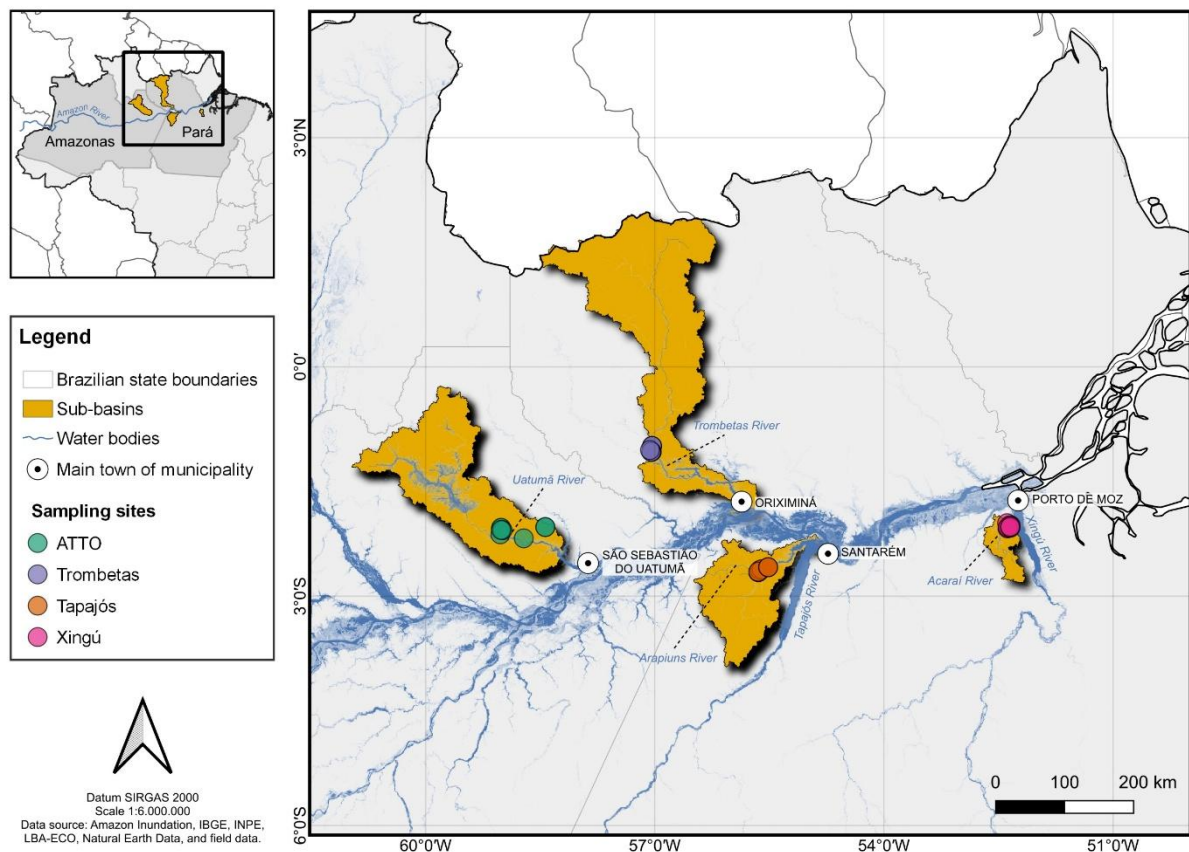
Workman, J., Weyer, L., 2007. Practical Guide to Interpretive Near-Infrared Spectroscopy, Practical Guide to Interpretive Near-Infrared Spectroscopy. CRC Press. <https://doi.org/10.1201/9781420018318>

## Supplementary material

### Exploring the potential of field spectroscopy for tree species identification in different Amazonian forest ecosystems

Hilana Louise Hadlich, Jochen Schöngart, Florian Wittmann, Caroline C. Vasconcelos, Caroline L. Mallmann, Máira L. G. Conde, Priscila Amaral de Sá, Layon O. Demarchi, Gisele Biem Mori, Maria T. F. Piedade and Flavia Machado Durgante.

**Fig. S1:** Location map of the sites sampled for the external validation with data independent of the ATTO site. The green circles are the ATTO site plots used to build the model, the purple circles are the Trombetas plots, the orange circles are the Tapajós plots and the pink circles are the Xingu plots used to test the model.

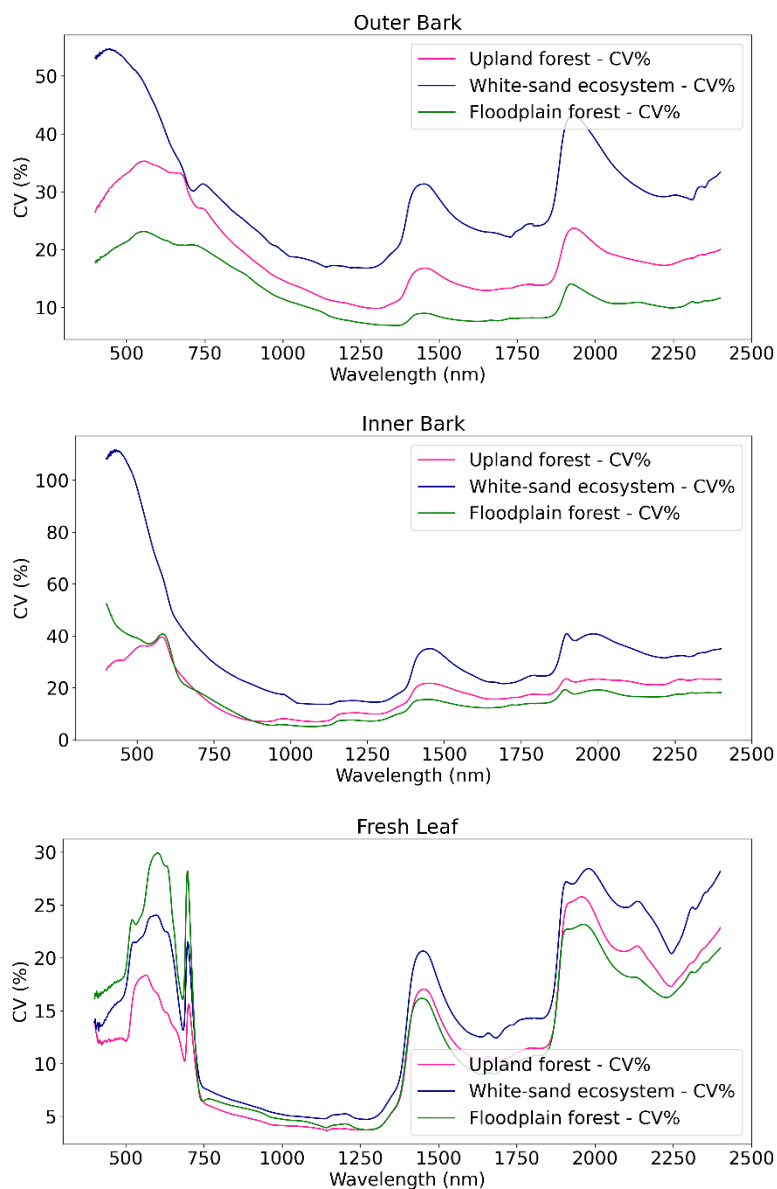


**Table S1:** Species collected from the other sites (Xingu, Trombetas and Tapajós) to make up the independent data set to test the general model built with 26 species (only the species that were the same with the other sites are shown here). The number of individuals N is shown for outer and inner bark (b) and for fresh leaf (l) for each species at each site.

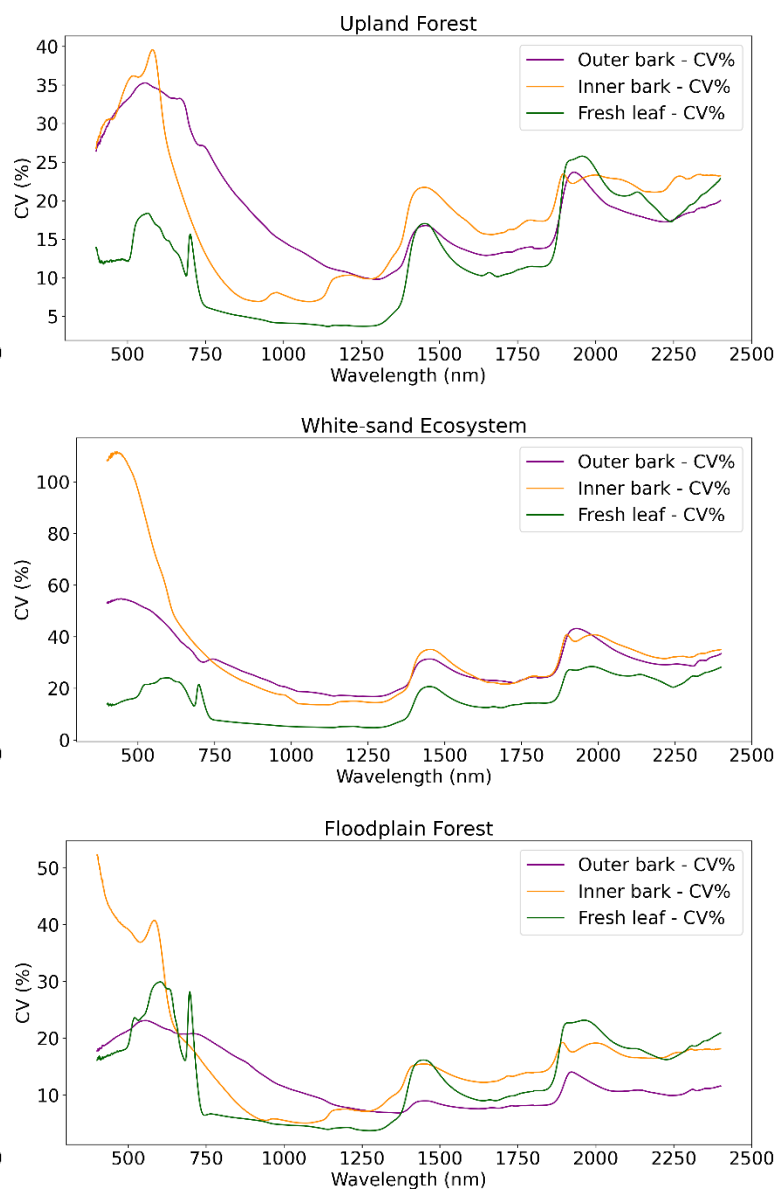
| Ecosystem         | Species- general model  | Species Xingu          | N bark; leaf | Species Trombetas       | N bark; leaf | Species Tapajós        | N bark; leaf |
|-------------------|-------------------------|------------------------|--------------|-------------------------|--------------|------------------------|--------------|
| Floodplain forest | Eschweilera tenuifolia  | Eschweilera tenuifolia | b=0; l=5     |                         |              | Eschweilera tenuifolia | b=0; l=3     |
| Floodplain forest | Hevea spruceana         | Hevea spruceana        | b=0; l=5     |                         |              |                        |              |
| Floodplain forest | Swartzia acuminata      | Swartzia acuminata     | b=0; l=5     |                         |              | Swartzia acuminata     | b=3; l=3     |
| White-sand        | Manilkara bidentata     |                        |              | Manilkara bidentata     | b=3; l=3     |                        |              |
| White-sand        | Pradosia schomburgkiana |                        |              | Pradosia schomburgkiana | b=3; l=3     |                        |              |
| White-sand        | Ruizterania retusa      |                        |              |                         |              | Ruizterania retusa     | b=4; l=3     |
| White-sand        | Sacoglottis guianensis  |                        |              |                         |              | Sacoglottis guianensis | b=3; l=3     |
| Upland forest     | Pouteria anomala        | Pouteria anomala       | b=5; l=5     |                         |              |                        |              |
| Upland forest     | Rinorea guianensis      | Rinorea guianensis     | b=5; l=5     |                         |              |                        |              |

**Fig. S2:** Graph of the coefficient of variation (CV) by tissue in each ecosystem on the left (A) and by ecosystem comparing the tissues on the right (B).

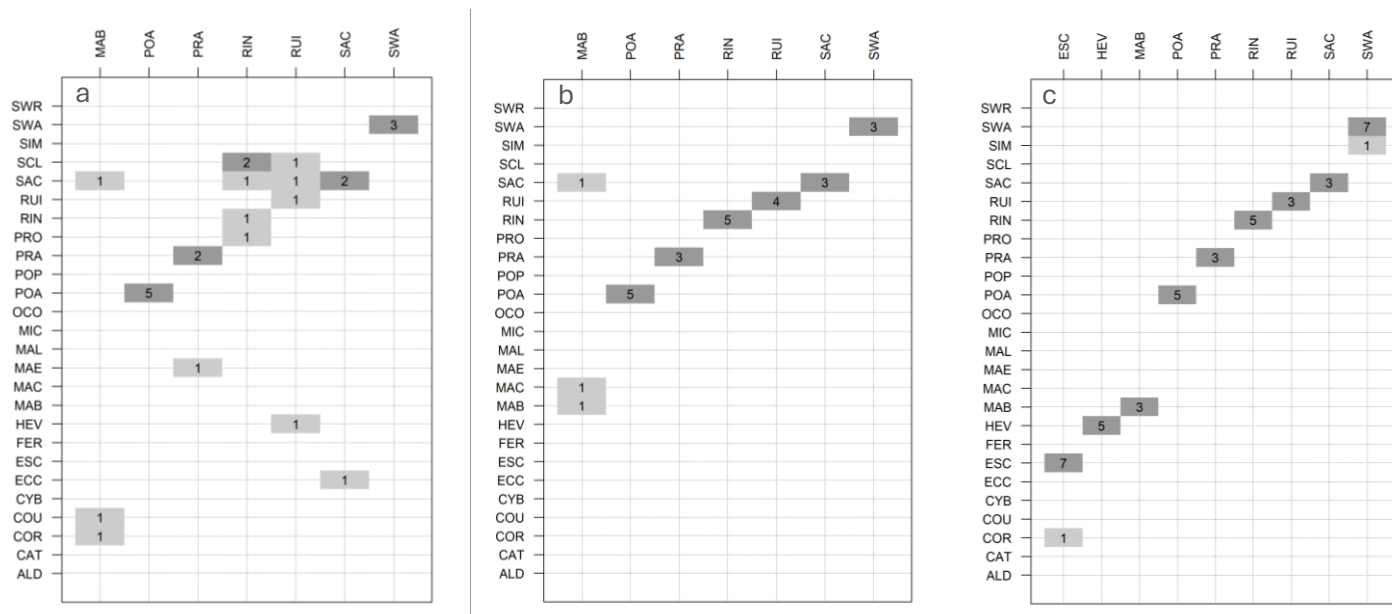
A



B



**Fig. S3:** Confusion matrices resulting from external validation of the general model from different tissues, testing species from other sites. Panel **a** is the resulting by outer bark; panel **b** is the resulting by inner bark and panel **c** is the resulting by fresh leaf. The diagonal represents correct predictions of species identification, while off the diagonal line are the incorrect predictions using the spectroscopic method. Species listed horizontally correspond to those identified by a taxonomist, while those listed vertically correspond to species “identified” using spectroscopy. Species abbreviations are as follows: ESC = *Eschweilera tenuifolia*, HEV = *Hevea spruceana*, MAB = *Manilkara bidentata*, POA = *Pouteria anomala*, PRA = *Pradosia schomburgkiana*, RIN = *Rinorea guianensis*, RUI = *Ruizterania retusa*, SAC = *Sacoglottis guianensis*, SWA = *Swartzia acuminata*.



**Table S2:** Variables were selected using the stepwise method. Wavelengths (nm) of each tissue are shown by spectral region.

| Spectral region | Outer bark                                                                                                                                                                       | Inner bark                                                                                                                                                                                         | Fresh leaf                                                                                                                                                                                                                                                |
|-----------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| <b>VIS</b>      | 436 • 462 • 465 • 469 • 484 • 496<br>498 • 513 • 529 • 660 • 688 • 752                                                                                                           | 400 • 401 • 402 • 404 • 406 • 408<br>410 • 411 • 412 • 413 • 476 • 477<br>478 • 493 • 495 • 507 • 515 • 517<br>518 • 521 • 523 • 524 • 528 • 529<br>530 • 533 • 534 • 537 • 564 • 577<br>685 • 708 | 400 • 401 • 402 • 403 • 404 • 406<br>407 • 408 • 409 • 410 • 411 • 412<br>413 • 414 • 415 • 416 • 417 • 418<br>419 • 420 • 421 • 422 • 424 • 425<br>426 • 427 • 428 • 431 • 433 • 434<br>435 • 436 • 438 • 439 • 440 • 441<br>443 • 444 • 445 • 447 • 448 |
| <b>NIR</b>      | 856 • 859 • 862 • 868 • 896 • 1131                                                                                                                                               | 1038 • 1039 • 1040 • 1063 • 1064<br>1066 • 1099 • 1107 • 1109 • 1110                                                                                                                               | 846 • 851 • 852 • 1235 • 1375                                                                                                                                                                                                                             |
| <b>SWIR I</b>   | 1651 • 1654 • 1663 • 1668 • 1672<br>1673 • 1674 • 1675 • 1676 • 1677<br>1680 • 1705 • 1714 • 1716 • 1717<br>1718 • 1729 • 1826 • 1838 • 1861<br>1862 • 1887 • 1890 • 1894 • 1897 | 1415 • 1417 • 1419 • 1438 • 1439<br>1452 • 1467 • 1468 • 1476 • 1480<br>1481 • 1504 • 1508 • 1655 • 1656<br>1662 • 1671 • 1672 • 1675 • 1676<br>1776                                               | 1437 • 1438 • 1474 • 1526 • 1541<br>1624 • 1653 • 1661 • 1663 • 1674<br>1679 • 1681 • 1685 • 1701 • 1714<br>1730 • 1731 • 1732                                                                                                                            |
| <b>SWIR II</b>  | 1903 • 1973 • 1986 • 2058 • 2068<br>2086 • 2096 • 2249 • 2266                                                                                                                    | 2259 • 2265 • 2391                                                                                                                                                                                 | 2165 • 2191 • 2206 • 2227 • 2245<br>2268 • 2292                                                                                                                                                                                                           |

**CAPÍTULO 2:** Investigando a variação do ponto de perda de  
turgor em três ecossistemas da Amazônia centro-oriental

---

## CAPÍTULO 2

---

Hadlich, H.L., Schöngart, J., Wittmann, F., Pereira L., Vasconcelos, C.C., Mallmann, C.L., Conde, M.L., de Sá P.A., Demarchi L.O., Mori G.B., Piedade M.T.F., Durgante, F.M. Investigando a variação do ponto de perda de turgor em três ecossistemas da Amazônia centro-oriental. Manuscrito formatado para *Functional Ecology* versão português.

## Title page

### **Investigando a variação do ponto de perda de turgor em três ecossistemas da Amazônia centro-oriental**

Hilana Louise Hadlich<sup>a,b</sup>, Jochen Schöngart<sup>a,b</sup>, Florian Wittmann<sup>b,c</sup>, Luciano Pereira<sup>d</sup>,  
Caroline C. Vasconcelos<sup>a</sup>, Caroline L. Mallmann<sup>e</sup>, Máira L. G. Conde<sup>b</sup>, Priscila Amaral  
de Sá<sup>f</sup>, Layon O. Demarchi<sup>b</sup>, Gisele Biem Mori<sup>f</sup>, Maria T. F. Piedade<sup>a,b</sup> and Flavia  
Machado Durgante<sup>a,b,c</sup>

<sup>a</sup> Programa de Pós-Graduação em Botânica (PPGBOT), Instituto Nacional de Pesquisas  
da Amazônia (INPA), Manaus, Amazonas, Brazil;

<sup>b</sup> Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Ecologia, Monitoramento e Uso  
Sustentável de Áreas Úmidas (Grupo MAUA), Manaus, Amazonas, Brasil;

<sup>c</sup> Instituto de Tecnologia de Karlsruhe (KIT), Departamento de Ecologia de Áreas  
Úmidas, Rastatt, Alemanha;

<sup>d</sup> Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia (Unicamp), Departamento de  
Biologia Vegetal, Campinas, São Paulo, Brasil;

<sup>e</sup> Universidade Federal de Santa Maria (UFSM), Departamento de Geociências, Santa  
Maria, Rio Grande do Sul, Brasil;

<sup>f</sup> Universidade Estadual do Mato Grosso (UNEMAT), Programa de Pós-Graduação em  
Ecologia e Conservação, Nova Xavantina, Mato Grosso, Brasil.

Autor correspondente:

*Hilana L. Hadlich*

Email: [hilanalouise@gmail.com](mailto:hilanalouise@gmail.com)

*Flávia Durgante*

Email: [flaviamdflorestal@gmail.com](mailto:flaviamdflorestal@gmail.com)

## Resumo

1. O ponto de perda de turgor (TLP) é um dos principais traços hidráulicos associados à tolerância à seca em plantas, porém sua variação entre ecossistemas amazônicos ainda é pouco conhecida.
2. Neste estudo, buscamos conhecer como varia o TLP entre ecossistemas florestais (terra-firme, campinarana e igapó) que se diferenciam em disponibilidade de água e características edáficas. Para isso quantificamos o TLP de 48 espécies arbóreas (132 indivíduos) nos três ecossistemas em quatro sítios (ATTO, Trombetas, Tapajós e Xingu), e avaliamos sua relação com traços funcionais foliares, nutrientes foliares e traços da madeira.
3. O TLP não diferiu significativamente entre ecossistemas, tanto em nível de espécies quanto em médias ponderadas pela comunidade, mas apresentou ampla variação interespecífica e intraespecífica (média TLP na região =  $-2.03 \pm 0.37$  Mpa). Em escala regional, valores mais negativos de TLP estiveram consistentemente associados a menor área foliar ( $p < 0.05$ ) e maior teor de nitrogênio ( $p < 0.05$ ), independentemente do ecossistema. No entanto, padrões específicos emergiram para cada ecossistema: na terra-firme, o TLP respondeu fortemente a traços foliares (teor de N, área e espessura foliar); na campinarana, não houve relação com os traços avaliados; e no igapó, houve associação apenas com teor de cálcio foliar.
4. Esses resultados indicam que traços de tolerância à seca em florestas amazônicas como o TLP é modulado por diferentes estratégias funcionais das espécies, mais do que por diferenças entre ecossistemas isoladamente.

**Palavras-chave:** tolerância à seca; ponto de perda de turgor; traços hidráulicos, traços funcionais; gradientes ambientais; ecossistemas amazônicos; mudança climática

## Introdução

A Amazônia abriga as maiores florestas tropicais e biodiversas do planeta (ter Steege *et al.* 2013), exercendo papel crucial na regulação do clima global, no sequestro de carbono e na manutenção do ciclo hidrológico da América do Sul (Gatti *et al.* 2021; Malhi *et al.* 2008). Projeções climáticas indicam aumento da temperatura média e alterações no regime de chuvas, com secas e inundações mais frequentes e intensas ao longo do século XXI (Gloor *et al.* 2015; IPCC 2021; Marengo *et al.* 2018). Esses

distúrbios ameaçam o balanço hídrico de ecossistemas amazônicos, podendo comprometer a produtividade primária, a biodiversidade e os serviços ecossistêmicos regionais e globais (Costa *et al.* 2020; Phillips *et al.* 2009). Assim, compreender como as comunidades arbóreas respondem ao estresse hídrico é essencial para prever sua resiliência frente às mudanças climáticas em curso, traçar estratégias de conservação e recuperação ambiental.

A intensificação da escassez de água representa um dos principais desafios à sobrevivência e ao funcionamento das árvores tropicais (Choat *et al.* 2018). As condições edáficas e climáticas, principalmente a disponibilidade hídrica condicionam o estado fisiológico das plantas (Osakabe *et al.* 2014) e modulam as estratégias evolutivas para lidar com o estresse hídrico. Entre os traços funcionais associados à tolerância à seca, o ponto de perda de turgor (TLP), reflete a capacidade de ajuste osmótico e está fortemente correlacionado com a disponibilidade de água no ambiente (Bartlett *et al.* 2012). O TLP representa o potencial hídrico foliar no qual as células perdem turgor e a folha murcha, podendo ser quantificado e utilizado para prever a vulnerabilidade das espécies frente às mudanças climáticas (Bartlett *et al.* 2012). Sob déficit de água no solo, as plantas precisam manter o potencial hídrico foliar em níveis que preservem o turgor celular, condição essencial para processos metabólicos e abertura estomática (Bartlett *et al.* 2012). Valores mais negativos de TLP indicam maior tolerância a desidratação, portanto, maior resistência a ambientes sazonalmente secos ou com solos de baixa retenção hídrica (Bartlett *et al.* 2012; Blackman 2018).

Pesquisas em florestas tropicais têm mostrado que o ponto de perda de turgor (TLP) varia consideravelmente entre espécies coocorrentes, refletindo diferenças nas estratégias de tolerância à seca mesmo em ambientes aparentemente homogêneos (Guillemot *et al.* 2022; Maréchaux *et al.* 2015). Essa forte variação entre espécies evidencia que a vulnerabilidade ao estresse hídrico não pode ser explicada apenas por fatores ambientais, mas também pela diversidade de adaptações ecofisiológicas. Smith-Martin *et al.* (2023) encontraram que os traços hidráulicos variam entre sítios mais do que se esperaria apenas a partir do regime pluviométrico. Em complemento, outras pesquisas demonstraram que o TLP não se correlaciona de forma consistente com traços clássicos do espectro econômico da folha, como a massa foliar por área (LMA), e que modelos baseados nesses traços explicam apenas uma fração limitada da variação observada (Maréchaux *et al.* 2019). Su *et al.* (2022) sugerem que o TLP pode ser usado como um bom ‘proxy’ para prever a mortalidade por seca em florestas tropicais, pois o TLP se

correlaciona com outros traços hidráulicos, como o P50. Em conjunto, esses achados destacam a importância de mensurar diretamente traços hidráulicos, além dos traços funcionais, e considerar a variação intra e interespecífica, bem como entre diferentes ecossistemas para explorar os padrões de tolerância à seca nos ecossistemas amazônicos.

Além da variação interespecífica, padrões funcionais podem emergir ao nível da comunidade. Métricas baseadas na média ponderada pela dominância (Média ponderada pela comunidade, CWM) permitem integrar a magnitude dos traços com a estrutura da comunidade, enfatizando o papel das espécies estruturalmente dominantes. Em florestas tropicais, onde poucas espécies frequentemente concentram grande parte da biomassa ou área basal (Fauset *et al.* 2015), abordagens ponderadas por dominância podem fornecer uma representação ecologicamente mais realista da composição funcional (Garnier *et al.* 2004; Lavorel *et al.* 2008).

Apesar dos avanços recentes, ainda são escassos os estudos que avaliam comparativamente o TLP entre ecossistemas amazônicos com diferentes disponibilidades de água e características edáficas. Essa lacuna é ainda mais evidente no caso das florestas alagáveis e campinaranas, para as quais, até onde sabemos, não há registros prévios de quantificação do TLP. Considerando a intensificação do ciclo hidrológico, compreender a tolerância à seca das espécies é crucial. A comparação com florestas de terra-firme, que enfrentam déficits hídricos sazonais em solos bem drenados, com campinaranas, caracterizadas por solos arenosos de baixa retenção de água, e igapós que passam por longos períodos de inundação, permite explorar como diferentes condições ambientais moldam as estratégias ecofisiológicas das árvores. Diante desse contexto, perguntamos: (i) como o TLP varia entre ecossistemas contrastantes em disponibilidade hídrica e características edáficas; e (ii) se traços funcionais foliares, nutrientes foliares e traços da madeira estão associados a variação do TLP.

Considerando o contraste hidroedáfico entre esses ecossistemas, formulamos as seguintes hipóteses. Em campinarana, caracterizada por solos arenosos de baixa capacidade de retenção hídrica, esperamos valores mais negativos de TLP, refletindo maior tolerância fisiológica à desidratação e maior ajuste osmótico. Em terra-firme, sujeita a déficits sazonais previsíveis, prevemos valores intermediários de TLP, compatíveis com estratégias adaptadas a secas regulares, mas não extremas. Já no igapó, por serem florestas sazonalmente inundadas, antecipamos que as espécies apresentem TLP mais negativos, pois o excesso de água, assim como a seca, constitui um estresse hídrico importante, refletindo em menor ajuste osmótico e maior sensibilidade a eventos

extremos. Além disso, esperamos que a variação interespecífica de TLP esteja associada à coordenação entre traços estruturais e fisiológicos, incluindo área foliar específica, nutrientes foliares e densidade da madeira, os quais podem modular estratégias de uso da água e resistência à desidratação. Nesse sentido, avaliar a variação do TLP associada a traços funcionais em ecossistemas contrastantes fornece uma oportunidade única para avançar na compreensão dos mecanismos que regulam a resiliência da floresta amazônica frente às mudanças climáticas.

## **Material e Métodos:**

### **Locais de estudo**

O estudo foi conduzido em três ecossistemas localizados em quatro sítios na Amazônia Central e Oriental: ATTO (Amazon Tall Tower Observatory), Trombetas, Tapajós e Xingu (Figura 1). Esses locais abrangem os três ecossistemas contrastantes em disponibilidade de água, tipo de solo, topografia e clima: terra-firme, campinarana e floresta alagável de igapó. O sítio ATTO está localizado na Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Uatumã (RDSU), a aproximadamente 150 km a nordeste de Manaus-AM. As parcelas PELD-MAUA da terra-firme estão em platôs próximas da torre do ATTO; as parcelas da campinarana localizam-se entre o Rio Uatumã e a terra-firme e as parcelas do igapó concentram-se no Rio Abacate, um afluente do Rio Uatumã. O sítio Trombetas encontra-se a cerca de 260 km a leste-nordeste do sítio ATTO e as parcelas concentram-se em torno do Rio Trombetas. Enquanto o sítio Tapajós está localizado a aproximadamente 630 km a sudeste do sítio ATTO e as parcelas adentram pelo Rio Arapiuns. Por fim, o sítio Xingu, a cerca de 733 km do sítio ATTO, com parcelas ao longo do rio Acaraí. Os igapós do rio abacate são classificados como de águas pretas e os igapós dos demais sítios são igapós de águas claras (Junk *et al.* 2011).

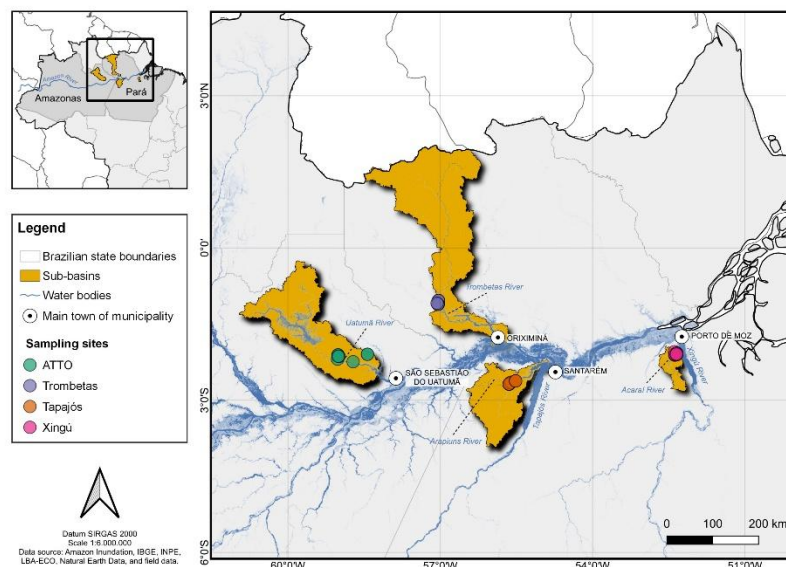


Figura 1. Mapa de localização dos locais de estudo, cada sítio contém os três ecossistemas representados, exceto o Xingu, que por questões de logística só foi possível ter uma medida de TLP, no igapó. Os círculos preenchidos são as parcelas onde foram coletados os indivíduos.

O clima no sítio ATTO e Trombetas é do tipo Af – tropical húmida, segundo a classificação de Köppen com dados referentes de série de mais de 25 anos (Alvares *et al.* 2013). No ATTO a precipitação média anual é de aproximadamente 2.030 mm e estação seca de agosto a novembro com temperatura média anual de 28 °C (Andreae *et al.* 2015). No Trombetas, a precipitação média anual é próxima a 2.297 mm com estação seca indo de setembro a dezembro e temperatura média anual de 28 °C. Os sítios Tapajós e Xingu, o clima é do tipo Am – tropical monçônico (Alvares *et al.* 2013). No Tapajós, a precipitação média anual é de aproximadamente 2.163 mm e a temperatura média anual é de 27 °C; a estação seca estende-se de agosto a dezembro. No Sítio Xingu, a precipitação média anual é de aproximadamente 2.324 mm e a temperatura média anual é próxima a 27 °C, com estação seca de julho a novembro.

#### Amostragem e coleta dos dados

Foram selecionadas as espécies mais abundantes em cada ecossistema (terra-firme, campinarana e igapó) de cada ecossistema em cada sítio (tabela 1) a partir de inventários em parcelas permanentes (PELD-MAUA/ATTO) e temporárias (Trombetas, Tapajós e Xingu). As árvores acima de 10 cm de diâmetro a altura do peito (DAP) foram

medidas para altura total e DAP. A identificação taxonômica foi feita com ajuda de um parobotânico, seguida pela coleta de material vegetativo para confirmação no herbário do INPA. As expedições de campo e a coleta de dados foram realizadas em três campanhas: setembro a outubro de 2022 (igapó do sítio ATTO e Xingu), março a abril de 2023 (sítio Trombetas e campinarana do sítio ATTO) e agosto a setembro de 2023 (terra-firme do sítio ATTO e Tapajós). Um total de 48 espécies e 132 indivíduos foram amostrados (ver tabela S1), distribuídos entre os três ecossistemas: Igapó (n= 12 espécies, 28 indivíduos); terra-firme (n= 17 espécies, 44 indivíduos) e campinarana (n= 19 espécies, 60 indivíduos).

Para as curvas de pressão-volume (P–V), foram selecionados indivíduos maduros de dossel, com folhas iluminadas pelo sol. Ramos de 1 a 5 indivíduos por espécie foram coletados, colocados em sacos pretos para evitar perda de água e com a ponta cortada protegida com toalha de papel umedecida até ser transportada para o local de medição, laboratório adaptado montado em campo. Em seguida, foram escolhidas cinco folhas por indivíduo e reidratadas por no mínimo 12 h. As curvas de pressão-volume foram realizadas utilizando a técnica de secagem em bancada descrita em *Prometheus Protocols* (Sack *et al.* 2010), onde os parâmetros da curva P–V são determinados pela secagem progressiva das folhas e pela medição do potencial hídrico e da massa da folha em intervalos de tempo até atingir um potencial hídrico de -3.0 a -4.0 Mpa. As medições do potencial hídrico foram conduzidas utilizando uma bomba de pressão (Câmara de Scholander) e posteriormente pesadas em uma balança analítica com uma precisão de 0,001 g. Após o término das medidas, as folhas foram secas em estufa a 60°C por um período de 48 horas para determinação da massa seca. As curvas de P–V foram construídas individualmente seguindo o método clássico de (Tyree & Hammel 1972) em R (R Core Team 2023). O ponto de inflexão da curva (breakpoint), correspondente à transição entre a fase túrgida e a fase pós perda de turgor, foi definido manualmente para cada indivíduo. A escolha do breakpoint baseou-se na inspeção gráfica da curva P–V e na maximização do coeficiente de determinação ( $R^2$ ) do ajuste linear aplicado à porção pós perda de turgor da curva.

Além do potencial hídrico, também foram coletados dados para determinar densidade da madeira (WD), comprimento máximo do vaso (CMV), área foliar (LA), área foliar específica (SLA), teor de clorofila (Chl), espessura foliar e nutrientes foliares como N, P, K, Ca e Mg. Para cada traço foram coletadas amostras de 3 a 5 indivíduos por espécie. Para a WD foram coletadas amostras da madeira com trados de incremento. As

amostras ficaram submersas em água por 72 h para total saturação. Em seguida essa amostra foi pesada em uma balança analítica para determinar o peso húmido que significa o volume fresco da amostra pelo princípio de Arquimedes. Posteriormente as amostras foram secas em estufa por 72 h a 105°C para obtenção do peso seco. Então a densidade foi determinada pela razão do peso seco pelo volume fresco expressa em g/cm<sup>3</sup> (Cornelissen *et al.* 2003). Para o CMV foram coletados galhos de até 3 m de comprimento e mantidos hidratados até a medição. O comprimento máximo dos vasos condutores foi estimado por meio de um teste de entrada de ar adaptado, baseado na observação da emissão de bolhas em água. Cada ramo fresco foi conectado, na extremidade basal do galho cortado a uma seringa manual para compressão de ar. A extremidade apical do ramo foi então cortada progressivamente, a partir do ápice em direção à base, em intervalos de 2 cm. Após cada corte, a nova extremidade exposta era imediatamente submersa em um recipiente com água para observação de bolhas de ar. O ponto em que bolhas de ar começaram a emergir na superfície recém-cortada indicava a presença de um vaso contínuo entre a base (local da injeção de ar) e aquele ponto (Ewers & Fisher 1989). Assim, o CMV foi definido como a distância entre a extremidade basal e o primeiro ponto de corte no qual houve emissão visível de bolhas. Para determinação da SLA, foram utilizadas 5 folhas por indivíduo (Perez-Harguindeguy *et al.* 2013). A área foliar fresca foi medida usando um escâner e a área calculada utilizando o programa ImageJ. Posteriormente as folhas foram secas em estufa a 70°C por 72 h e sua massa seca foi medida com uma balança analítica (0,001 g de precisão). A SLA é a razão da área foliar fresca por unidade de massa seca de folhas, sendo representada em cm<sup>2</sup>/g. O teor relativo de clorofila (Chl) foi medido com o clorofilômetro SPAD e os nutrientes foliares (N, P, K, Ca e Mg), foram quantificados por meio de análises químicas tradicionais seguindo protocolos do laboratório de solos e plantas da Embrapa Amazônia Ocidental.

#### Análise de dados

O potencial hídrico no ponto de perda de turgor (TLP) foi estimado para cada folha individualmente a partir das curvas de pressão volume, sendo posteriormente calculada a média por indivíduo. Para avaliar diferenças entre ecossistemas, utilizamos análise de variância (ANOVA) com médias de espécies por ecossistema.

O valor médio ponderado pela comunidade (*community weighted mean* – CWM) do TLP foi calculado para cada ecossistema de cada sítio de amostragem, a partir da soma dos valores de TLP das espécies, ponderados pela dominância relativa (DoR) de cada

espécie na comunidade, dividida pela soma total da DoR no respectivo sítio/ecossistema (Lavorel *et al.* 2008). Essa métrica permite representar o valor funcional médio da comunidade, considerando a contribuição proporcional das espécies mais dominantes. Adicionalmente, para avaliar diferenças no TLP entre ecossistemas incorporando a importância relativa das espécies, foi ajustado um modelo linear ponderado, no qual os valores de TLP das espécies foram utilizados como variável resposta, o tipo de ecossistema como fator explicativo e a dominância relativa (DoR) como peso estatístico:  $\text{lm}(\text{TLP} \sim \text{Ecosystem}, \text{weights} = \text{DoR})$ . A significância do efeito do ecossistema foi avaliada por meio de análise de variância (ANOVA) aplicada ao modelo ajustado. Essa abordagem permite testar diferenças entre ecossistemas mantendo o nível de espécie como unidade amostral, ao mesmo tempo em que considera a estrutura de dominância da comunidade.

Para averiguar a relação geral entre o TLP das espécies e os traços foliares, traços da madeira e os nutrientes foliares, foram feitas análises de regressão linear simples para todo o conjunto de dados (48 espécies). Em seguida, para averiguar padrões específicos foram feitas regressões lineares simples separadas por ecossistema.

Por fim, para avaliar a relação integrada entre o ponto de perda de turgor (TLP) e os traços funcionais, foram ajustados modelos de regressão linear múltipla ao nível de espécie, utilizando valores médios de TLP e dos traços para evitar pseudorrepetição. Inicialmente, foi ajustado um modelo completo incluindo área foliar, teor de nitrogênio foliar, espessura foliar, densidade da madeira e ecossistema como preditores, uma vez que esses traços podem representar dimensões funcionais chave associadas à resistência à seca. Em seguida, foi realizada a simplificação do modelo por meio da remoção de variáveis não significativas, resultando em um modelo reduzido mais parcimonioso. A multicolinearidade entre preditores foi avaliada por meio do fator de inflação da variância (VIF). Adicionalmente, para incorporar a variação intraespecífica, foram ajustado um modelo linear misto utilizando dados ao nível individual, incluindo espécie como efeito aleatório. Nesse modelo, foi considerado como efeitos fixos os traços funcionais selecionados no modelo anterior por espécie e o ecossistema. Todos os modelos foram ajustados no ambiente R, utilizando funções dos pacotes *stats* e *lme4*, e a significância dos efeitos foi avaliada ao nível de 5%.

## Resultados

### Padrão Geral dos Ecossistemas

O ponto de perda de turgor (TLP) apresentou grande variação entre espécies. A média total foi de  $-2.03 \text{ Mpa}$  ( $\pm 0.37 \text{ Mpa}$ ), variando de  $-1.24$  a  $-2.80 \text{ Mpa}$ . Entre os ecossistemas estudados: terra-firme, campinarana e igapó, não houve diferença significativa (ANOVA,  $p = 0.60$ ). A floresta alagável de igapó apresentou uma média de  $\text{TLP} = -2.04 \text{ Mpa}$  ( $\pm 0.42 \text{ Mpa}$ ); a terra-firme apresentou média de  $\text{TLP} = -2.10 \text{ Mpa}$  ( $\pm 0.35 \text{ Mpa}$ ) e campinarana apresentou média de  $\text{TLP} = -1.97 \text{ Mpa}$  ( $\pm 0.36 \text{ Mpa}$ ), com coeficientes de variação de 20.7%, 16.7% e 18.3%, respectivamente. Mesmo sem diferença significativa, a média e a distribuição dos valores na campinarana concentrou-se com valores menos negativos acima da média total, enquanto igapó e terra-firme mostraram maior proporção de espécies com valores mais negativos abaixo da média total (figura 2). O ponto de perda de turgor ponderado para a comunidade pela dominância relativa das espécies (CWM) selecionadas também não apresentou diferenças significativas entre ecossistemas (ANOVA,  $p = 0.16$ ).

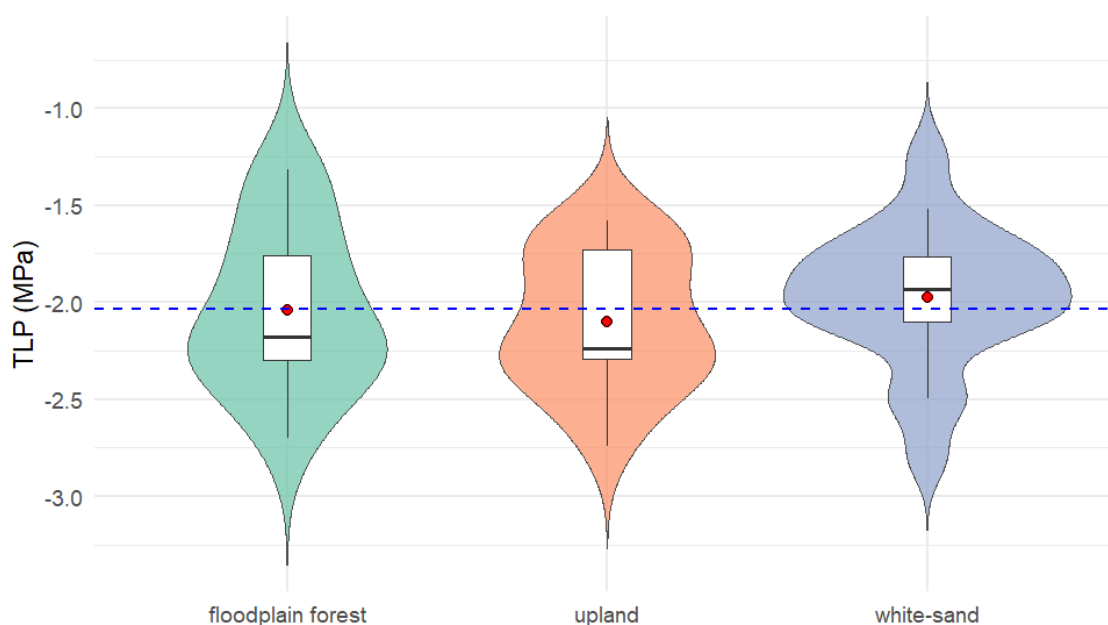


Figura 2. Os gráficos de violino mostram a distribuição do ponto de perda de turgor (TLP) das espécies em três ecossistemas amazônicos: igapó = floodplain forest ( $n=12$ ); terra-firme = upland ( $n=17$ ); campinarana = white-sand ( $n=19$ ). O boxplot interno indica a

mediana, os quartis e a amplitude dos dados. Os pontos em vermelho representam a média do ecossistema e a linha azul tracejada é a média total.

Para reconhecer quais dos traços funcionais medidos influenciam a variação geral do TLP, analisamos por meio de regressões lineares simples para todas as espécies (Figura 3). Observamos que houve apenas uma relação entre TLP e nitrogênio foliar, onde 12% da variação do TLP foi explicada pelo teor de nitrogênio foliar ( $R^2=0.12$ ,  $p<0.05$ ). Os demais traços não tiveram relação com TLP.

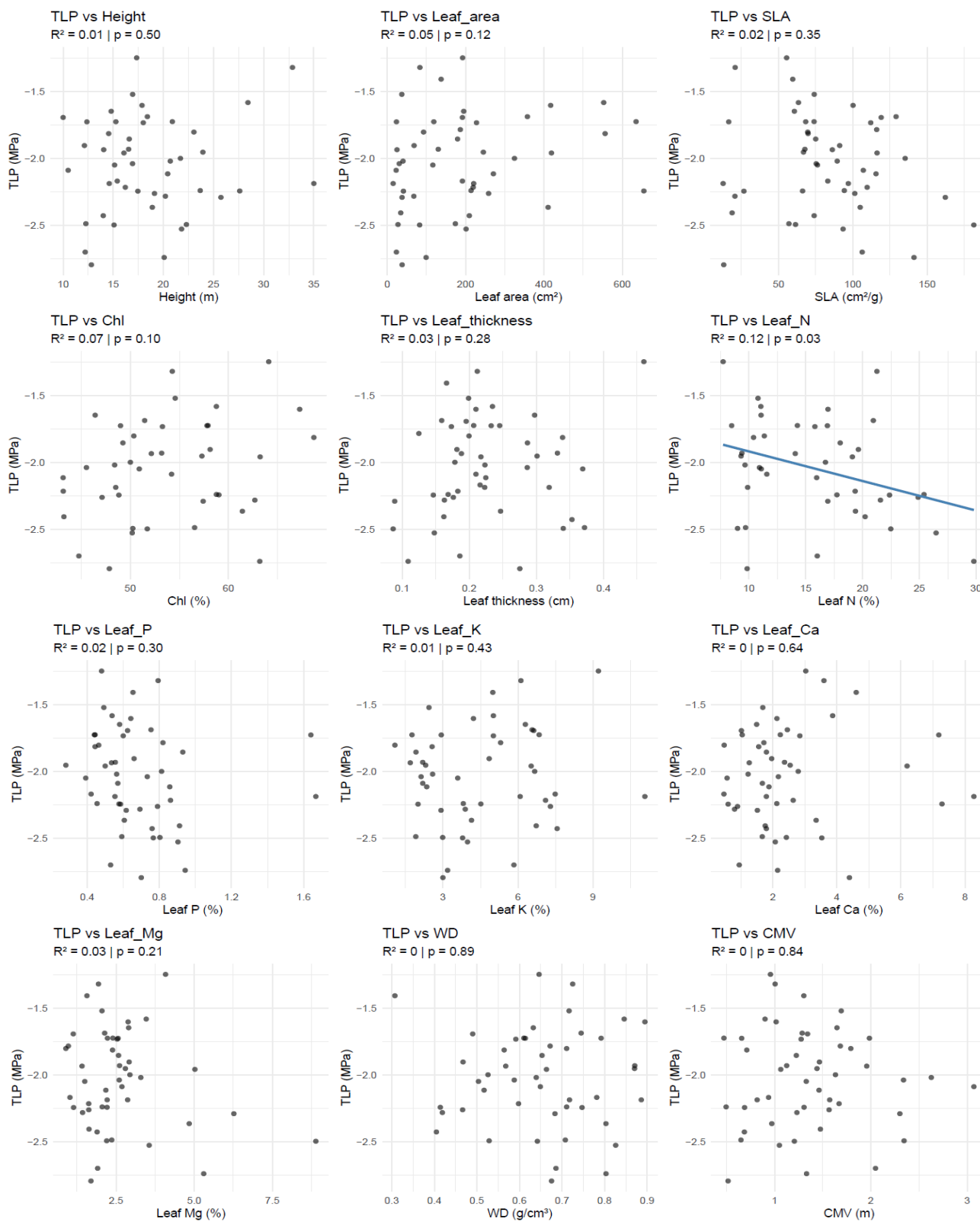


Figura 3. Regressões lineares simples com  $R^2$  e valores de  $p$  indicando a relação entre o ponto de perda de turgor (TLP) e traços funcionais das árvores estudadas para as 48 espécies dos três ecossistemas. A linha em azul indica a tendência.

### Variação do TLP dentro de cada ecossistema

Ao avaliar a relação entre os traços funcionais dentro de cada ecossistema, apareceram diferentes relações entre os traços e o TLP dentro de cada ecossistema. Na terra-firme, o TLP se relacionou positivamente com a área foliar ( $R^2=0.32$ ;  $p<0.05$ ); espessura foliar ( $R^2=0.30$ ;  $p<0.05$ ) e negativamente com o teor de Nitrogênio foliar ( $R^2=0.54$ ;  $p<0.05$ ). Sugerindo que folhas menores, mais finas, e com maior teor de N, são mais tolerantes à seca. Os demais traços não apresentaram relações significativas com o TLP na terra-firme. A floresta alagável de igapó apresentou somente uma relação positiva com o teor de Calcio foliar ( $R^2=0.43$ ;  $p<0.05$ ) e a campinarana não apresentou relações significativas com os traços avaliados.

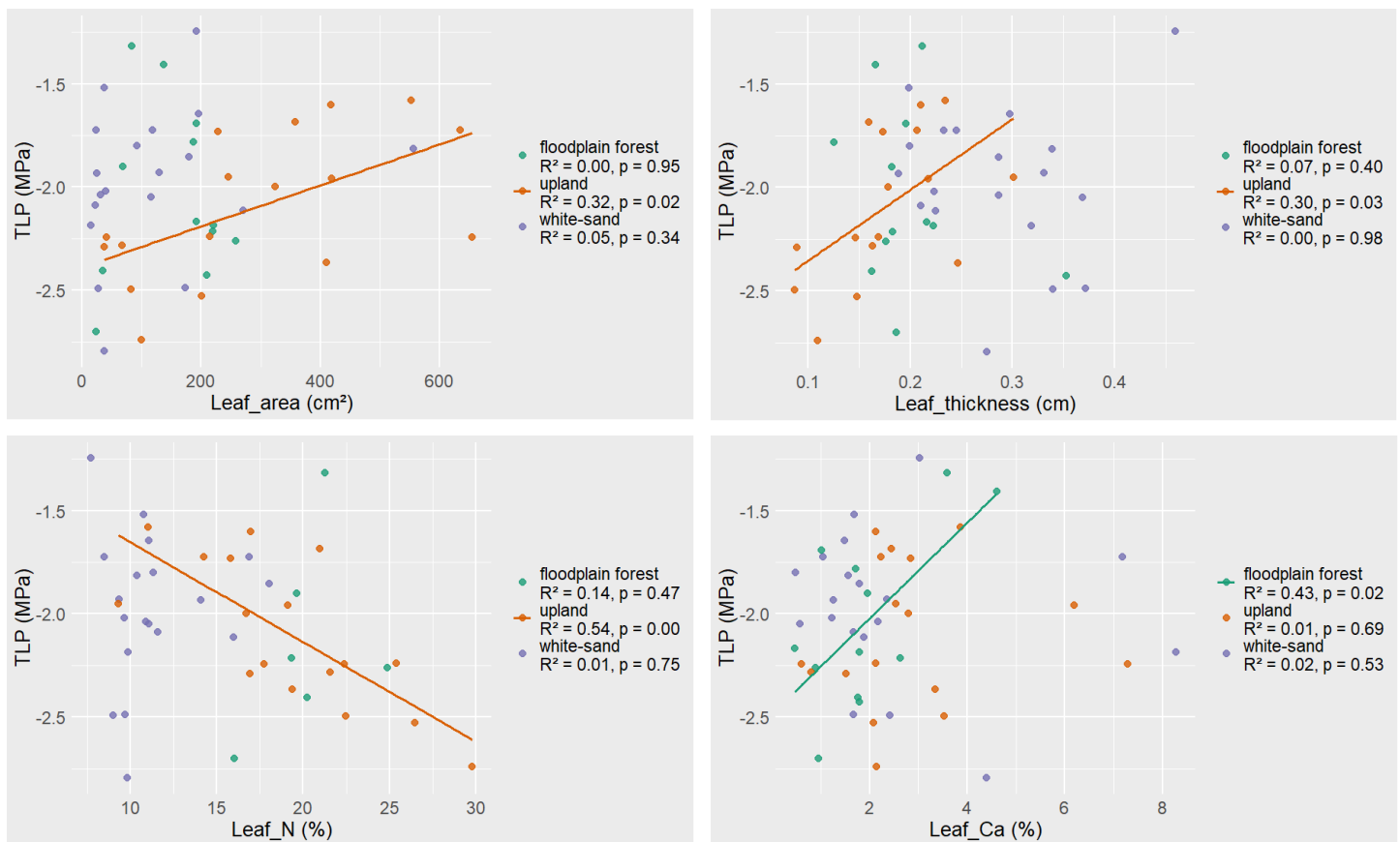


Figura 4. Regressões lineares simples com  $R^2$  e valores de  $p$  indicando a relação entre o ponto de perda de turgor (TLP) e traços funcionais por ecossistema. Linhas indicam a tendência do ecossistema.

### Efeito conjunto dos traços funcionais sobre TLP

Para avaliar se nutrientes foliares, morfologia foliar, densidade da madeira e ecossistema influenciam na variação do TLP, testamos modelos de regressão linear múltipla para avaliar o efeito conjunto dos traços funcionais sobre o TLP. No modelo

completo (M1), incluindo teor de nitrogênio foliar, área foliar, espessura foliar, densidade da madeira e ecossistema ( $TLP \sim \text{Leaf\_N} + \log(\text{Leaf\_area}) + \text{Leaf\_thickness} + \text{WD} + \text{Ecosystem}$ ), apenas a área foliar apresentou efeito significativo sobre o TLP ( $\beta = 0.169$ ,  $p = 0.02$ ), enquanto o teor de nitrogênio apresentou efeito marginal ( $\beta = -0.162$ ,  $p = 0.09$ ). Os demais preditores não foram significativos. O modelo completo não foi estatisticamente significativo ( $p = 0.110$ ) e apresentou baixo poder explicativo ( $R^2_{aj} = 0.12$  – tabela 2). Diante disso, foi ajustado um modelo reduzido (M2), excluindo espessura foliar e densidade da madeira. Nesse modelo, apenas a área foliar permaneceu como preditor significativo do TLP ( $\beta = 0.139$ ,  $p = 0.02$ ). O efeito do ecossistema não foi significativo em nenhum dos níveis ( $p > 0.48$ ). O modelo reduzido apresentou melhor desempenho geral, sendo estatisticamente significativo ( $p = 0.03$ ) e explicando maior proporção da variação no TLP ( $R^2_{aj} = 0.16$  – Tabela 2).

Para avaliar se esses traços explicam TLP independentemente da espécie, testamos, modelos mistos lineares ajustados ao nível individual, incluindo espécie como efeito aleatório. O modelo ( $TLP \sim \text{Leaf\_area} + \text{Leaf\_N} + \text{Ecosystem} + (1 | \text{specie\_id})$ ) indicaram efeitos significativos tanto da área foliar ( $\beta = 0.142$ ,  $p = 0.02$ ) quanto do teor de nitrogênio ( $\beta = -0.182$ ,  $p = 0.01$ ) sobre o TLP, enquanto o efeito do ecossistema permaneceu não significativo (tabela 2). A variância associada ao efeito aleatório de espécie ( $\sigma^2 = 0.08$ ) foi semelhante à variância residual ( $\sigma^2 = 0.09$ ), indicando contribuição comparável das variações intra e interespecíficas na determinação do TLP.

| Modelo           | Nível (n)               | Preditores fixos                                 | Efeito aleatório | $R^2 / R^2_{aj}$               | $p$ global   | Principais efeitos           |
|------------------|-------------------------|--------------------------------------------------|------------------|--------------------------------|--------------|------------------------------|
| M1 (lm completo) | Espécie (48)            | Leaf_N, Leaf_area, Leaf_thickness, WD, Ecosystem | —                | $R^2 = 0.26 / R^2_{aj} = 0.12$ | 0.110        | Leaf_area (*)<br>Leaf_N (.)  |
| M2 (lm reduzido) | Espécie (48)            | Leaf_N, Leaf_area, Ecosystem                     | —                | $R^2 = 0.24 / R^2_{aj} = 0.16$ | <b>0.033</b> | Leaf_area (*)                |
| M3 (lmer)        | Indivíduo (71 – 39 spp) | Leaf_N, Leaf_area, Ecosystem                     | (1  espécie)     | —                              |              | Leaf_area (*)<br>Leaf_N (**) |

Tabela 1. Comparação entre modelos lineares múltiplos (lm) e modelo linear misto (lmer) utilizados para avaliar o efeito conjunto de traços funcionais sobre o TLP. Modelos por espécie utilizaram médias ( $n = 48$ ), enquanto o modelo misto foi ajustado ao nível individual, incluindo espécie como efeito aleatório. Códigos de significância: \*\*\*  $p < 0.001$ ; \*\*  $p < 0.01$ ; \*  $p < 0.05$ ;  $p < 0.1$ ; ns = não significativo.

## Discussão

A quantificação do ponto de perda de turgor (TLP) em um conjunto amplo de espécies amazônicas é fundamental para avançar a compreensão dos mecanismos fisiológicos que sustentam a resiliência das florestas frente a secas e precipitações mais frequentes e intensas. A média total do TLP encontrada nos três ecossistemas estudados foi de  $-2,03 \pm 0.42$  Mpa. Os valores estão consistentes com os valores reportados para florestas tropicais úmidas: -2.01 Mpa nas florestas da Guiana Francesa (Maréchaux *et al.* 2015); em escala global:  $-1.48 \pm 0.06$  Mpa (Bartlett *et al.* 2012); e de -1.6 Mpa à -1.8 Mpa em florestas do Panamá (Kunert *et al.* 2020; Guillemot *et al.* 2022), sugerindo que, em geral, as espécies amazônicas ocupam uma faixa intermediária de tolerância à seca. De forma inesperada, o TLP não diferiu significativamente entre os três ecossistemas amazônicos contrastantes, apesar das marcantes diferenças em disponibilidade hídrica e características edáficas. Embora não tenham sido detectadas diferenças significativas, a distribuição dos valores de TLP revelou tendências sutis, com espécies da campinarana apresentando valores ligeiramente menos negativos, enquanto terra-firme e igapó concentraram maior proporção de espécies com valores mais negativos. Esses padrões indicam que, embora o TLP isoladamente não diferencie as comunidades entre ecossistemas, ele pode contribuir para estratégias ecológicas em nível de espécie dentro de cada ambiente.

Dessa forma, quando as relações entre TLP e os traços funcionais foram analisadas separadamente por ecossistema, emergiram estratégias distintas, em comparação com a análise conjunta. Na terra-firme, o TLP apresentou relação positiva significativa com área foliar e espessura foliar, e negativa com teor de nitrogênio, indicando que espécies com folhas menores e mais finas tendem a exibir valores mais negativos de TLP, sendo mais tolerantes a seca. Esse achado está em consonância com o padrão observado em espécies tropicais onde folhas reduzidas conferem maior eficiência na dissipação de calor e menor perda de água por transpiração (Wright *et al.* 2017). O efeito do nitrogênio foliar, responsável por explicar 54% da variação do TLP, reforça a importância do ajuste osmótico neste ecossistema: espécies com maior teor de N apresentam TLP mais negativos. Plantas com maior N podem acumular mais solutos e, portanto, conseguem reduzir o potencial osmótico da célula, permitindo que ela mantenha água e preserve o turgor mesmo quando o solo está seco (Bartlett *et al.* 2012; Boisseaux *et al.* 2024). Esse padrão sugere que, em solos distróficos típicos da terra-firme

amazônica, a limitação nutricional pode estar associada a estratégias fisiológicas mais conservativas (Reich 2014; ter Steege *et al.* 2025), com maior investimento em mecanismos de tolerância à seca.

Em contraste, nas campinaranas não foram observadas relações significativas com os traços medidos, corroborando achados de Maréchaux *et al.* (2019), que apontam que traços clássicos de folhas, como área foliar e LMA, não são bons preditores universais de tolerância hídrica. Nas campinaranas, encontramos a maior amplitude de variação a nível individual do ponto de perda de turgor (TLP), oscilando de  $-0,78$  a  $-3,37$  MPa, com predominância de valores menos negativos que a média total ( $-2.03$  Mpa). Esse resultado foi inesperado, uma vez que, pelas condições edáficas e microclimáticas desse ecossistema, solos arenosos de baixa capacidade de retenção hídrica, elevada incidência de radiação e maior exposição térmica (Adeney *et al.* 2016; Anderson 1981), esperava-se encontrar valores consistentemente mais negativos de TLP, indicando maior resistência ao déficit hídrico. A grande variação encontrada pode refletir a diversidade de estratégias coocorrentes em campinaranas, desde espécies mais tolerantes à dessecação até espécies que adotam estratégias conservativas baseadas em folhas grossas e baixa área foliar específica (Adeney *et al.* 2016; Fine & Baraloto 2016). Porém, a complexidade desse ecossistema exige mais investigações sobre os limites de plasticidade hidráulica principalmente por abrigar espécies endêmicas (Demarchi *et al.* 2022).

Já no igapó, o TLP apresentou relação positiva apenas com o teor de cálcio, indicando que espécies com menores concentrações de Ca apresentaram valores mais negativos de TLP e, portanto, maior tolerância à seca. Embora o cálcio não atue diretamente no ajuste osmótico, ele desempenha papel fundamental na estabilidade da parede celular e integridade das membranas, influenciando a rigidez dos tecidos (White & Broadley 2003). Maiores concentrações de Ca estão geralmente associadas a paredes celulares mais rígidas, o que pode limitar a capacidade das células de manter o turgor sob potenciais hídricos mais negativos. Nesse contexto, espécies com menor teor de Ca podem apresentar maior elasticidade celular, permitindo a manutenção do turgor em condições de maior desidratação. Espécies de igapó estão submetidas a longos períodos de inundação seguidos de forte déficit hídrico na estação seca, o que exige mecanismos distintos daqueles observados em florestas de terra firme ou campinaranas (Parolin 2009). Estudos recentes mostram que a distribuição e o desempenho de espécies amazônicas em ambientes sazonalmente alagáveis como o baixio estão mais associados a traços hidráulicos ligados à resistência à embolia do xilema (Oliveira *et al.* 2019), além de

atributos estruturais como elevada densidade da madeira e folhas coriáceas (Mori *et al.* 2019; Parolin 2009), embora os nossos resultados não mostraram relação com os demais traços funcionais. Nesse contexto, Boisseaux *et al.* (2024), avaliando florestas sazonalmente alagadas na Guiana Francesa, observaram maior coordenação entre traços hidráulicos e nutrientes foliares em espécies especialistas de ambientes inundáveis, interpretando esse padrão como evidência de forte filtragem ambiental em solos sujeitos ao encharcamento, pois o excesso de água, assim como a seca, constitui um estresse importante para as árvores tropicais nessas florestas.

Esses resultados mostram que estratégias de tolerância à desidratação podem emergir por diferentes combinações de traços e condições locais, mesmo quando os valores médios de TLP são semelhantes. Pois espécies de campinarana e igapó, que são ambientes extremos, e terra-firme apresentaram TLP bem negativos, evidenciando resistência em todos os ecossistemas. Em conjunto, esses resultados reforçam a importância de abranger diferentes ecossistemas na quantificação do TLP de espécies amazônicas e verificar associações com traços determinantes.

Ao avaliar um conjunto de traços como densidade da madeira, espessura foliar, nutrientes e área foliar, os resultados indicaram que o TLP emerge da combinação do tamanho da folha com teor de Nitrogênio, além de significativa variação intraespecífica. Nos modelos baseados em médias por espécie, a área foliar apresentou efeito consistente, indicando que espécies com folhas proporcionalmente maiores tendem a apresentar menor tolerância à seca (TLP menos negativo), o que está de acordo com o papel do tamanho foliar no controle do balanço hídrico e da vulnerabilidade à desidratação (Wright *et al.* 2017). Por outro lado, o teor de nitrogênio apresentou apenas efeito marginal nesse nível de análise, e a inclusão de espessura foliar e densidade da madeira não melhorou o desempenho dos modelos, sugerindo contribuição limitada desses traços para explicar o TLP neste conjunto de dados. Em contraste, o modelo misto, que incorpora a variação intraespecífica, revelou efeitos significativos tanto da área foliar quanto do nitrogênio, indicando que o papel de traços fisiológicos pode ser subestimado quando se utilizam apenas médias por espécie (Albert *et al.* 2010; Siefert *et al.* 2015). Além disso, a partição da variância demonstrou que a variação intraespecífica é comparável à variação entre espécies, reforçando que o TLP apresenta elevada plasticidade, como observado também por Bartlett *et al.* (2014) e Boisseaux *et al.* (2024). Isto provavelmente contribui para o fraco poder explicativo observado nos modelos ao nível da espécie. A variação intraespecífica registrada evidencia que o TLP é um traço plasticamente ajustável em

função do ambiente, em consonância com análises globais (Bartlett *et al.* 2014), e que parte da resiliência dessas espécies amazônicas decorre da capacidade de adaptação.

Em síntese, os resultados deste capítulo demonstram que a variação do ponto de perda de turgor (TLP) em espécies arbóreas amazônicas não é determinada diretamente pelo tipo de ecossistema. De forma geral, os traços funcionais avaliados, apresentaram baixo poder preditivo sobre o TLP, indicando que a tolerância à seca não é controlada por um conjunto simples de atributos funcionais isolados. No entanto, quando analisados em escala de ecossistema, emergem padrões mais claros, especialmente na terra-firme, onde folhas menores, mais finas e com maior teor de nitrogênio estão associadas a maior tolerância à dessecação, sugerindo um papel importante do ajuste osmótico e do controle do balanço hídrico nesse ambiente. Adicionalmente, a magnitude comparável da variação intra e interespecífica evidencia que o TLP apresenta elevada plasticidade. Em conjunto, esses resultados indicam que diferentes combinações de traços podem levar a níveis semelhantes de tolerância à seca, refletindo diferentes estratégias ecológicas coexistindo nessa região. Por fim, deve-se levar em consideração que esses resultados são os primeiros registros da quantificação do TLP em diferentes ecossistemas da Amazônia e que o conjunto de espécies amostradas não representa completamente a comunidade de cada ecossistema, especialmente no igapó, onde o número de espécies foi mais limitado e incluiu áreas com diferentes condições hidroquímicas (igapó de águas pretas e claras). Desta forma, destaca-se a necessidade de estudos futuros com maior cobertura taxonômica e ambiental para aprofundar a compreensão dos mecanismos que regulam a tolerância à seca em florestas tropicais e como isso pode contribuir para o entendimento da resiliência às mudanças do ciclo hidrológico.

### **Agradecimentos**

Gostaríamos de agradecer ao grupo MAUA do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), ao projeto ATTO e ao PPG-BOT pelo apoio científico e logístico. Estendemos também os nossos agradecimentos a todos os assistentes de campo e a todos os envolvidos no apoio logístico. Este estudo foi financiado pelo projeto alemão-brasileiro ATTO (Amazon Tall Tower Observatory), que contou com o apoio do Ministério Federal da Educação e Investigação da Alemanha (contratos BMBF 01LK1602F e 01LK2101D) e do Ministério da Ciência, Tecnologia, Inovação e Comunicação do Brasil (FINEP/MCTIC, contrato 01.11.01248.00). Agradecemos também ao projeto PELD/MAUA (número de processo 441811/2020-5 (CNPq),

01.02.016301.02630/2022-76 (FAPEAM); Chamada CNPq/MCTI/CONFAP-FAPs/PELD Nº 21/2020); ao projeto ATTO Hydrotraits financiado pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq; Chamada Nº 01/2022, número do processo 440166/2022-5); Universal Amazonas n.º 006/2019; Programa Mulher Faz Ciência n.º 006/2024 (projeto SPECTRA POP, processo n.º 01.02.016301.04984/2024-17) financiado pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Amazonas (FAPEAM) e projeto PELD/MAUA (número do processo 446044/2024-5). HLH recebeu uma bolsa de doutoramento da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) - Código Financeiro 001. CCV agradece as bolsas de investigação concedidas pelo CNPq (382803/2022-1 e #384501/2023-0) e pela FAPEAM (#01.02.016301.04984/2024-17). GBM foi financiado pelo consórcio Gigante NERC/NSF NE/Y003942/1; bolsa NSF-NERC DEB n.º 2241507.

## ORCID

Hilana L. Hadlich <https://orcid.org/0000-0002-3054-8574>

Jochen Schongart <https://orcid.org/0000-0002-7696-9657>

Florian Wittmann <https://orcid.org/0000-0001-9180-356X>

Luciano Pereira <https://orcid.org/0009-0002-1988-4240>

Caroline C. Vasconcelos <https://orcid.org/0000-0002-7850-6672>

Caroline L. Mallmann <https://orcid.org/0000-0002-2967-1313>

Maíra L. G. Conde <https://orcid.org/0000-0003-1074-3687>

Priscila Amaral de Sá <https://orcid.org/0009-0000-4555-9658>

Layon O. Demarchi <https://orcid.org/0000-0001-8441-2106>

Gisele Biem Mori <https://orcid.org/0000-0002-6825-9508>

Maria T. F. Piedade <https://orcid.org/0000-0002-7320-0498>

Flavia Machado Durgante <https://orcid.org/0000-0002-5517-8821>

## Referências bibliográficas

Adeney, J.M., Christensen, N.L., Vicentini, A., Cohn-Haft, M. (2016). White-sand Ecosystems in Amazonia. *Biotropica*, 48(1), 7-23.

Andreae, M. O., Acevedo, O. C., Araùjo, A., Artaxo, P., Barbosa, C. G., Barbosa, H. D. M. J., ... & Yáñez-Serrano, A. M. (2015). The Amazon Tall Tower Observatory (ATTO): overview of pilot measurements on ecosystem ecology, meteorology, trace gases, and aerosols. *Atmospheric Chemistry and Physics*, 15(18), 10723-10776.

Albert, C. H., Thuiller, W., Yoccoz, N. G., Soudant, A., Boucher, F., Saccone, P. Lavorel, S. (2010). Intraspecific functional variability: extent, structure and sources of variation. *Journal of Ecology*, 98(3), 604-613.

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

Anderson, A.B. (1981). White-Sand Vegetation of Brazilian Amazonia. *Biotropica*, 13, 199–210.

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. K., Zhang, Y., Kreidler, N., Sun, S., Ardy, R., Cao, K., & Sack, L. (2014). Global analysis of plasticity in turgor loss point, a key drought tolerance trait. *Ecology letters*, 17(12), 1580-1590.

Blackman, C.J., (2018). Leaf turgor loss as a predictor of plant drought response strategies. *Tree physiology*, 38(5), 655-657.

Boisseaux, M., Nemetschek, D., Baraloto, C., Burban, B., Casado-Garcia, A., Cazal, J., ... & Stahl, C. (2024). Shifting trait coordination along a soil-moisture-nutrient gradient in tropical forests. *Functional ecology*, 39(1), 21-37.

Choat, B., Brodribb, T.J., Brodersen, C.R., Duursma, R.A., López, R., Medlyn, B.E., (2018). Triggers of tree mortality under drought. *Nature* 558, 531–539.

Cornelissen, J. H., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D. E., ... & Poorter, H. (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian journal of Botany*, 51(4), 335-380.

Costa, F.R.C., Zuanon, J.A.S., Baccaro, F.B., de Almeida, J.S., Menger, J. da S., Souza, J.L.P., ... & de Castilho, C.V., (2020). Effects of climate change on central amazonian forests: A two decades synthesis of monitoring tropical biodiversity. *Oecologia Aust.* 24, 317–335.

Demarchi, L.O., Klein, V.P., Aguiar, D.P.P., Marinho, L.C., Ferreira, M.J., Lopes, A., da Cruz, J., Quaresma, A.C., Schöngart, J., Wittmann, F., Piedade, M.T.F. (2022). The specialized white-sand flora of the Uatumã Sustainable Development Reserve, central Amazon, Brazil. *Check List*, 18, 187–217.

Ewers, F. W. & Fisher, J. B. (1989). Techniques for measuring vessel lengths and diameters in stems of woody plants. *American Journal of Botany*, 76(5), 645-656.

Fauset, S., Johnson, M. O., Gloor, M., Baker, T. R., Monteagudo M, A., Brien, R. J., ... & Phillips, O. L. (2015). Hyperdominance in Amazonian forest carbon cycling. *Nature communications*, 6(1), 6857.

Fine, P.V.A. & Baraloto, C. (2016). Habitat Endemism in White-sand Forests: Insights into the Mechanisms of Lineage Diversification and Community Assembly of the Neotropical Flora. *Biotropica*, 48, 24–33.

Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C. and Toussaint, J. (2004), Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85: 2630-2637.

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

Gloor, M., Barichivich, J., Ziv, G., Brien, R., Schöngart, J., Peylin, P., ... & Baker, J. (2015). Recent Amazon climate as background for possible ongoing and future changes of Amazon humid forests. *Global Biogeochemical Cycles*, 29(9), 1384-1399.

Guillemot, J., Martin-StPaul, N. K., Bulascoschi, L., Poorter, L., Morin, X., Pinho, B. X., ... & Brancalion, P. H. (2022). Small and slow is safe: on the drought tolerance of tropical tree species. *Global change biology*, 28(8), 2622-2638.

IPCC, 2021. Climate Change (2021) – The Physical Science Basis, Climate Change 2021 – The Physical Science Basis. <https://doi.org/10.1017/9781009157896>

Junk, W.J., Piedade, M.T.F., Schöngart, J., Cohn-Haft, M., Adeney, J.M., Wittmann, F. (2011). A classification of major naturally-occurring amazonian lowland wetlands. *Wetlands*, 31(4), 623–640.

Kunert, N., Zailaa, J., Herrmann, V., Muller-Landau, H. C., Wright, S. J., Pérez, R., ... & Anderson-Teixeira, K. J. (2021). Leaf turgor loss point shapes local and regional distributions of evergreen but not deciduous tropical trees. *New Phytologist*, 230(2), 485-496.

Lavorel, S., Grigulis, K., McIntyre, S., Williams, N.S.G., Garden, D., Dorrough, J., Berman, S., Quétier, F., Thébault, A., Bonis, A. (2008). Assessing functional diversity in the field - Methodology matters! *Functional Ecology*, 22(1), 134-147.

Malhi, Y., Roberts, J.T., Betts, R.A., Killeen, T.J., Li, W., Nobre, C.A. (2008). Climate change, deforestation, and the fate of the Amazon. *Science* 319(5860), 169-172.

Maréchaux, I., Bartlett, M.K., Sack, L., Baraloto, C., Engel, J., Joetzjer, E., Chave, J. (2015). Drought tolerance as predicted by leaf water potential at turgor loss point varies strongly across species within an Amazonian forest. *Functional Ecology*, 29, 1268–1277.

Maréchaux, I., Saint-André, L., Bartlett, M.K., Sack, L., Chave, J. (2019). Leaf drought tolerance cannot be inferred from classic leaf traits in a tropical rainforest. *Journal of Ecology*, 108(3), 1030-1045.

Marengo, J. A., Souza Jr, C. M., Thonicke, K., Burton, C., Halladay, K., Betts, R. A., ... & Soares, W. R. (2018). Changes in climate and land use over the Amazon region: current and future variability and trends. *Frontiers in Earth Science*, 6, 228.

Mori, G. B., Schiatti, J., Poorter, L., & Piedade, M. T. F. (2019). Trait divergence and habitat specialization in tropical floodplain forests trees. *PLoS one*, 14(2), e0212232.

Oliveira, R. S., Costa, F. R., van Baalen, E., de Jonge, A., Bittencourt, P. R., Almanza, Y., ... & Poorter, L. (2019). Embolism resistance drives the distribution of

Amazonian rainforest tree species along hydro-topographic gradients. *New Phytologist*, 221(3), 1457-1465.

Osakabe, Y., Osakabe, K., Shinozaki, K., & Tran, L. S. P. (2014). Response of plants to water stress. *Frontiers in plant science*, 5, 86.

Parolin, P. (2009). Submerged in darkness: adaptations to prolonged submergence by woody species of the Amazonian floodplains. *Annals of Botany*, 103(2), 359-376.

Perez-Harguindeguy, N., Diaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., ... & Cornelissen, J. H. C. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61: 167-234.

Phillips, O. L., Aragão, L. E., Lewis, S. L., Fisher, J. B., Lloyd, J., López-González, G., ... & Torres-Lezama, A. (2009). Drought sensitivity of the Amazon rainforest. *Science*, 323(5919), 1344-1347.

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

R Core Team (2023). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Sack, L., Pasquet-Kok, J., Bartlett, M., (2010). Leaf pressure-volume curve parameters – PROMETHEUS. URL <https://prometheusprotocols.net/function/water-relations/pressure-volume-curves/leaf-pressure-volume-curve-parameters/>

Siefert, A., Violle, C., Chalmandrier, L., Albert, C. H., Taudiere, A., Fajardo, A., ... & Wardle, D. A. (2015). A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecology letters*, 18(12), 1406-1419.

Smith-Martin, C.M., Muscarella, R., Hammond, W.M., Jansen, S., Brodribb, T.J., Choat, B., Johnson, D.M., Vargas-G, G., Uriarte, M. (2023). Hydraulic variability of tropical forests is largely independent of water availability. *Ecology Letters*, 26(11), 1829–1839.

Su, R., Liu, H., Wang, C., Zhang, H., & Cui, J. (2022). Leaf turgor loss point is one of the best predictors of drought-induced tree mortality in tropical forest. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10, 974004.

Ter Steege, H., Pitman, N. C., Sabatier, D., Baraloto, C., Salomão, R. P., Guevara, J. E., ... & Silman, M. R. (2013). Hyperdominance in the Amazonian tree flora. *Science*, 342(6156), 1243092.

Ter Steege, H., Poorter, L., Aguirre-Gutiérrez, J., Fortunel, C., Magnusson, W. E., Phillips, O. L., ... & Dexter, K. G. (2025). Functional composition of the Amazonian tree flora and forests. *Communications Biology*, 8(1), 355.

Tyree, M. T. & Hammel, H. T. (1972). The measurement of the turgor pressure and the water relations of plants by the pressure-bomb technique. *Journal of experimental Botany*, 23(1), 267-282.

White, P.J. & Broadley, M.R. (2003). Calcium in plants. *Annals of botany*, 92(4), 487-511.

Wright, I. J., Dong, N., Maire, V., Prentice, I. C., Westoby, M., Díaz, S., ... & Wilf, P. (2017). Global climatic drivers of leaf size. *Science*, 357(6354), 917-921.

## Material suplementar

Tabela S1. Espécies coletadas para determinação das curvas de P–V por ecossistema em cada sítio amostrado, **n** é o número de indivíduos coletados por espécie, TLP (MPa) é a média da espécie e DoR é a dominância relativa da espécie.

| Espécie                              | Família          | n | Ecossistema | Sítio     | TLP (MPa) | DoR (%) |
|--------------------------------------|------------------|---|-------------|-----------|-----------|---------|
| <i>Corythophora alta</i>             | Lecythidaceae    | 3 | terra-firme | ATTO      | -1.69     | 1.99    |
| <i>Ecclinusa guianensis</i>          | Sapotaceae       | 3 | terra-firme | ATTO      | -1.72     | 1.31    |
| <i>Manilkara elata</i>               | Sapotaceae       | 3 | terra-firme | ATTO      | -1.58     | 1.90    |
| <i>Micrandropsis scleroxylon</i>     | Euphorbiaceae    | 3 | terra-firme | ATTO      | -1.60     | 3.56    |
| <i>Parkia multijuga</i>              | Fabaceae         | 2 | terra-firme | ATTO      | -2.24     | 0.32    |
| <i>Pouteria anomala</i>              | Sapotaceae       | 3 | terra-firme | ATTO      | -2.24     | 2.25    |
| <i>Protium apiculatum</i>            | Burseraceae      | 3 | terra-firme | ATTO      | -1.73     | 3.01    |
| <i>Rinorea guianensis</i>            | Violaceae        | 3 | terra-firme | ATTO      | -1.96     | 0.94    |
| <i>Sacoglottis guianensis</i>        | Humiriaceae      | 3 | terra-firme | ATTO      | -1.95     | 1.72    |
| <i>Scleronema micranthum</i>         | Malvaceae        | 3 | terra-firme | ATTO      | -2.00     | 3.14    |
| <i>Swartzia reticulata</i>           | Fabaceae         | 3 | terra-firme | ATTO      | -2.37     | 1.31    |
| <i>Eschweilera albiflora</i>         | Lecythidaceae    | 3 | terra-firme | Trombetas | -2.24     | 2.94    |
| <i>Tachigali glauca</i>              | Fabaceae         | 2 | terra-firme | Trombetas | -2.28     | 0.78    |
| <i>Chamaecrista xinguensis</i>       | Fabaceae         | 2 | terra-firme | Tapajós   | -2.74     | 15.63   |
| <i>Goupia glabra</i>                 | Goupiaceae       | 1 | terra-firme | Tapajós   | -2.29     | 9.15    |
| <i>Rinorea racemosa</i>              | Violaceae        | 2 | terra-firme | Tapajós   | -2.50     | 1.20    |
| <i>Swartzia laurifolia</i>           | Fabaceae         | 2 | terra-firme | Tapajós   | -2.53     | 2.35    |
| <i>Aldina heterophylla</i>           | Fabaceae         | 5 | campinarana | ATTO      | -1.85     | 42.95   |
| <i>Catostemma sclerophyllum</i>      | Malvaceae        | 4 | campinarana | ATTO      | -1.65     | 0.61    |
| <i>Cybianthus fulvopulverulentus</i> | Primulaceae      | 3 | campinarana | ATTO      | -1.81     | 1.78    |
| <i>Ferdinandusa clorantha</i>        | Rubiaceae        | 6 | campinarana | ATTO      | -1.25     | 0.98    |
| <i>Hymenopus heteromorphus</i>       | Chrysobalanaceae | 3 | campinarana | ATTO      | -1.80     | 1.51    |
| <i>Manilkara bidentata</i>           | Sapotaceae       | 5 | campinarana | ATTO      | -1.93     | 1.93    |
| <i>Pradosia schomburgkiana</i>       | Sapotaceae       | 3 | campinarana | ATTO      | -2.49     | 2.69    |
| <i>Ruizterania retusa</i>            | Vochysiaceae     | 2 | campinarana | ATTO      | -1.52     | 2.98    |
| <i>Sacoglottis guianensis</i>        | Humiriaceae      | 4 | campinarana | ATTO      | -1.72     | 9.80    |
| <i>Scleronema micranthum</i>         | Malvaceae        | 4 | campinarana | ATTO      | -2.11     | 2.23    |
| <i>Simaba guianensis</i>             | Simaroubaceae    | 3 | campinarana | ATTO      | -2.05     | 1.35    |
| <i>Macrolobium campestre</i>         | Fabaceae         | 2 | campinarana | Trombetas | -1.73     | 6.76    |
| <i>Manilkara bidentata</i>           | Sapotaceae       | 2 | campinarana | Trombetas | -2.19     | 21.18   |
| <i>Pradosia schomburgkiana</i>       | Sapotaceae       | 3 | campinarana | Trombetas | -2.79     | 17.20   |
| <i>Hirtella bicornis</i>             | Chrysobalanaceae | 1 | campinarana | Tapajós   | -2.09     | 1.28    |
| <i>Humiria balsamifera</i>           | Humiriaceae      | 3 | campinarana | Tapajós   | -2.04     | 9.38    |
| <i>Sacoglottis guianensis</i>        | Humiriaceae      | 3 | campinarana | Tapajós   | -2.02     | 10.40   |
| <i>Ternstroemia candolleana</i>      | Pentaphylacaceae | 2 | campinarana | Tapajós   | -2.49     | 1.31    |
| <i>Vochysia obscura</i>              | Vochysiaceae     | 2 | campinarana | Tapajós   | -1.93     | 6.42    |
| <i>Couratari tenuicarpa</i>          | Lecythidaceae    | 1 | igapó       | ATTO      | -2.43     | 8.24    |
| <i>Eschweilera tenuifolia</i>        | Lecythidaceae    | 3 | igapó       | ATTO      | -1.78     | 15.41   |

|                                 |                  |   |       |           |       |       |
|---------------------------------|------------------|---|-------|-----------|-------|-------|
| <i>Macrolobium acaciifolium</i> | Fabaceae         | 2 | igapó | ATTO      | -1.41 | 1.74  |
| <i>Manilkara bidentata</i>      | Sapotaceae       | 3 | igapó | ATTO      | -2.19 | 7.28  |
| <i>Pouteria pachyphylla</i>     | Sapotaceae       | 3 | igapó | ATTO      | -2.17 | 5.08  |
| <i>Swartzia acuminata</i>       | Fabaceae         | 1 | igapó | ATTO      | -1.69 | 2.79  |
| <i>Eschweilera grandiflora</i>  | Lecythidaceae    | 3 | igapó | Trombetas | -1.32 | 16.30 |
| <i>Eschweilera tenuifolia</i>   | Lecythidaceae    | 3 | igapó | Tapajós   | -2.41 | 0.25  |
| <i>Licania canensis</i>         | Chrysobalanaceae | 2 | igapó | Tapajós   | -2.70 | 1.25  |
| <i>Macrolobium multijugum</i>   | Fabaceae         | 3 | igapó | Tapajós   | -1.90 | 1.86  |
| <i>Swartzia acuminata</i>       | Fabaceae         | 3 | igapó | Tapajós   | -2.26 | 17.88 |
| <i>Eschweilera tenuifolia</i>   | Lecythidaceae    | 1 | igapó | Xingu     | -2.22 | 5.33  |

Figura S1. Distribuição do potencial hídrico no ponto de perda de turgor (TLP) para todos os indivíduos amostrados nos três ecossistemas amazônicos. O painel superior mostra o histograma da frequência dos valores de TLP (MPa) considerando o conjunto total de dados, com a linha tracejada em vermelho indicando a média total (-2,03 MPa). O painel inferior apresenta boxplots dos valores de TLP por ecossistema: floresta alagável (floodplain forest,  $n = 28$ ), terra-firme (upland,  $n = 44$ ) e campinarana (white-sand,  $n = 60$ ). As caixas representam o intervalo interquartil e a linha central indica a mediana.

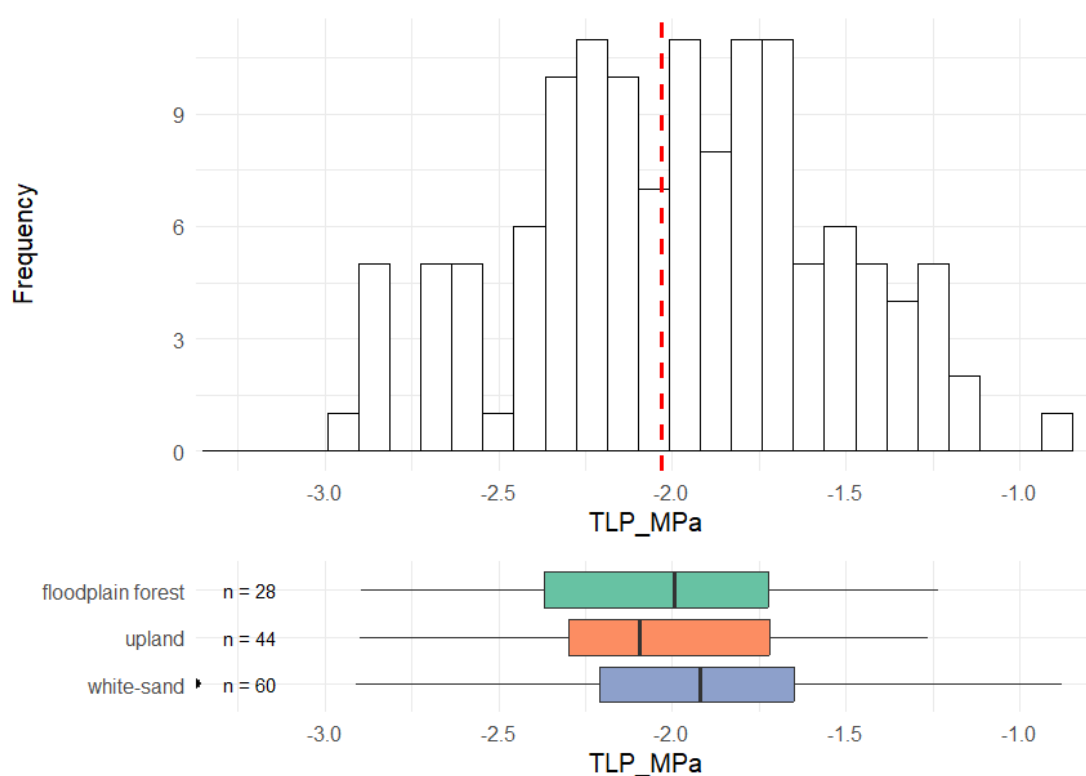
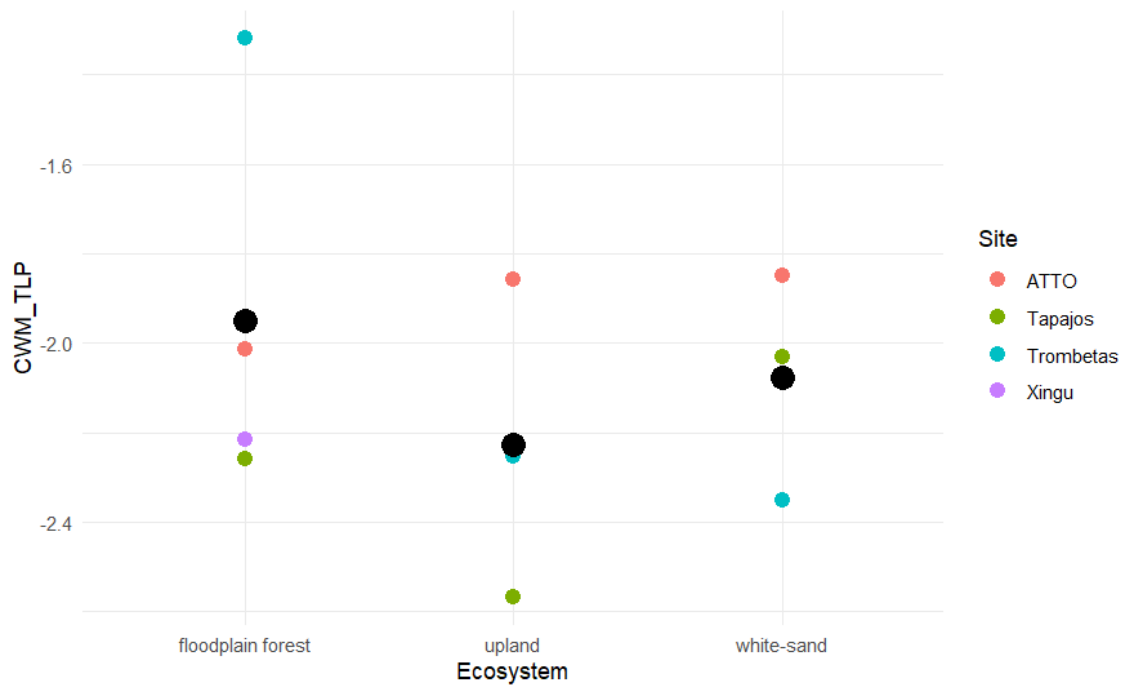


Figura S2. Valores do *community-weighted mean* (CWM) do potencial hídrico no ponto de perda de turgor (TLP) em três ecossistemas amazônicos (igapó= *floodplain forest*, terra-firme= *upland* e campinarana= *white-sand*). Os pontos coloridos representam os diferentes sítios de amostragem (ATTO, Tapajós, Trombetas e Xingu), enquanto os pontos pretos indicam a média do CWM por ecossistema.



**CAPÍTULO 3:** Espectroscopia VIS-NIR como ferramenta  
para estimar os parâmetros de tolerância à seca

---

### CAPÍTULO 3

---

Hadlich, H.L., Schöngart, J., Wittmann, F., Pereira L., Vasconcelos, C.C., Mallmann, C.L., Conde, M.L., de Sá P.A., Demarchi L.O., Mori G.B., Piedade M.T.F., Durgante, F.M. Espectroscopia VIS-NIR como ferramenta para estimar os parâmetros de tolerância à seca. Manuscrito formatado para *Methods in Ecology and Evolution* versão português.

## Title Page

### **Espectroscopia VIS-NIR como ferramenta para estimar os parâmetros de tolerância à seca**

Hilana Louise Hadlich<sup>a,b</sup>, Jochen Schöngart<sup>a,b</sup>, Florian Wittmann<sup>b,c</sup>, Luciano Pereira<sup>d</sup>, Caroline C. Vasconcelos<sup>a</sup>, Caroline L. Mallmann<sup>e</sup>, Máira L. G. Conde<sup>b</sup>, Priscila Amaral de Sá<sup>f</sup>, Layon O. Demarchi<sup>b</sup>, Gisele Biem Mori<sup>f</sup>, Maria T. F. Piedade<sup>a,b</sup> and Flavia Machado Durgante<sup>a,b,c</sup>

<sup>a</sup> Programa de Pós-Graduação em Botânica (PPGBOT), Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Manaus, Amazonas, Brazil;

<sup>b</sup> Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Ecologia, Monitoramento e Uso Sustentável de Áreas Úmidas (Grupo MAUA), Manaus, Amazonas, Brasil;

<sup>c</sup> Instituto de Tecnologia de Karlsruhe (KIT), Departamento de Ecologia de Áreas Úmidas, Rastatt, Alemanha;

<sup>d</sup> Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia (Unicamp), Departamento de Biologia Vegetal, Campinas, São Paulo, Brasil;

<sup>e</sup> Universidade Federal de Santa Maria (UFSM), Departamento de Geociências, Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brasil;

<sup>f</sup> Universidade Estadual do Mato Grosso (UNEMAT), Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Nova Xavantina, Mato Grosso, Brasil.

Autor correspondente:

*Hilana L. Hadlich*

Email: [hilanalouise@gmail.com](mailto:hilanalouise@gmail.com)

*Flávia Durgante*

Email: [flaviamdflorestal@gmail.com](mailto:flaviamdflorestal@gmail.com)

## Resumo

1. O ponto de perda de turgor (TLP) é uma característica hidráulica fundamental amplamente utilizada para avaliar a tolerância à seca e prever a vulnerabilidade das árvores ao estresse hídrico. Nas florestas amazônicas, no entanto, as medições do TLP continuam escassas devido às restrições logísticas e metodológicas associadas à análise tradicional da curva pressão-volume (P–V).
2. Aqui, avaliamos o potencial da espectroscopia de refletância foliar no VIS–NIR combinada com regressão por mínimos quadrados parciais (PLSR) para estimar o TLP e reconstruir parâmetros da curva P–V como uma alternativa rápida aos métodos convencionais. Amostramos 28 espécies arbóreas abundantes em três ecossistemas contrastantes (terra firme, campinarana de areia branca e igapó sazonalmente alagado) no sítio ATTO. Primeiro, testamos se o TLP poderia ser previsto diretamente a partir de espectros de refletância de folhas frescas e secas. Em segundo lugar, para duas espécies de terra firme (*Protium apiculatum* e *Scleronema micranthum*), coletamos medições espectrais e fisiológicas emparelhadas durante a desidratação progressiva para modelar o potencial hídrico foliar ( $\Psi$ ) e o conteúdo relativo de água (RWC) e, subsequentemente, reconstruir curvas P–V completas a partir de previsões espectrais.
3. Modelos calibrados com espectros de um único momento de folhas frescas e secas apresentaram baixo desempenho preditivo para o TLP ( $R^2 \leq 0,09$ ). Em contrapartida, modelos de séries de desidratação previram com precisão o potencial hídrico foliar ( $\Psi$ ;  $R^2 \approx 0,72$ – $0,83$ ) e o conteúdo relativo de água (RWC;  $R^2 \approx 0,74$ – $0,88$ ). As curvas P–V reconstruídas espectralmente reproduziram a forma fisiológica das curvas observadas, e os valores de TLP previstos corresponderam aos valores medidos.
4. Esses resultados mostram que o TLP não pode ser inferido de forma confiável a partir de espectros isolados, mas pode ser recuperado de maneira robusta por meio da reconstrução espectral de trajetórias de desidratação, oferecendo uma estrutura escalável para acelerar a avaliação de características hidráulicas em florestas tropicais.

**Palavras-chave:** modelagem espectral, ponto de perda de turgor, tolerância à seca; espectros VIS-NIR; potencial hídrico; curva pressão-volume; PLSR.

## 1 Introdução

A manutenção do turgor celular é um dos processos fisiológicos mais fundamentais para o funcionamento das plantas, regulando diretamente a expansão celular, a abertura estomática e a integridade metabólica sob condições de estresse hídrico (Taiz et al., 2017). À medida que o potencial hídrico foliar ( $\Psi$ ) se torna mais negativo durante a desidratação, as células perdem pressão de turgor até atingir o ponto de perda de turgor (turgor loss point, TLP), um limiar crítico que marca a transição entre tecidos funcionalmente ativos e o início de limitações fisiológicas severas. O TLP é amplamente reconhecido como um dos principais traços hidráulicos associados à tolerância à seca (Bartlett et al., 2012) e à vulnerabilidade à mortalidade em plantas (Su et al., 2022), sendo fortemente relacionado à capacidade das espécies de persistir sob condições de déficit hídrico (Bartlett et al., 2012; Sack et al., 2010).

Em florestas tropicais, especialmente na Amazônia, a quantificação deste traço, se torna essencial para prever a vulnerabilidade das espécies mediante alterações climáticas em curso. As projeções climáticas apontam para aumentos na frequência e severidade de secas extremas, ondas de calor e eventos associados ao El Niño, intensificando o risco de falhas hidráulicas em espécies que historicamente evoluíram sob alta disponibilidade hídrica (Costa et al., 2022; IPCC, 2023; Peters et al., 2021). O estudo de Fontes et al. (2018) avaliando a seca de 2015-2016 na Amazônia mostrou que reduções no balanço hídrico desencadearam perda de condutividade xilemática, colapso de tecidos e morte de árvores. Apesar dessa relevância, a ausência de valores de características hidráulicas bem como TLP, para a maioria das árvores amazônicas limita severamente nossa capacidade de prever quais espécies são mais vulneráveis e como responderão a um futuro clima mais seco.

Essa lacuna decorre principalmente de limitações metodológicas associadas à quantificação do TLP. Sua mensuração tradicional, baseada em curvas pressão-volume (P–V), é notoriamente trabalhosa, demorada e logisticamente restritiva (Sack et al., 2010; Tyree & Hammel, 1972). O método exige infraestrutura laboratorial, coleta de folhas frescas, acompanhamento contínuo de secagem e uso de câmaras de pressão, tornando-se praticamente inviável em regiões remotas da Amazônia onde o acesso é difícil, principalmente em florestas alagáveis. Essa limitação metodológica contribui para o fato de que exista apenas alguns poucos dados de TLP para florestas de terra-firme (Maréchaux et al., 2015) e alguns poucos exemplares em áreas de florestas alagáveis e campinaranas (ver Cap. 2).

Diante desse cenário, abordagens espectrais surgem como alternativas promissoras para acelerar a quantificação de TLP em regiões biodiversas, mas logisticamente desafiadoras. A reflectância VIS–NIR de folhas captura variações ópticas associadas à estrutura interna, teor de água e espessura foliar, que mudam sistematicamente durante a desidratação (Cotrozzi et al., 2017; Ustin & Jacquemoud, 2020). Métodos baseados em regressão por mínimos quadrados parciais (PLSR) permitem lidar com a alta colinearidade dos espectros e estimar parâmetros fisiológicos, como potencial hídrico ( $\Psi$ ) e conteúdo relativo de água (RWC), a partir de dados contínuos (Sapes et al., 2024; Wold et al., 2001). Um estudo recente demonstrou que é possível reconstruir curvas P–V completas usando apenas dados de reflectância, produzindo estimativas de TLP comparáveis às obtidas pelo método tradicional (Castillo-Argaez et al., 2024).

Aplicar essa abordagem à flora amazônica representa um avanço fundamental, tanto pelo ganho de escala quanto pelo potencial de incluir espécies e ecossistemas de difícil acesso ao método tradicional. A possibilidade de estimar TLP a partir de espectros de folhas abre caminho para caracterizar rapidamente a diversidade hidráulica de espécies que ocorrem em terra-firme, campinarana e igapó. O uso de reflectância espectral surge como ferramenta essencial para ampliar a cobertura taxonômica, reduzir custos operacionais e viabilizar estudos de larga escala em ambientes remotos. Neste contexto, este estudo avalia o potencial da reflectância VIS–NIR para estimar diretamente o TLP de espectros de folhas frescas e secas de espécies de terra-firme, campinarana e igapó. Além disso, são considerados parâmetros da curva P–V ( $\Psi$  e RWC) para duas espécies de terra-firme, oferecendo uma alternativa eficiente, reprodutível e aplicável aos desafios logísticos característicos da região e do método tradicional das curvas de vulnerabilidade à seca.

## 2 Material e Métodos

### 2.1 Locais de estudo

O estudo foi realizado em três ecossistemas distintos em disponibilidade de água: terra-firme, campinarana e igapó do sítio ATTO. A coleta de folhas e espectros de reflectância foram coletadas em parcelas permanentes estabelecidas no âmbito do Programa de Pesquisa Ecológica de Longa Duração (PELD) do Grupo de Trabalho Ecologia, Monitoramento e Uso Sustentável de Áreas Úmidas (MAUA). O sítio ATTO está situado na Reserva de Desenvolvimento Sustentável (RDS) do Uatumã (02°10'30" S; 59°00'30" W), aproximadamente 150 km a nordeste de Manaus, Amazonas, Brasil (Fig. 1). O clima da região é classificado como equatorial pluvial (Af), de acordo com o sistema de classificação de Köppen-Geiger (Alvares et al., 2013), com precipitação média anual em torno de 2.281 mm e temperatura média anual de 28 °C. A estação seca ocorre entre agosto e novembro, sendo caracterizada por redução da precipitação mensal, abaixo de 100 mm (Alvares et al., 2013).

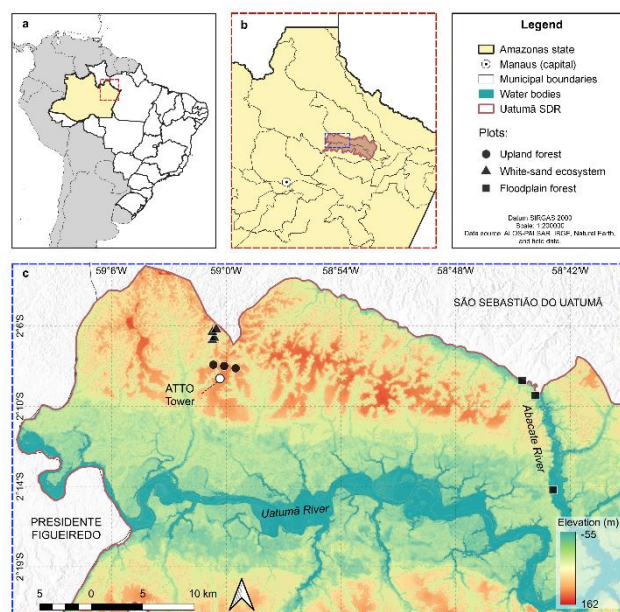


Figura 1. Mapa da área de estudo na Amazônia Central, mostrando as parcelas permanentes de amostragem onde foram coletados dados espectrais e folhas de espécies arbóreas para a construção de curvas P-V.

As parcelas de terra-firme estão distribuídas próximas da torre ATTO (Fig. 1), com altitude de aproximadamente 130 m. É uma floresta densa, com copas de árvores que podem chegar aos 45 m. Este ecossistema é caracterizado por solo argiloso (85,3% de argila), e alta capacidade de retenção de água (Andreae et al., 2015; Chauvel et al., 1987). A campinarana do sítio ATTO está entre os antigos terraços fluviais e as encostas do

planalto a 35–45 m acima do nível do mar (Targhetta et al., 2015). Este ecossistema apresenta solos pobres em nutrientes, altamente ácidos e facilmente lixiviados. O solo é arenoso ( $93,4 \pm 1,5\%$ ), resultando em baixa retenção hídrica (Targhetta et al., 2015). A vegetação nesses ambientes possui altura média entre 15 e 20 m, constituindo um porte arbóreo mais baixo em comparação com a terra-firme. A campinarana da RDS do Uatumã é composta por diferentes fitofisionomias, variando de formações abertas a densas, sendo estas últimas influenciadas pelo afloramento do lençol freático na estação chuvosa (Demarchi et al., 2022). Neste estudo, foram selecionadas quatro parcelas da campinarana florestada aberta (Fig. 1). As parcelas da floresta alagável de igapó estão localizadas ao longo do Rio Abacate, um afluente do rio Uatumã (Fig. 1). Este rio é classificado como de águas pretas (Junk et al., 2011), com solos de baixa fertilidade e alta acidez (Junk et al., 2015). As percentagens de areia e argila são 57,0% e 27,4%, respectivamente (Mori, 2019). As árvores nesses ambientes têm uma altura média de 13,5 m e podem atingir uma altura máxima de aproximadamente 30 m. As parcelas permanentes utilizadas foram as do igapó baixo e médio do Rio Abacate, monitorado no âmbito do projeto PELD-MAUA. O regime de cheias varia de 1 a 3 m por 50 a 100 dias por ano no igapó médio (Mori 2019). No igapó baixo, as espécies sofrem inundações que atingem até 7 metros de altura, permanecendo inundadas por até 280 dias por ano (Householder et al., 2021; Lobo et al., 2019; Mori, 2019).

## 2.2 Amostragem e coleta de dados

### 2.2.1 Seleção de espécies

Foram selecionadas espécies abundantes em cada ecossistema (terra-firme, campinarana e igapó) do sítio ATTO (tabela 1), sendo medidos os indivíduos acima de 10 cm de DAP. Foram escolhidas folhas maduras, saudáveis e iluminadas pelo sol. A identificação taxonômica foi confirmada através de coleta de material vegetativo para confirmação em herbário. As coletas de dados foram realizadas em outubro de 2022 (igapó), março a abril de 2023 (campinarana) e agosto de 2023 (terra-firme).

Tabela 1. Espécies coletadas para determinação das curvas p-v por ecossistema, n é o número de indivíduos coletados por espécie.

| <b>Espécies</b>                      | <b>Família</b>   | <b>n</b> | <b>Ecossistema</b> |
|--------------------------------------|------------------|----------|--------------------|
| <i>Couratari tenuicarpa</i>          | Lecythidaceae    | 1        | igapó              |
| <i>Eschweilera tenuifolia</i>        | Lecythidaceae    | 3        | igapó              |
| <i>Macrobium acaciifolium</i>        | Fabaceae         | 2        | igapó              |
| <i>Manilkara bidentata</i>           | Sapotaceae       | 3        | igapó              |
| <i>Pouteria pachyphylla</i>          | Sapotaceae       | 3        | igapó              |
| <i>Swartzia acuminata</i>            | Fabaceae         | 1        | igapó              |
| <i>Corythophora alta</i>             | Lecythidaceae    | 3        | terra-firme        |
| <i>Ecclinusa guianensis</i>          | Sapotaceae       | 3        | terra-firme        |
| <i>Manilkara elata</i>               | Sapotaceae       | 3        | terra-firme        |
| <i>Micrandropsis scleroxylon</i>     | Euphorbiaceae    | 3        | terra-firme        |
| <i>Parkia multijuga</i>              | Fabaceae         | 2        | terra-firme        |
| <i>Pouteria anomala</i>              | Sapotaceae       | 3        | terra-firme        |
| <i>Protium apiculatum</i>            | Burseraceae      | 3        | terra-firme        |
| <i>Rinorea guianensis</i>            | Violaceae        | 3        | terra-firme        |
| <i>Sacoglottis guianensis</i>        | Humiriaceae      | 3        | terra-firme        |
| <i>Scleronema micranthum</i>         | Malvaceae        | 3        | terra-firme        |
| <i>Swartzia reticulata</i>           | Fabaceae         | 3        | terra-firme        |
| <i>Aldina heterophylla</i>           | Fabaceae         | 5        | campinarana        |
| <i>Catostemma sclerophyllum</i>      | Malvaceae        | 4        | campinarana        |
| <i>Cybianthus fulvopulverulentus</i> | Primulaceae      | 3        | campinarana        |
| <i>Ferdinandusa clorantha</i>        | Rubiaceae        | 6        | campinarana        |
| <i>Hymenopus heteromorphus</i>       | Chrysobalanaceae | 3        | campinarana        |
| <i>Manilkara bidentata</i>           | Sapotaceae       | 5        | campinarana        |
| <i>Pradosia schomburgkiana</i>       | Sapotaceae       | 3        | campinarana        |
| <i>Ruizterania retusa</i>            | Vochysiaceae     | 2        | campinarana        |
| <i>Sacoglottis guianensis</i>        | Humiriaceae      | 4        | campinarana        |
| <i>Scleronema micranthum</i>         | Malvaceae        | 4        | campinarana        |
| <i>Simaba guianensis</i>             | Simaroubaceae    | 3        | campinarana        |

### 2.2.2 Coleta espectral

Os espectros de reflectância foliar foram coletados diretamente em campo logo após a retirada do galho por um escalador, de indivíduos maduros de dossel, com folhas iluminadas pelo sol. O equipamento utilizado foi o espectrorradiômetro portátil de alta resolução, ASD FieldSpec® 4. Este equipamento possui sua própria fonte de luz, permitindo que as medições sejam feitas independentemente da iluminação ambiente e garantindo a qualidade consistente dos dados em todas as amostras. A coleta dos espectros envolveu a sobreposição de 4 folhas para a leitura da face adaxial da folha e totalizando 5 leituras espectrais por indivíduo, utilizando o acessório Leaf clip com fundo preto e

sendo realizada a calibração com fundo branco a cada leitura espectral. Após a coleta em campo, as folhas dos mesmos indivíduos foram secas em estufa 60° por 72 horas para a posterior coleta espectral das folhas secas. Para a leitura espectral de folhas secas, foi realizada 5 leituras espectrais de 5 folhas individuais com o acessório contact probe com um fundo preto de EVA (Etileno Vinil Acetato) e fazendo a calibração com o branco (Spectralon) a cada indivíduo. Para as análises foi utilizada a média das leituras espectrais por indivíduo. Este instrumento portátil facilitou a rápida aquisição de dados, capturando informações durante 0,1 segundos por espectro. O espectrómetro recolheu dados de refletância de gama completa que cobriam comprimentos de onda de 350 a 2500 nm, abrangendo as regiões do visível (VIS = 350–700 nm), infravermelho próximo (NIR = 700–1300 nm), infravermelho de onda curta (SWIR I = 1300–1900; SWIR II = 1900–2500 nm) do espectro eletromagnético. O instrumento ofereceu uma resolução espectral de 3 nm para comprimentos de onda de 350 a 700 nm e 10 nm para comprimentos de onda entre 701 e 2500 nm, medindo a refletância da amostra e gerando 2151 pontos de dados.

### 2.2.3 Curvas pressão-volume (P-V)

Para as curvas de pressão-volume (P-V), ramos de 1 a 5 indivíduos por espécie foram coletados, colocados em sacos pretos para evitar perda de água e com a ponta cortada protegida com toalha de papel umedecida até ser transportada para o local de medição. Em seguida, foram escolhidas 5 folhas por indivíduo e reidratadas por no mínimo 12 h. As curvas de pressão-volume foram realizadas utilizando a técnica de secagem em bancada descrita em *Prometheus Protocols* (Sack et al., 2010), onde os parâmetros da curva P-V são determinados pela secagem progressiva das folhas e pela medição do potencial hídrico e da massa da folha em intervalos de tempo até atingir um potencial hídrico de -3.0 a -4.0 Mpa. As medições do potencial hídrico foram conduzidas utilizando uma bomba de pressão (Câmara de Scholander) e posteriormente pesadas em uma balança analítica com uma precisão de 0,001 g. Após o término das medidas, as folhas foram secas em estufa a 60°C por um período de 48 h para determinação da massa seca. As curvas de pressão-volume foram construídas para cada folha individualmente em R (R Core Team, 2023) que ajusta o modelo clássico de Tyree & Hammel (1972) à relação entre RWC e  $1/\Psi$  para estimar o ponto de perda de turgor.

Adicionalmente, para duas espécies de terra-firme: três indivíduos de *Protium apiculatum* e três indivíduos de *Scleronema micranthum*, foram retirados espectros de

reflectância foliar mediante o secamento das folhas em bancada para cada medição de potencial hídrico e massa foliar, de modo a garantir o pareamento entre o estado hídrico real e a assinatura espectral correspondente. O conteúdo relativo de água (RWC) foi calculado para cada ponto da curva P-V utilizando a fórmula clássica:

$$\text{RWC (\%)} = (\text{Mf} - \text{Md} / \text{Ms} - \text{Md}) \times 100$$

onde Mf é a massa fresca da folha no momento da medição do potencial hídrico, Ms é a massa saturada após reidratação de 12 h e Md é a massa seca obtida após secagem em estufa.

### 2.3 Análise de dados

A análise dos dados foi conduzida em três etapas principais, com o objetivo de avaliar (i) a capacidade da reflectância VIS–NIR em estimar diretamente o ponto de perda de turgor (TLP), (ii) a capacidade da reflectância em estimar os parâmetros da curva pressão–volume, potencial hídrico foliar ( $\Psi$ ) e conteúdo relativo de água (RWC), ao longo do processo de desidratação, e (iii) a possibilidade de reconstruir curvas P–V completas e estimar o TLP a partir dessas previsões espectrais.

Para estimar o TLP das espécies do ATTO, foram construídos modelos de regressão por mínimos quadrados parciais (PLSR) para dois conjuntos de dados: espectros de folhas frescas e espectros de folhas secas. Esta abordagem é apropriada para dados espectrais, pois lida bem com alta colinearidade entre bandas e com situação em que o número de preditores excede o número de amostras (Wold et al., 2001).

O TLP observado foi usado como variável resposta e todos os valores de reflectância espectral foram usados como preditores. Para cada indivíduo, foi utilizado um único espectro médio, obtido a partir das leituras espectrais realizadas nas folhas do mesmo indivíduo, de modo que cada observação do modelo correspondeu a um indivíduo independente. Nenhum pré-processamento espectral adicional (por exemplo, suavização, derivadas ou remoção de bandas) foi aplicado aos dados. Os modelos foram testados utilizando validação cruzada com k-fold ( $k = 5$ ) com 50 repetições, usada para aumentar a estabilidade das estimativas de desempenho em função do tamanho amostral reduzido. O número ótimo de componentes PLS foi selecionado automaticamente com base no menor erro quadrático médio (RMSE) obtido durante a validação cruzada. A performance dos modelos foi avaliada por RMSE (Erro quadrático médio), MAE (Erro absoluto

médio) e  $R^2$  (coeficiente de determinação), que representa a proporção da variância do TLP observado explicada pelos valores preditos pelo modelo.

Para estimar os parâmetros da curva P-V, potencial hídrico ( $\Psi$ , MPa) e conteúdo relativo de água (RWC, %) mediante o secamento da folha, também foram construídos modelos PLSR, para as duas espécies de terra-firme, *Protium apiculatum* e *Scleronema micranthum*. Os modelos foram ajustados a partir do conjunto de dados obtido durante a secagem progressiva das folhas, em que cada espectro de reflectância corresponde a um ponto específico da curva de desidratação, pareado com medições de  $\Psi$  e RWC. Desta forma, foram testados os modelos com o conjunto total dos dados de ambas as espécies: “espectros da curva P-V” e separado por espécie: “espectros da curva p-v do *Protium apiculatum*” e “espectros da curva P-V da *Scleronema micranthum*”, seguindo o mesmo esquema de validação cruzada descrito anteriormente.

Após a etapa de modelagem PLSR para obtenção das estimativas de  $\Psi$  e RWC, foi realizada uma terceira etapa analítica voltada à reconstrução das curvas (P-V) a partir das predições espectrais. Para cada indivíduo, os valores preditos de  $\Psi$  e RWC foram ordenados de acordo com o gradiente de potencial hídrico e utilizados para gerar uma curva P-V estimada, reproduzindo a trajetória de desidratação foliar observada experimentalmente. O ponto de perda de turgor (TLP) foi estimado automaticamente a partir das curvas P-V reconstruídas, seguindo os princípios do método PVASt, que identifica o ponto de transição entre o regime não linear (turgido) e linear (pós perda do turgor) da curva pressão-volume. Esse procedimento permitiu estimar o TLP individualmente a partir exclusivamente das predições espectrais e comparar diretamente os valores estimados com os TLPs observados experimentalmente.

### 3 Resultados

#### 3.1 Desempenho dos modelos espectrais

Os modelos PLSR calibrados com espectros de folhas frescas e folhas secas para estimar diretamente o TLP apresentaram baixo poder preditivo (Tabela 2), explicando apenas 4,8% ( $R^2 = 0,048$ ; RMSE = 0,428 MPa) e 8,9% ( $R^2 = 0,089$ ; RMSE = 0,414 MPa) da variação observada, respectivamente. Por outro lado, os modelos ajustados com o conjunto total de espectros obtidos mediante o secamento das folhas durante a construção das curvas P-V de duas espécies de terra-firme, apresentaram alto desempenho. Para o  $\Psi$ , o  $R^2$  foi de 0.72 (RMSE = 0,43 MPa), e para o RWC, alcançou  $R^2 = 0.88$  (RMSE = 5,30%)

(tabela 2). Ao separar os modelos por espécie, o desempenho permaneceu elevado. Para *Protium apiculatum*, o modelo de  $\Psi$  apresentou  $R^2 = 0.83$  (RMSE = 0.4 MPa); e o modelo de RWC, apresentou o  $R^2 = 0.74$  (RMSE = 2%). Para *Scleronema micranthum*, os modelos apresentaram comportamento semelhante, para o  $\Psi$ , o  $R^2 = 0.82$  (RMSE = 0.33 MPa) e para o RWC, o  $R^2 = 0.86$  (RMSE = 6.9 %) (tabela 2).

Tabela 2. Resultado da performance dos modelos PLSR (K-fold = 5; 50 x); n= número de espectros utilizados para construir o modelo.  $R^2$  = coeficiente de determinação; RMSE= erro quadrático médio, expresso na mesma unidade do traço; MAE= erro absoluto médio; Ncomp= número ótimo de componentes.

| Conjunto de dados espectrais             | Traço fisiológico | n  | $R^2$ | RMSE  | MAE   | Ncomp |
|------------------------------------------|-------------------|----|-------|-------|-------|-------|
| folha fresca                             | TLP (Mpa)         | 82 | 0.048 | 0.428 | 0.341 | 1     |
| folha seca                               | TLP (Mpa)         | 81 | 0.089 | 0.414 | 0.329 | 3     |
| curva P-V (total)                        | $\Psi$ (Mpa)      | 71 | 0.717 | 0.435 | 0.342 | 14    |
|                                          | RWC (%)           | 71 | 0.879 | 5.304 | 3.941 | 10    |
| curva P-V - <i>Protium apiculatum</i>    | $\Psi$ (Mpa)      | 31 | 0.828 | 0.408 | 0.332 | 19    |
|                                          | RWC (%)           | 31 | 0.744 | 2.000 | 1.647 | 16    |
| curva P-V - <i>Scleronema micranthum</i> | $\Psi$ (Mpa)      | 40 | 0.819 | 0.334 | 0.268 | 7     |
|                                          | RWC (%)           | 40 | 0.863 | 6.956 | 5.442 | 1     |

### 3.2 Reconstrução das curvas P–V e estimativa de TLP a partir das predições espectrais

As curvas P–V reconstruídas a partir das predições espectrais apresentaram formato fisiologicamente consistente com as curvas observadas experimentalmente para ambas as espécies (Fig. 2). As diferenças entre TLP observado e TLP estimado variaram entre indivíduos, mas, em geral, permaneceram dentro da faixa de erro esperada a partir dos RMSE obtidos nos modelos espectrais de  $\Psi$ . Para *Protium apiculatum*, o TLP estimado apresentou valor médio de  $-1,87 \pm 0.21$  MPa, em comparação ao valor médio observado de  $-1,73 \pm 0.11$  MPa. Para *Scleronema micranthum*, o TLP estimado apresentou valor médio de  $-1,78 \pm 0.35$  MPa, enquanto o valor médio observado foi de  $-1,98 \pm 0.18$  Mpa (ver figuras 3 e 4).

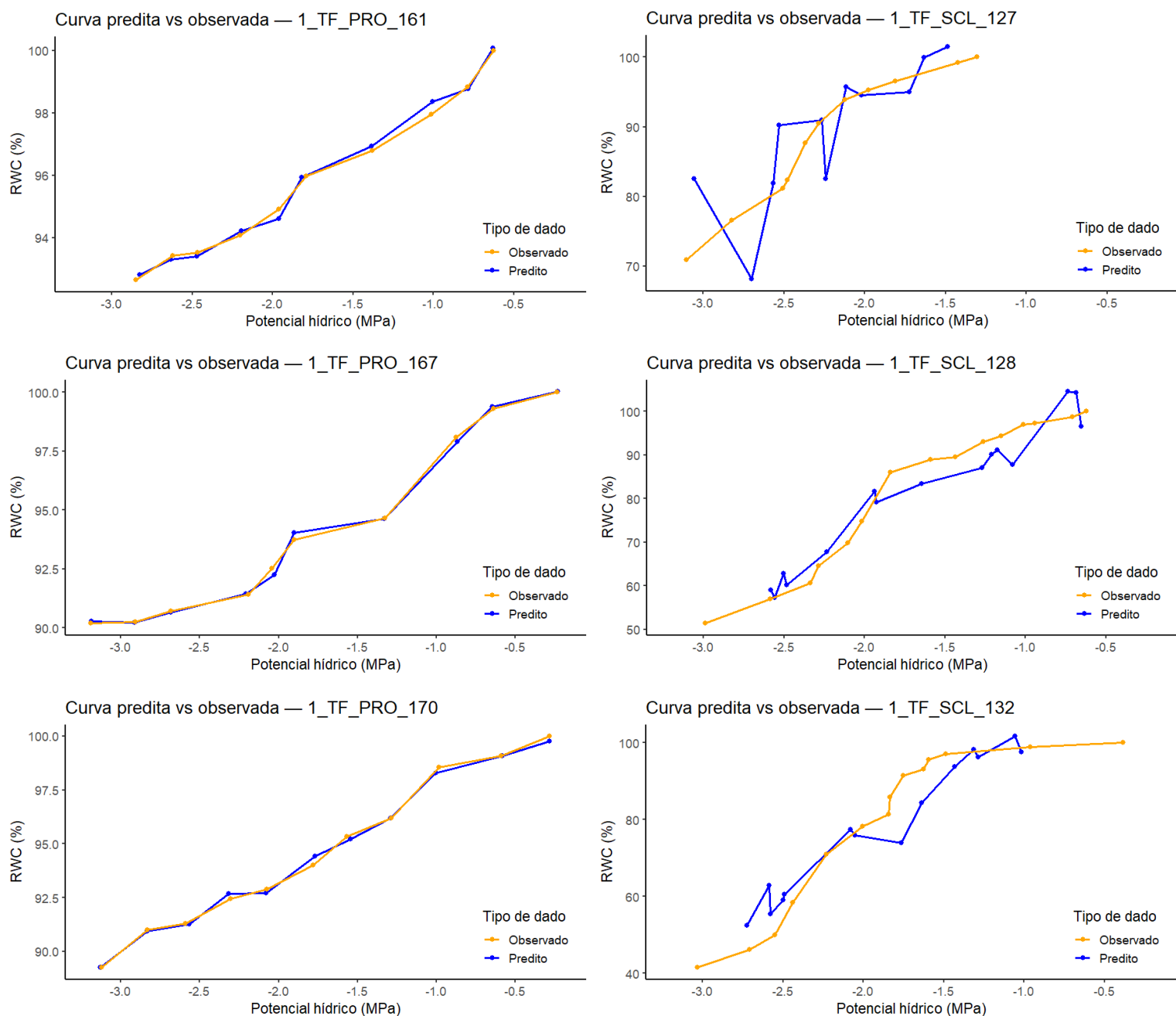
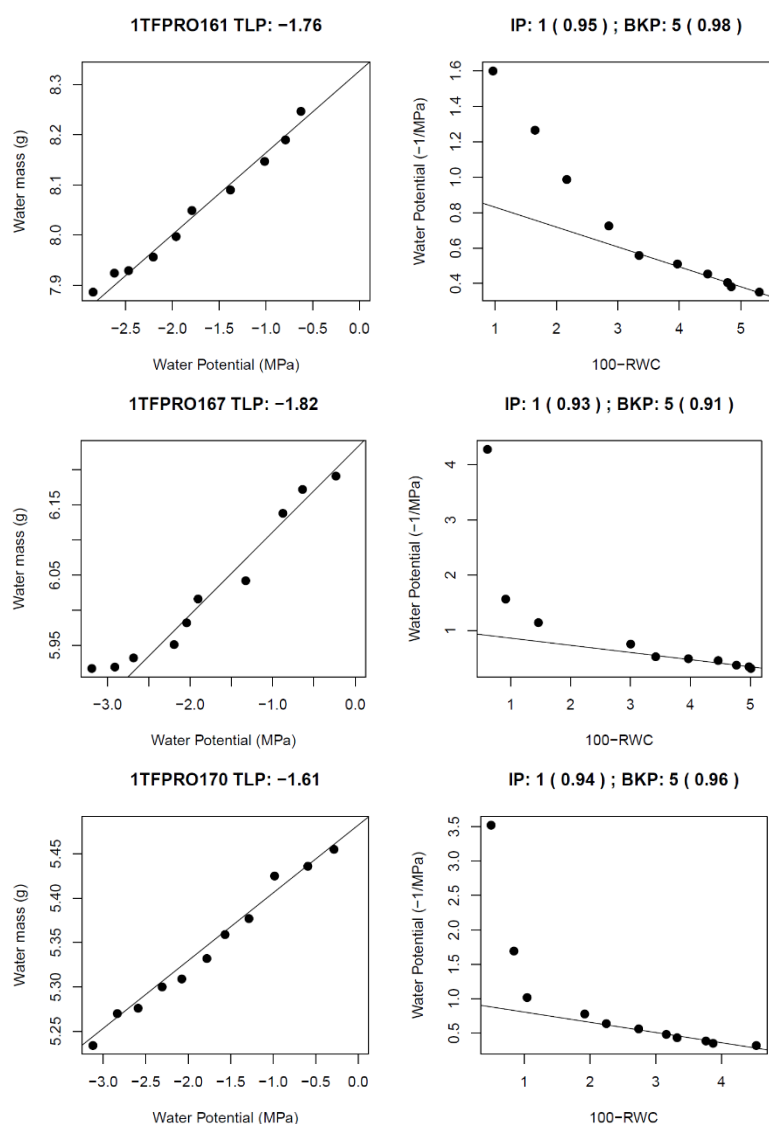


Figura 2. Curvas P-V estimadas a partir de espectros e observadas dos indivíduos testados. Painel da esquerda são os indivíduos de *Protium apiculatum* (PRO) e painel da direita refere-se aos indivíduos de *Scleronema micranthum* (SCL).

### A) Curva P-V real (observada)



### B) Curva P-V estimada

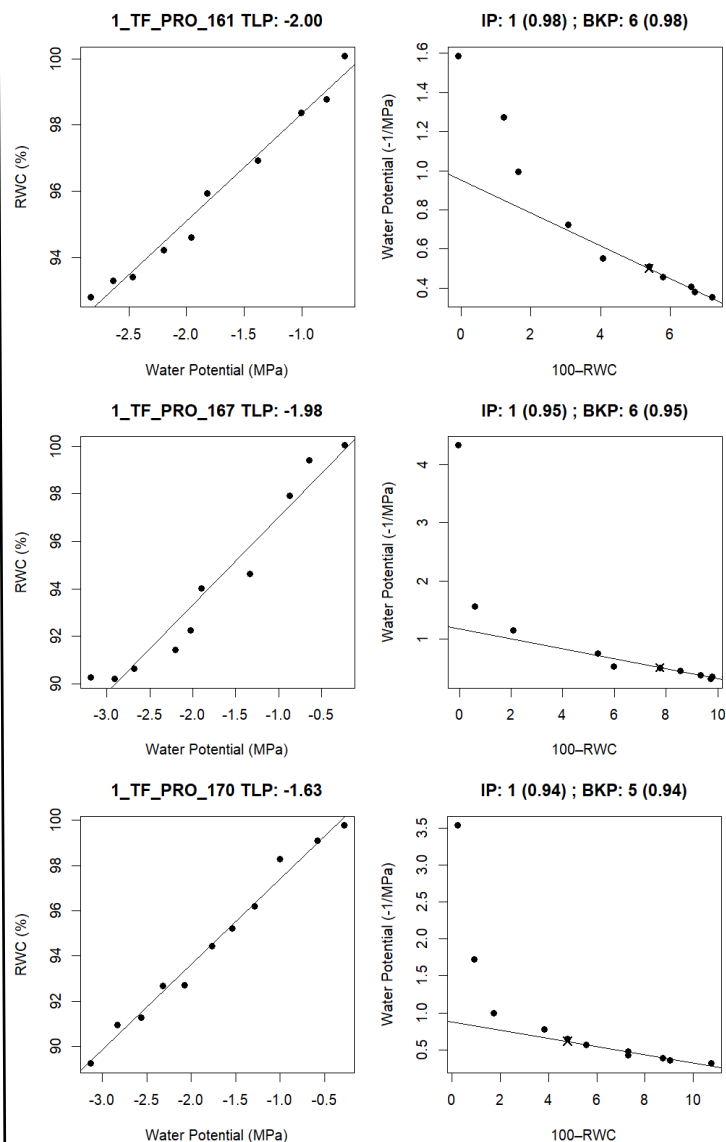


Figura 3. Comparação dos TLPs estimados dos três indivíduos de *Protium apiculatum* (PRO) com o TLP observado. Gráficos à esquerda são as curvas P-V reais, medidas experimentalmente e gráficos à direita são as curvas P-V geradas a partir de dados estimados dos mesmos indivíduos.

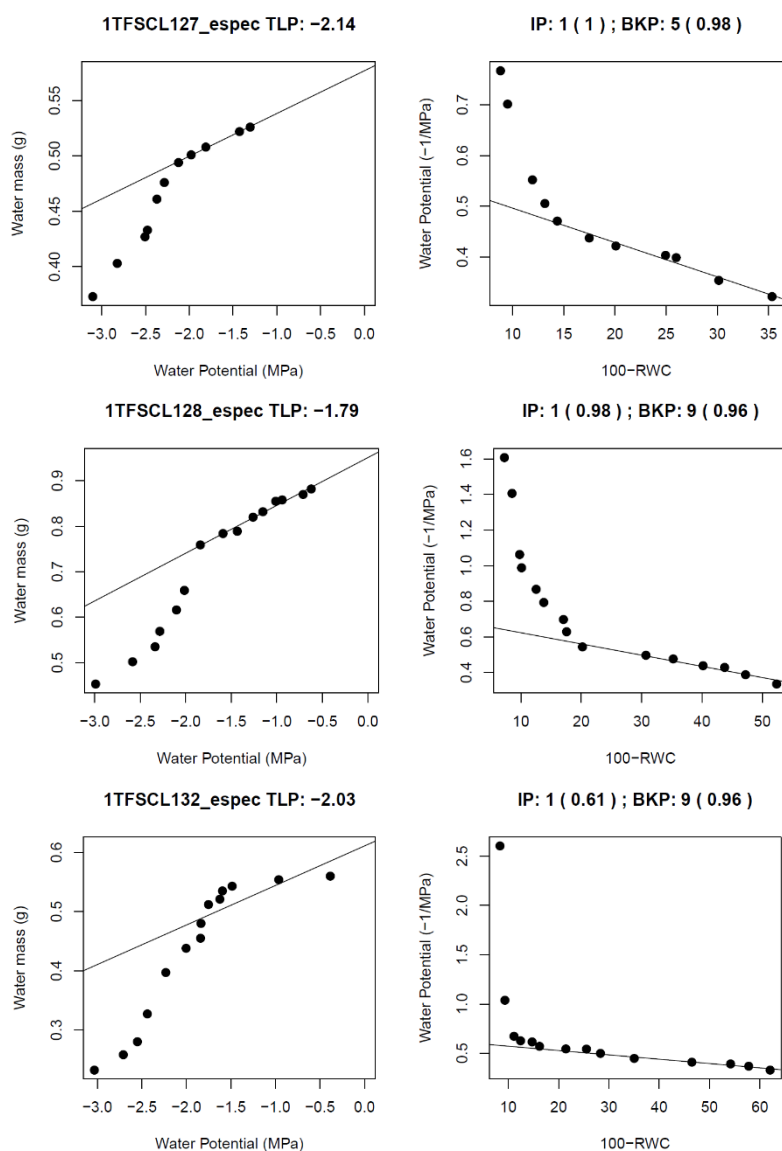
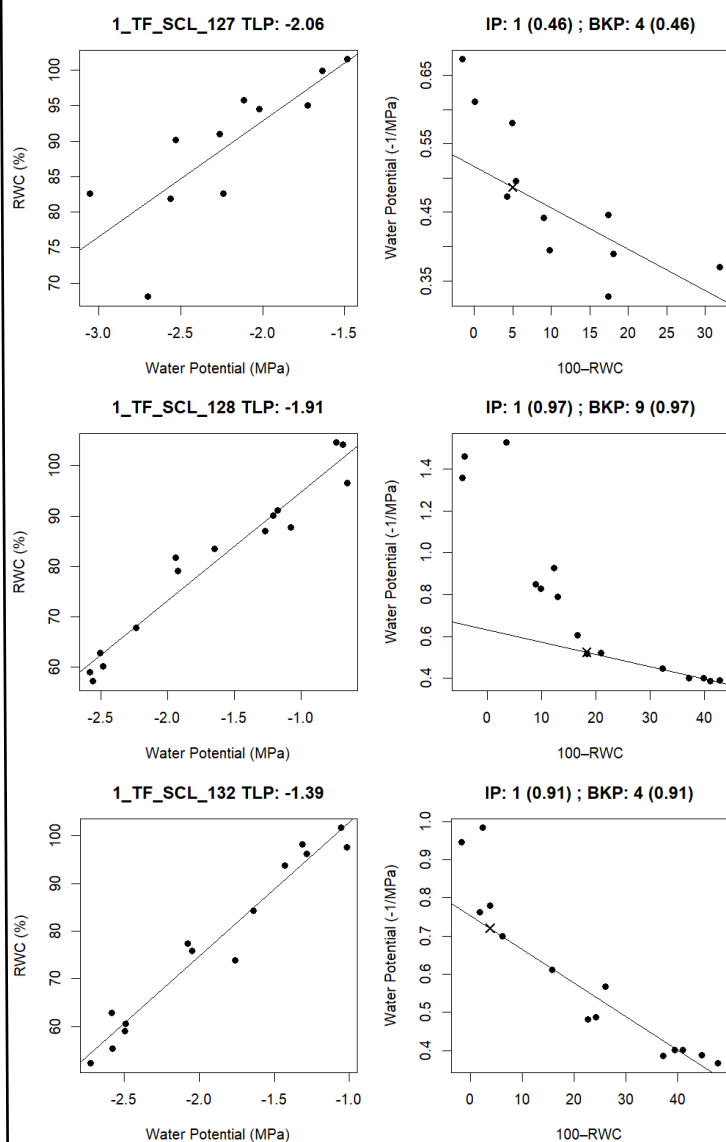
**A) Curva P-V real (observada)****B) Curva P-V estimada**

Figura 4. Comparação dos TLPs estimados dos três indivíduos de *Scleronema micranthum* (SCL) com o TLP observado. Gráficos à esquerda são as curvas P-V reais, medidas experimentalmente e gráficos à direita são as curvas P-V geradas a partir de dados estimados dos mesmos indivíduos.

#### 4 Discussão

Os resultados revelam um contraste marcante na capacidade da espectroscopia VIS-NIR em prever o TLP e os parâmetros da curva P-V. Primeiro, a baixa capacidade dos modelos espectrais de estimar diretamente o TLP a partir de espectros de folhas frescas e secas para 28 espécies. Segundo o excelente desempenho dos modelos PLSR para prever  $\Psi$  e RWC ao longo da desidratação das folhas (curvas P-V) em duas espécies de terra-firme. E finalmente trazendo a possibilidade de reconstruir as curvas P-V individuais e estimar TLP com alta acurácia em nível individual.

Esse padrão corrobora a literatura recente sobre espectroscopia e traços hidráulicos (Castillo-Argaez et al., 2024; Garcia et al., 2025) e é consistente com a natureza do TLP. Diferentemente de traços estruturais como SLA ou densidade da madeira, que são mensurados diretamente em um único ponto no tempo, o TLP é um parâmetro fisiológico derivado da trajetória de desidratação da folha. Ele resulta da mudança entre a região não linear (tecido túrgido) e a região linear (tecido murchado) da curva P-V (Bartlett et al., 2012; Sack et al., 2010; Tyree & Hammel, 1972). Uma medição espectral isolada captura apenas o estado hídrico momentâneo da folha, refletindo o volume atual de água e propriedades estruturais naquele momento, mas não contém informação suficiente para inferir onde ocorrerá a perda de turgor ao longo da trajetória completa de secagem. Nosso estudo mostrou que a reflectância VIS-NIR obtida em um único momento não foi capaz de capturar de forma robusta o traço específico da espécie.

A reflectância foliar é sensível ao conteúdo de água e estrutura celular (970, 1200, 1450, 1940 nm); pigmentos (400–700 nm) e composição química; espessura foliar e fração de ar intercelular (Ustin & Jacquemoud, 2020). Desta forma, a absorção de água reflete o volume atual de água, não o limite fisiológico de perda de turgor. Consequentemente, os modelos PLSR treinados com as séries espectrais obtidas ao longo da secagem das folhas capturaram o status hídrico da mudança na estrutura foliar conforme a desidratação apresentando elevado desempenho:  $R^2$  elevados e RMSE baixos, tanto para o conjunto de ambas as espécies quanto para os modelos separados por espécie. O RMSE representa o erro médio entre valores observados e preditos, expresso na unidade da variável (MPa para  $\Psi$ , % para RWC). Os valores obtidos neste estudo para  $\Psi$  e RWC estão dentro do intervalo considerado excelente para modelagem espectral, indicando alta acurácia e confiabilidade dos modelos na reconstrução das curvas P-V (Burnett et al., 2021).

Essa forte relação é esperada do ponto de vista fisiológico. Variações em  $\Psi$  e RWC implicam mudanças no conteúdo de água livre e ligada, na espessura óptica dos tecidos e na organização dos espaços intercelulares, afetando diretamente bandas de absorção de água no NIR e SWIR, além de modificar padrões de espalhamento interno da luz (Cotrozzi et al., 2017; Ustin & Jacquemoud, 2020). Nossos resultados se alinham a estudos que utilizaram reflectância para estimar  $\Psi$  foliar e parâmetros de status hídrico em condições controladas ou de campo (Castillo-Argaez et al., 2024; Cotrozzi et al., 2017; Garcia et al., 2025), reforçando que a espectroscopia é particularmente eficaz para monitorar dinâmica de água, mais do que para inferir diretamente traços hidráulicos integrativos como o TLP ou  $P_{50}$ .

Dessa forma, embora o TLP não possa ser inferido diretamente, ele pode ser recuperado com elevada precisão quando reconstruímos a curva P–V completa a partir de predições espectrais de  $\Psi$  e RWC. As curvas P–V reconstruídas para *P. apiculatum* e *S. micranthum* replicaram de maneira consistente o formato fisiológico esperado e os TLP observados experimentalmente, com diferenças de poucos décimos de MPa entre  $\Psi_{TLP\_obs}$  e  $\Psi_{TLP\_pred}$  em nível de indivíduo. Esse resultado demonstra que a espectroscopia VIS–NIR pode funcionar como um “atalho mecanístico”, não por prever o TLP diretamente, mas por reconstruir sua trajetória funcional. Essa abordagem corrobora conceitualmente com Castilho-Argaez et al. (2024), que desenvolveram curvas P-V hiperespectrais para estimar TLP para duas espécies anatomicamente distintas.

As diferenças morfológicas observadas entre as espécies fornecem pontos importantes sobre os limites e condicionantes anatômicos da modelagem espectral. A espessura foliar, densidade celular e o arranjo dos espaços intercelulares são fatores que alteram diretamente os padrões de absorção e espelhamento na região VIS-NIR-SWIR (Ustin & Jacquemoud, 2020; Cotrozzi et al., 2020). *Protium apiculatum* apresentou SLA de  $112,0 \pm 21,0 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$ , enquanto *Scleronema micranthum* apresentou SLA de  $135,2 \pm 22,5 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$ . Assim, *P. apiculatum* possui menor área foliar específica e apresentou curvas reconstruídas mais consistentes, ao passo que *S. micranthum* apresentou maior erro na predição do RWC (RMSE = 6,9%). A menor SLA de *P. apiculatum* indica maior investimento de biomassa por unidade de área foliar, característica frequentemente associada a folhas estruturalmente mais robustas e potencialmente mais estáveis durante o processo de desidratação. Essa maior estabilidade estrutural pode favorecer uma relação mais consistente entre as alterações no conteúdo de água e a resposta espectral da folha, reduzindo a variabilidade observada ao longo da curva P–V. Em contraste, folhas com

maior SLA, como as de *S. micranthum*, tendem a apresentar menor investimento estrutural por unidade de área e podem ser mais suscetíveis a alterações físicas durante a perda de água. Mudanças na turgescência celular e na organização interna dos tecidos podem modificar as propriedades ópticas da folha, aumentando a variabilidade espectral e, consequentemente, o erro dos modelos de predição. A Figura S1 ilustra essas diferenças no comportamento espectral entre as espécies: *P. apiculatum* apresentou menor variação entre os espectros obtidos ao longo da curva de desidratação, enquanto *S. micranthum* exibiu alterações mais pronunciadas, especialmente na região do SWIR (1300–2500 nm), associada à absorção da água, além da redução gradual da reflectância na região do verde (~550 nm) na região do VIS.

Outro fator detectado foi a amplitude de desidratação ao longo das curvas P–V. Embora ambas as espécies tenham atingido o TLP após perdas relativamente pequenas de RWC (<10%), a amplitude total de desidratação diferiu substancialmente entre elas. Ao final da curva P–V, *P. apiculatum* apresentou redução total de aproximadamente 10% no RWC, enquanto *S. micranthum* atingiu perdas próximas de 50%. Essa diferença implica que, em *S. micranthum*, o modelo espectral precisa capturar variações ópticas associadas a mudanças estruturais mais intensas e prolongadas. Maior amplitude de desidratação tende a envolver maior colapso celular, redistribuição de água e reorganização do espaço intercelular, aumentando a complexidade do sinal espectral e, consequentemente, o erro de predição.

Embora o conjunto de dados neste estudo tenha uma amostragem reduzida quanto ao número de espécies que conseguimos para reconstruir o TLP, os resultados foram promissores, reforçando a necessidade de mais investigação, visando melhorar os modelos espectrais. O avanço da espectroscopia aplicada à hidráulica vegetal dependerá de um esforço sistemático para ampliar o número de espécies e indivíduos amostrados, permitindo explorar a diversidade estrutural e fisiológica que determina a relação entre a reflectância, a anatomia foliar e a dinâmica hídrica.

Em conjunto, nossos resultados demonstram que a integração entre a espectroscopia VIS–NIR e a modelagem de curvas pressão–volume constitui uma ferramenta promissora para avançar na compreensão da vulnerabilidade hidráulica das árvores amazônicas. A partir da construção inicial de um banco de dados com curvas P–V reais e dados espectrais associados para calibrar modelos confiáveis, será viável medir mais indivíduos e em maior escala, inclusive *in situ*, dispensando a medição direta de  $\Psi$  e RWC. Com isso, o método aumenta a eficiência e a viabilidade para ampliação de

amostragem, principalmente em regiões onde a logística restringe severamente a aplicação de métodos tradicionais. A possibilidade de reconstruir curvas P–V e estimar TLP a partir de séries espectrais amplia, de forma possível, o alcance taxonômico e espacial das medições fisiológicas. Essa abordagem pode acelerar o mapeamento de estratégias hidráulicas em ecossistemas contrastantes, como terra-firme, campinaranas e igapós, e, futuramente, pode fornecer métricas fundamentais, como margens de segurança hidráulica, essenciais para prever respostas às mudanças no regime hídrico. Assim, as curvas P–V hiperespectrais representam não apenas um avanço metodológico, mas também uma ferramenta estratégica para monitorar a resiliência funcional da maior floresta tropical do planeta.

### **Agradecimentos**

Gostaríamos de agradecer ao grupo MAUA do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), ao projeto ATTO e ao PPG-BOT pelo apoio científico e logístico. Estendemos também os nossos agradecimentos a todos os assistentes de campo e a todos os envolvidos no apoio logístico. Este estudo foi financiado pelo projeto alemão-brasileiro ATTO (Amazon Tall Tower Observatory), que contou com o apoio do Ministério Federal da Educação e Investigação da Alemanha (contratos BMBF 01LK1602F e 01LK2101D) e do Ministério da Ciência, Tecnologia, Inovação e Comunicação do Brasil (FINEP/MCTIC, contrato 01.11.01248.00). Agradecemos também ao projeto PELD/MAUA (número de processo 441811/2020-5 (CNPq), 01.02.016301.02630/2022-76 (FAPEAM); Chamada CNPq/MCTI/CONFAP-FAPs/PELD N° 21/2020); ao projeto ATTO Hydrotraits financiado pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq; Chamada N° 01/2022, número do processo 440166/2022-5); Universal Amazonas n.º 006/2019; Programa Mulher Faz Ciência n.º 006/2024 (projeto SPECTRA POP, processo n.º 01.02.016301.04984/2024-17) financiado pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Amazonas (FAPEAM) e projeto PELD/MAUA (número do processo 446044/2024-5). HLH recebeu uma bolsa de doutoramento da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) - Código Financeiro 001. CCV agradece as bolsas de investigação concedidas pelo CNPq (382803/2022-1 e #384501/2023-0) e pela FAPEAM (#01.02.016301.04984/2024-17). GBM foi financiado pelo consórcio Gigante NERC/NSF NE/Y003942/1; bolsa NSF-NERC DEB n.º 2241507.

**ORCID**

Hilana L. Hadlich <https://orcid.org/0000-0002-3054-8574>

Jochen Schongart <https://orcid.org/0000-0002-7696-9657>

Florian Wittmann <https://orcid.org/0000-0001-9180-356X>

Luciano Pereira <https://orcid.org/0009-0002-1988-4240>

Caroline C. Vasconcelos <https://orcid.org/0000-0002-7850-6672>

Caroline L. Mallmann <https://orcid.org/0000-0002-2967-1313>

Maíra L. G. Conde <https://orcid.org/0000-0003-1074-3687>

Priscila Amaral de Sá <https://orcid.org/0009-0000-4555-9658>

Layon O. Demarchi <https://orcid.org/0000-0001-8441-2106>

Gisele Biem Mori <https://orcid.org/0000-0002-6825-9508>

Maria T. F. Piedade <https://orcid.org/0000-0002-7320-0498>

Flavia Machado Durgante <https://orcid.org/0000-0002-5517-8821>

## 5 Referências bibliográficas

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

Andreae, M.O., Acevedo, O.C., Araùjo, A., Artaxo, P., Barbosa, C.G.G., Barbosa, H.M.J., ... & Yáñez-Serrano, A.M. (2015). The Amazon Tall Tower Observatory (ATTO): Overview of pilot measurements on ecosystem ecology, meteorology, trace gases, and aerosols. *Atmospheric Chemistry and Physics*, 15(18), 10723-10776.

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.

Burnett, A.C., Anderson, J., Davidson, K.J., Ely, K.S., Lamour, J., Li, Q., ... & Serbin, S.P. (2021). A best-practice guide to predicting plant traits from leaf-level hyperspectral data using partial least squares regression. *Journal of Experimental Botany*, 72(18), 6175-6189.

Castillo-Argaez, R., Sapes, G., Mallen, N., Lippert, A., John, G. P., Zare, A., & Hammond, W. M. (2024). Spectral ecophysiology: hyperspectral pressure–volume curves to estimate leaf turgor loss. *New Phytologist*, 242(3), 935-946.

Chauvel, A., Lucas, Y., Boulet, R. (1987). On the genesis of the soil mantle of the region of Manaus, Central Amazonia, Brazil. *Experientia*, 43(3), 234-241.

Costa, F. R. C., Schietti, J., Stark, S. C., & Smith, M. N. (2022). The other side of tropical forest drought: do shallow water table regions of Amazonia act as large-scale hydrological refugia from drought? *New Phytologist*, 237(3), 714-733.

Cotrozzi, L., Couture, J. J., Cavender-Bares, J., Kingdon, C. C., Fallon, B., Pilz, G., ... & Townsend, P. A. (2017). Using foliar spectral properties to assess the effects of drought on plant water potential. *Tree Physiology*, 37(11), 1582-1591.

Demarchi, L. O., Klein, V. P., Aguiar, D. P. P., Marinho, L. C., Ferreira, M. J., Lopes, A., ... & Piedade, M. T. F. (2022). The specialized white-sand flora of the Uatumã Sustainable Development Reserve, central Amazon, Brazil. *Check List*, 18(1), 187-217.

Fontes, C. G., Dawson, T. E., Jardine, K., McDowell, N., Gimenez, B. O., Anderegg, L., ... Chambers, J. Q. (2018). Dry and hot: The hydraulic consequences of a climate change-type drought for Amazonian trees. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 373(1760).

Garcia, M.N., Tameirão, L.B.S., Schietti, J., Aleixo, I., Domingues, T.F., Huemmerich, K.F., ... & Albert, L.P. (2025). Predicting drought vulnerability with leaf reflectance spectra in Amazonian trees. *Remote Sensing of Environment*, 318, 114562.

Householder, J.E., Schöngart, J., Piedade, M.T.F., Junk, W.J., ter Steege, H., Montero, J.C., ... & Wittmann, F. (2021). Modeling the Ecological Responses of Tree Species to the Flood Pulse of the Amazon Negro River Floodplains. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9, 628606.

IPCC. (2023). Climate Change 2023 Synthesis Report. 10.59327/IPCC/AR6-9789291691647

Junk, W. J., Piedade, M. T. F., Schöngart, J., Cohn-Haft, M., Adeney, J. M., & Wittmann, F. (2011). A classification of major naturally-occurring amazonian lowland wetlands. *Wetlands*, 31(4), 623-640.

Junk, W.J., Wittmann, F., Schöngart, J., Piedade, M.T.F. (2015). A classification of the major habitats of Amazonian black-water river floodplains and a comparison with their white-water counterparts. *Wetlands Ecology and Management*, 23(4), 677-693.

Lobo, G. de S., Wittmann, F., & Piedade, M. T. F. (2019). Response of black-water floodplain (igapó) forests to flood pulse regulation in a dammed Amazonian river. *Forest Ecology and Management*, 434, 110-118.

Maréchaux, I., Bartlett, M. K., Sack, L., Baraloto, C., Engel, J., Joetzer, E. Chave, J. (2015). Drought tolerance as predicted by leaf water potential at turgor loss point varies strongly across species within an Amazonian forest. *Functional Ecology*, 29(10), 1268-1277.

Mori, G.B. (2019). *Estrutura funcional das comunidades arbóreas de florestas alagáveis na Amazônia Central*. Tese de doutorado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Amazonas, Brasil. 116 p.

Peters, J. M. R., López, R., Nolf, M., Hutley, L. B., Wardlaw, T., Cernusak, L. A., & Choat, B. (2021). Living on the edge: A continental-scale assessment of forest vulnerability to drought. *Global Change Biology*, 27(15), 3620-3641.

Sack, L., Pasquet-Kok, J., & Bartlett, M. (2010). Leaf pressure-volume curve parameters – PROMETHEUS. <https://prometheusprotocols.net/function/water-relations/pressure-volume-curves/leaf-pressure-volume-curve-parameters/>

Sapes, G., Schroeder, L., Scott, A., Clark, I., Juzwik, J., Montgomery, R. A., ... Cavender-Bares, J. (2024). Mechanistic links between physiology and spectral reflectance enable previsual detection of oak wilt and drought stress. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 121(7).

Su, R., Liu, H., Wang, C., Zhang, H., & Cui, J. (2022). Leaf turgor loss point is one of the best predictors of drought-induced tree mortality in tropical forest. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10, 974004

Taiz, L., Zeiger, E., Möller, I. M., & Murphy, A. (2017). Fisiologia e desenvolvimento vegetal. Artmed Editora.

Targhetta, N., Kesselmeier, J., & Wittmann, F. (2015). Effects of the hydroedaphic gradient on tree species composition and aboveground wood biomass of oligotrophic forest ecosystems in the central Amazon basin. *Folia Geobotanica*, 50(3), 185-205.

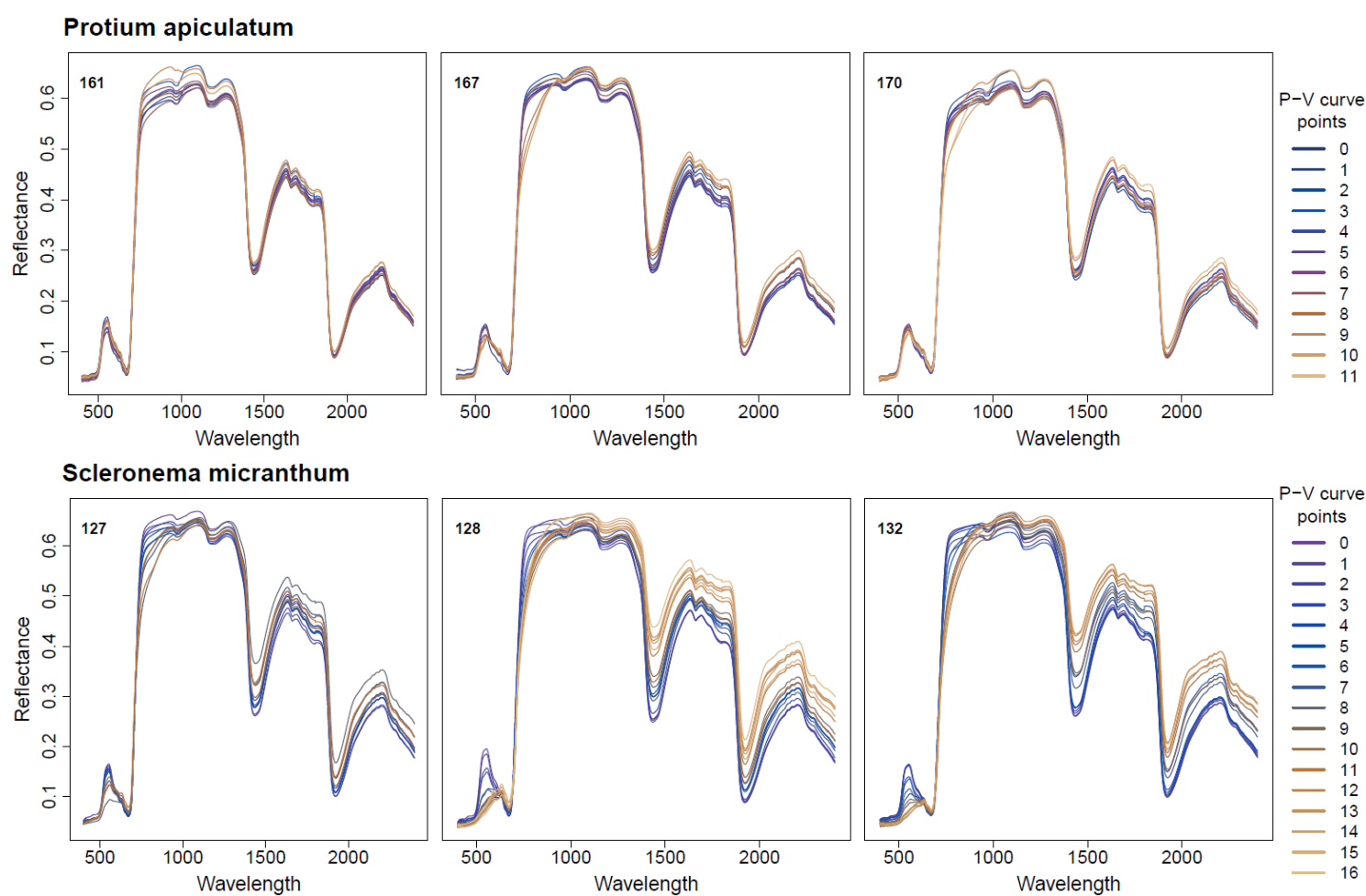
Tyree, M. T. & Hammel, H. T. (1972). The Measurement of the Turgor Pressure and the Water Relations of Plants by the Pressure-bomb Technique. *Journal of Experimental Botany*, 23(74), 267-82.

Ustin, S. L. an. & Jacquemoud, S. (2020). *Chapter 14 How the Optical Properties of Leaves Modify the Absorption and Scattering of Energy and Enhance Leaf Functionality*. Dans Remote Sensing of Plant Biodiversity (p. 349-384).

Wold, S., Sjöström, M., & Eriksson, L. (2001). PLS-regression: a basic tool of chemometrics. *Chemometrics and Intelligent Laboratory Systems*, 58(2), 109-130.

## Material Suplementar

Figura S1. Espectros de reflectância foliar coletados ao longo do processo de desidratação durante a construção das curvas pressão–volume (P–V) para indivíduos de *Protium apiculatum* (painel superior) e *Scleronema micranthum* (painel inferior). As curvas coloridas correspondem aos espectros adquiridos em diferentes pontos da curva P–V, acompanhando a redução progressiva do conteúdo hídrico foliar. A escala de cores representa a sequência temporal da desidratação, do estado mais hidratado ao mais seco. As variações na reflectância ao longo do espectro refletem mudanças na estrutura óptica e no conteúdo de água das folhas, com destaque para as bandas de absorção da água em torno de 1450 nm e 1940 nm, onde se observa aumento da reflectância com a perda de água ao longo da desidratação. durante o processo de secagem.



## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Adeney, J. M.; Christensen, N. L.; Vicentini, A.; & Cohn-Haft, M. 2016. White-sand ecosystems in Amazonia. *Biotropica*, 48(1), 7-23.

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

Asner, G.P.; Martin, R.E.; Carranza-Jimenez, L.; Sinca, F.; Tupayachi, R.; Anderson, C.B.; Martinez, P. 2014. Functional and biological diversity of foliar spectra in tree canopies throughout the Andes to Amazon region. *New Phytologist*, 204, 127–139.

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. K.; Zhang, Y.; Kreidler, N.; Sun, S.; Ardy, R.; Cao, K.; Sack, L. 2014. Global analysis of plasticity in turgor loss point, a key drought tolerance trait. *Ecology letters*, 17(12), 1580-1590.

Carvalho, R.L.; Resende, A.F.; Barlow, J.; França, F. M.; Moura, M.R.; Maciel, R.; ... & Daly, D. 2023. Pervasive gaps in Amazonian ecological research. *Current Biology*, 33(16), 3495-3504.

Castillo-Argaez, R.; Sapes, G.; Mallen, N.; Lippert, A.; John, G.P.; Zare, A.; Hammond, W.M. 2024. Spectral ecophysiology: hyperspectral pressure–volume curves to estimate leaf turgor loss. *New Phytologist*, 242(3), 935-946.

Chauvel, A.; Lucas, Y.; Boulet, R. 1987. On the genesis of the soil mantle of the region of Manaus, Central Amazonia, Brazil. *Experientia*, 43(3), 234-241.

Choat, B.; Jansen, S.; Brodribb, T. J.; Cochard, H.; Delzon, S.; Bhaskar, R.; ... & Zanne, A. E. 2012. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature*, 491(7426), 752-755.

Costa, F. R.; Lang, C.; Almeida, D. R.; Castilho, C. V.; Poorter, L. 2018. Near-infrared spectrometry allows fast and extensive predictions of functional traits from dry leaves and branches. *Ecological Applications*, 28(5), 1157-1167.

Cotrozzi, L.; Couture, J.J.; Cavender-Bares, J.; Kingdon, C.C.; Fallon, B.; Pilz, G.; Pellegrini, E.; Nali, C.; Townsend, P.A. 2017. Using foliar spectral properties to assess the effects of drought on plant water potential. *Tree physiology*, 37(11), 1582-1591.

Damasco, G.; Daly, D. C.; Vicentini, A.; Fine, P. V. 2019. Reestablishment of *Protium cordatum* (Burseraceae) based on integrative taxonomy. *Taxon*, 68(1), 34-46.

Demarchi, L.O.; Klein, V.P.; Aguiar, D.P.P.; Marinho, L.C.; Ferreira, M.J.; Lopes, A.; da Cruz, J.; Quaresma, A.C.; Schöngart, J.; Wittmann, F.; Piedade, M.T.F. 2022. The specialized white-sand flora of the Uatumã Sustainable Development Reserve, central Amazon, Brazil. *Check List*, 18(1), 187-217.

Draper, F. C.; Baker, T. R.; Baraloto, C.; Chave, J.; Costa, F.; Martin, R. E.; ... & Asner, G. P. 2020. Quantifying tropical plant diversity requires an integrated technological approach. *Trends in Ecology & Evolution*, 35(12), 1100-1109.

Durgante, F.M.; Higuchi, N.; Almeida, A.; Vicentini, A. 2013. Species Spectral Signature: Discriminating closely related plant species in the Amazon with Near-Infrared Leaf-Spectroscopy. *Forest Ecology and Management*, 291, 240-248.

Esquivel-Muelbert, A.; Phillips, O. L.; Brien, R. J.; Fauset, S.; Sullivan, M. J.; Baker, T. R.; ... & Galbraith, D. 2020. Tree mode of death and mortality risk factors across Amazon forests. *Nature communications*, 11(1), 5515.

Espinoza, N. S.; Piedade, M. T. F.; Demarchi, L. O.; Lima, G. R.; Resende, A. F.; Ferreira, R. R.; ... & Schöngart, J. 2025. Detection of white sand patches in central Amazonia using remote sensing and meteorological data. *International Journal of Remote Sensing*, 46(9), 3446-3465.

Feldpausch, T. R.; Phillips, O. L.; Brien, R. J. W.; Gloor, E.; Lloyd, J.; Lopez-Gonzalez, G.; ... & Vos, V. A. 2016. Amazon forest response to repeated droughts. *Global Biogeochemical Cycles*, 30(7), 964-982.

Ferraz, J.B.S.; Ohta, S.; Sales, P.C. 1998. Distribuição dos solos ao longo de dois transectos em floresta primária ao norte de Manaus (AM). In: Higuchi N, Campos MAA, Sampaio PTB, Santos J, eds. Pesquisas Florestais para a Conservação da Floresta e Reabilitação de Áreas Degradadas da Amazônia. Manaus, Amazonas: Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, 110–143.

Flores, B.M.; Montoya, E.; Sakschewski, B.; Nascimento, N.; Staal, A.; Betts, R. A.; ... & Hirota, M. 2024. Critical transitions in the Amazon forest system. *Nature*, 626(7999), 555-564.

Fontes, C. G.; Dawson, T. E.; Jardine, K.; McDowell, N.; Gimenez, B. O.; Anderegg, L.; ... & Chambers, J. Q. 2018. Dry and hot: the hydraulic consequences of a climate change–type drought for Amazonian trees. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 373(1760).

Garcia, M.N.; Tameirão, L.B.S.; Schietti, J.; Aleixo, I.; Domingues, T.F.; Huemrich, K.F.; Campell, P.K.E.; Albert, L.P. 2025. Predicting drought vulnerability with leaf reflectance spectra in Amazonian trees. *Remote Sensing of Environment*, 318, 114562.

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

Gomes, A.C.S.; Andrade, A.; Barreto-Silva, J.S.; Brenes-Arguedas, T.; López, D.C.; de Freitas, C.C.; ... & Vicentini, A., 2013. Local plant species delimitation in a highly diverse Amazonian forest: Do we all see the same species? *Journal of Vegetation Science*, 24(1), 70-79.

Hadlich, H. L.; Durgante, F. M.; dos Santos, J.; Higuchi, N.; Chambers, J. Q.; Vicentini, A. 2018. Recognizing Amazonian tree species in the field using bark tissues spectra. *Forest ecology and management*, 427, 296-304.

Hopkins, M.J.G. 2007. Modelling the known and unknown plant biodiversity of the Amazon Basin, in: *Journal of Biogeography*. 34(8), 1400–1411.

Hopkins, M. J. 2019. Are we close to knowing the plant diversity of the Amazon? *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 91(supl 3), e20190396.

Householder, J. E.; Schöngart, J.; Piedade, M. T.; Junk, W. J.; Ter Steege, H.; Montero, J. C.; ... & Wittmann, F. 2021. Modeling the ecological responses of tree species to the flood pulse of the Amazon Negro River floodplains. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9, 628606.

IPCC, 2023. Climate Change 2023 Synthesis Report. <https://doi.org/10.59327/IPCC/AR6-9789291691647>

Junk, W.J.; Piedade, M.T.F.; Schöngart, J.; Cohn-Haft, M.; Adeney, J.M.; Wittmann, F. 2011. A classification of major naturally-occurring amazonian lowland wetlands. *Wetlands*, 31(4), 623–640.

Junk, W.J.; Wittmann, F.; Schöngart, J.; Piedade, M.T.F. 2015. A classification of the major habitats of Amazonian black-water river floodplains and a comparison with their white-water counterparts. *Wetlands Ecology and Management*, 23(4), 677-693.

Lang, C.; Costa, F.R.C.; Camargo, J.L.C.; Durgante, F.M.; Vicentini, A. 2015. Near infrared spectroscopy facilitates rapid identification of both young and mature Amazonian tree species. *PloS one*, 10(8), e0134521.

Luizão, F. J.; Luizão, R. C.; & Proctor, J. 2007. Soil acidity and nutrient deficiency in central Amazonian heath forest soils. *Plant Ecology*, 192(2), 209-224.

Malhi, Y.; Roberts, J.T.; Betts, R.A.; Killeen, T.J.; Li, W.; Nobre, C. A. 2008. Climate change, deforestation, and the fate of the Amazon. *Science*, 319(5860), 169-172.

Maréchaux, I.; Bartlett, M. K.; Sack, L.; Baraloto, C.; Engel, J.; Joetjzer, E.; Chave, J. 2015. Drought tolerance as predicted by leaf water potential at turgor loss point varies strongly across species within an Amazonian forest. *Functional Ecology*, 29(10), 1268-1277.

Marengo, J. A.; Espinoza, J. C.; Fu, R.; Jimenez Muñoz, J. C.; Alves, L. M.; Da Rocha, H. R.; & Schöngart, J. 2024. Long-term variability, extremes and changes in temperature and hydrometeorology in the Amazon region: A review. *Acta Amazonica*, 54, e54es22098.

Medina, E.; Sobrado, M.; & Herrera, R. 1978. Significance of leaf orientation for leaf temperature in an Amazonian sclerophyll vegetation. *Radiation and Environmental Biophysics*, 15(2), 131-140.

Nelson, B.W.; Ferreira, C.A.; da Silva, M.F.; Kawasaki, M. L. 1990. Endemism centres, refugia and botanical collection density in Brazilian Amazonia. *Nature*, 345(6277), 714-716.

Oliveira-Filho, A. T.; Dexter, K. G.; Pennington, R. T.; Simon, M. F.; Bueno, M. L.; & Neves, D. M. 2021. On the floristic identity of Amazonian vegetation types. *Biotropica*, 53(3), 767-777.

Parolin, P. D.; De Simone, O.; Haase, K.; Waldhoff, D.; Rottenberger, S.; Kuhn, U.; ... & Junk, W. J. 2004. Central Amazonian floodplain forests: tree adaptations in a pulsing system. *The Botanical Review*, 70(3), 357-380.

Phillips, O. L.; Aragão, L. E.; Lewis, S. L.; Fisher, J. B.; Lloyd, J.; López-González, G.; ... & Torres-Lezama, A. 2009. Drought sensitivity of the Amazon rainforest. *Science*, 323(5919), 1344-1347.

Pitman, N.C.A.; Terborgh, J.W.; Silman, M.R.; Núñez, P. V.; Neill, D.A.; Cerón, C.E.; Palacios, W.A.; Aulestia, M.; 2001. Dominance and distribution of tree species in upper Amazonian terra firme forests. *Ecology*, 82(8), 2101–2117.

Prata, E.M.B.; Sass, C.; Rodrigues, D.P.; Domingos, F.M.C.B.; Specht, C.D.; Damasco, G.; Ribas, C.C.; Fine, P.V.A.; Vicentini, A. 2018. Towards integrative taxonomy in Neotropical botany: Disentangling the *Pagamea guianensis* species complex (Rubiaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 188(2), 213-231.

Riberiro, J. E. L. S.; Hopkins, M. J. G.; Vicentini, A.; Sothers, C. A.; Costa, M. A. S.; Brito, J. M.; ... & Procópio, L. C. 1999. *Flora da Reserva Ducke: Guia de Identificação das Plantas Vasculares de uma Floresta de Terra Firme na Amazônica Central*. DFID, INPA, Manaus, Brazil.

Sack, L.; Pasquet-Kok, J.; Bartlett, M. 2010. Leaf pressure-volume curve parameters – PROMETHEUS. URL <https://prometheusprotocols.net/function/water-relations/pressure-volume-curves/leaf-pressure-volume-curve-parameters/>.

Sapes, G.; Schroeder, L.; Scott, A.; Clark, I.; Juzwik, J.; Montgomery, R.A.; Antonio Guzmán, J.Q.; Cavender-Bares, J. 2024. Mechanistic links between physiology and spectral reflectance enable previsual detection of oak wilt and drought stress. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 121(7), e2316164121.

Schöngart, J.; Wittmann, F.; Junk, W. J.; Lopes, A.; Demarchi, L. O.; Mori, G. B.; ... & Piedade, M. T. F. 2024. Fate of floodplain forests in a changing Amazon. In *The future of Amazonian aquatic biota* (pp. 163-222). Cham: Springer Nature Switzerland.

Smith-Martin, C. M.; Muscarella, R.; Hammond, W. M.; Jansen, S.; Brodribb, T. J.; Choat, B.; ... & Uriarte, M. 2023. Hydraulic variability of tropical forests is largely independent of water availability. *Ecology Letters*, 26(11), 1829-1839.

Targhetta, N.; Kesselmeier, J.; & Wittmann, F. 2015. Effects of the hydroedaphic gradient on tree species composition and aboveground wood biomass of oligotrophic forest ecosystems in the central Amazon basin. *Folia Geobotanica*, 50(3), 185-205.

Ter Steege, H.; Pitman, N. C.; Sabatier, D.; Baraloto, C.; Salomão, R. P.; Guevara, J.E.; ... & Silman, M.R. 2013. Hyperdominance in the Amazonian tree flora. *Science*, 342(6156), 1243092.

Ter Steege, H.; Prado, P.I.; Lima, R.A.D., Pos, E.; de Souza Coelho, L.; de Andrade Lima Filho, D.; ... & Junqueira, A.B. 2020. Biased-corrected richness estimates for the Amazonian tree flora. *Scientific reports*, 10(1), 10130.

Tomasella, J.; Hodnett, M.G.; Cuartas, L.A.; Nobre, A.D.; Waterloo, M.J.; Oliveira, S.M. 2008. The water balance of an Amazonian micro-catchment: the effect of interannual variability of rainfall on hydrological behavior. *Hydrological Processes: An International Journal* 22: 2133–2147.

Tyree, M.T. & Hammel, H.T. 1972. The Measurement of the Turgor Pressure and the Water Relations of Plants by the Pressure-bomb Technique. *Journal of experimental Botany*, 23(1), 267-282.

Ustin, S.L.; & Jacquemoud, S. 2020. Chapter 14 How the Optical Properties of Leaves Modify the Absorption and Scattering of Energy and Enhance Leaf Functionality, in: *Remote Sensing of Plant Biodiversity*. pp. 349–384.

Valle Ferreira, L. 2000. Effects of flooding duration on species richness, floristic composition and forest structure in river margin habitat in Amazonian blackwater floodplain forests: implications for future design of protected areas. *Biodiversity & Conservation*, 9(1), 1-14.

Vasconcelos, C. C.; Adrianzen, M. U.; Camargo, J. L. C.; Terra-Araujo, M. H. 2020. *Pouteria kossmanniae* (Sapotaceae): a new species from Central Amazonia, Brazil. *Phytotaxa*, 447(4), 265-275.

Wittmann, F.; Schöngart, J.; Montero, J.C.; Motzer, T.; Junk, W.J.; Piedade, M.T.F.; Queiroz, H.L.; Worbes, M. 2006. Tree species composition and diversity gradients in white-water forests across the Amazon Basin. *Journal of biogeography*, 33(8), 1334-1347.

Wittmann, F.; Schöngart, J.; Junk, W.J. 2010. Phytogeography, Species Diversity, Community Structure and Dynamics of Central Amazonian Floodplain Forests. In *Amazonian floodplain forests: ecophysiology, biodiversity and sustainable management* (pp. 61-102). Dordrecht: Springer Netherlands.

Wold, S.; Sjöström, M.; Eriksson, L. 2001. PLS-regression: a basic tool of chemometrics. *Chemometrics and intelligent laboratory systems*, 58(2), 109-130.

## SÍNTESE

Esta tese demonstra o avanço significativo com a tecnologia de espectroscopia VIS-NIR para validar a identificação de espécies arbóreas em campo, podendo utilizar tanto espectros de casca quanto de folhas frescas. Os resultados evidenciam que a acurácia da identificação é consistente entre os ecossistemas amazônicos, mesmo diante da elevada diversidade taxonômica. Além disso, a validação com espécies externas ao modelo local demonstra uma alternativa viável e em escala para subsidiar uma identificação precisa e de qualidade aos inventários de biodiversidade. Em um contexto em que a altíssima diversidade de espécies e a limitação de especialistas taxonômicos representam gargalos significativos para inventários florestais, os resultados evidenciam que a espectroscopia pode atuar como uma ferramenta robusta para auxiliar na identificação de espécies, aumentando a consistência e a confiabilidade dos dados coletados em campo. Esse avanço representa um passo fundamental para impulsionar recursos rumo ao desenvolvimento de bibliotecas espectrais de árvores em pé, funcionando como uma ferramenta de controle de qualidade ao reduzir e apontar os erros de identificação, com implicações diretas na pesquisa, conservação e manejo das espécies.

A capacidade de identificação confiável estabelece a base sobre a qual se constrói a compreensão ecológica das comunidades arbóreas. Nesse contexto, esta tese avança na descrição da tolerância à seca das árvores amazônicas ao investigar, de maneira integrada, como o ponto de perda de turgor (TLP) varia entre espécies e ecossistemas, e ao propor uma abordagem metodológica promissora para estimativas em escala regional. Ao combinar ecologia funcional, fisiologia vegetal e espectroscopia, este trabalho enfrenta simultaneamente dois dos principais desafios da pesquisa em florestas tropicais: as limitações logísticas de mensuração de traços-chave e os desafios da identificação precisa em campo. Os capítulos, embora pareçam distintos, se complementam na importância de apresentarmos uma identificação baseada em modelos de validação, que é a base para o uso e conservação das espécies; e o avanço no conhecimento sobre a tolerância à seca das comunidades arbóreas na Amazônia Centro-oriental.

Os resultados revelaram que a variação do TLP na Amazônia não segue um gradiente ambiental simples. Apesar dos contrastes marcantes entre terra-firme, campinarana e igapó, não há uma separação clara entre ecossistemas em termos de tolerância à seca. Em vez disso, observa-se uma ampla sobreposição de valores e uma elevada variabilidade intra e interespecífica, evidenciando que estratégias de tolerância à

seca coexistem dentro dos mesmos ambientes e não pode ser inferida apenas com base no ambiente em que ocorrem. Esse achado desafia pressupostos simplificadores amplamente utilizados na literatura e reforça a necessidade de ampliar o conhecimento sobre traços hidráulicos para compreender a vulnerabilidade das florestas tropicais. Ao mesmo tempo, esta tese demonstra que o TLP está funcionalmente integrado a um conjunto de atributos foliares, particularmente em florestas de terra-firme, onde relações consistentes com área foliar e teor de nitrogênio emergem como preditores relevantes da tolerância à seca. No entanto, a ausência de padrões consistentes em ambientes como campinarana e igapó, indicam que há outras estratégias de tolerar ou evitar o stress hídrico que poderá ser amplamente explorado.

No campo metodológico, esta tese demonstrou que a reflectância espectral de folhas frescas ou secas, não é capaz de prever TLP diretamente. No entanto, ao incorporar a dinâmica da desidratação, esta tese apresenta uma solução possível: a utilização da espectroscopia VIS–NIR para estimar parâmetros da curva pressão–volume ( $\Psi$  e RWC) e, a partir deles, reconstruir curvas P–V e inferir o TLP de forma indireta com alta acurácia. Essa abordagem representa um avanço metodológico relevante, sendo capaz de capturar processos fisiológicos dinâmicos. Ao superar as limitações logísticas das medições tradicionais, este método abre caminho para a aquisição de dados hidráulicos em maior escala, incluindo espécies raras, regiões remotas e ecossistemas historicamente subamostrados na Amazônia, como as áreas de florestas alagáveis, onde os custos e a logística se tornam difíceis para grandes amostragens.

As implicações deste trabalho são amplas. Em um cenário de intensificação do ciclo hidrológico e o aumento da frequência de eventos climáticos extremos, compreender a diversidade de estratégias hidráulicas é essencial para prever a estabilidade e o futuro das florestas tropicais. E que sua quantificação envolva os avanços metodológicos que permitam expandir rapidamente a base de dados disponível. Dessa forma, a espectroscopia contribui para a ecologia funcional, e para o monitoramento da biodiversidade em larga escala.

## **DECLARAÇÃO NO USO DE INTELIGÊNCIA ARTIFICIAL**

Conforme a portaria do CNPq nº 2.664/2026, declaro que foi utilizado inteligência artificial generativa (IAG), como o ChatGPT, para auxílio com códigos de scripts nas análises de dados e para a revisão linguística, correção gramatical e aprimoramento da fluidez do texto. Assumo total responsabilidade pela integridade de todas as informações apresentadas.

## ANEXO A – Ata da Aula de Qualificação



DIVISÃO DO CURSO  
DE PÓS-GRADUAÇÃO  
EM BOTÂNICA

UNIDADE DE PESQUISA DO

MINISTÉRIO DA  
CIÊNCIA, TECNOLOGIA,  
INOVAÇÕES E COMUNICAÇÕES

ATA DE AULA DE QUALIFICAÇÃO  
DO PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS  
BIOLÓGICAS (BOTÂNICA) DO INSTITUTO NACIONAL DE  
PESQUISAS DA AMAZÔNIA

No dia 16-03-2023, às 09:00 horas, discente **Hilana Louise Hadlich**, sob orientação de **Flávia Machado Durgante**, apresentou publicamente sua Aula de Qualificação, nível Doutorado, intitulada *Variação de caracteres funcionais e o reconhecimento de espécies arbóreas em diferentes ecossistemas da Amazônia Central*. A defesa foi presidida pela orientadora. Após a exposição pública do trabalho, o discente foi arguido oralmente pelos membros da Comissão Examinadora, que emitiram seus pareceres conforme indicado abaixo:

| Examinador                     | Parecer                                                       | Assinatura |
|--------------------------------|---------------------------------------------------------------|------------|
| Flávia Regina Capellotto Costa | <input checked="" type="checkbox"/> Aprovado<br>( ) Reprovado |            |
| Bruce Nelson                   | <input checked="" type="checkbox"/> Aprovado<br>( ) Reprovado |            |
| Silvana Nisgoski               | <input checked="" type="checkbox"/> Aprovado<br>( ) Reprovado |            |
| Luciano Pereira                | <input checked="" type="checkbox"/> Aprovado<br>( ) Reprovado |            |
| Ricardo Perdiz                 | <input checked="" type="checkbox"/> Aprovado<br>( ) Reprovado |            |
| Célio Pasquini                 | ( ) Aprovado<br>( ) Reprovado                                 |            |
| Thaiane Rodrigues Souza        | ( ) Aprovado<br>( ) Reprovado                                 |            |

Manaus (AM), 16-03-2023

OBS:

Nada mais havendo, foi lavrada a presente ata, que foi aprovada e assinada pelos membros da Comissão Examinadora, pelo orientador e pela Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Botânica do INPA.

Documento assinado digitalmente  
FLÁVIA MACHADO DURGANTE  
Data: 24/03/2023 20:06:15-0300  
Verifique em <https://validar.itl.gov.br>

Flávia Machado Durgante  
Orientador

Documento assinado digitalmente  
CHARLES EUGENE ZARTMAN  
Data: 24/03/2023 12:01:16-0300  
Verifique em <https://validar.itl.gov.br>

## ANEXO B – Ata da Defesa



DIVISÃO DO CURSO  
DE PÓS-GRADUAÇÃO  
EM BOTÂNICA

UNIDADE DE PESQUISA DO

MINISTÉRIO DA  
CIÊNCIA, TECNOLOGIA,  
INOVAÇÕES E COMUNICAÇÕES

INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (BOTÂNICA)  
ATA DE DEFESA PÚBLICA DE TESE DE DOUTORADO

No dia vinte seis de junho de dois mil e vinte seis, às 09:00 horas, discente **Hilana Louise Hadlich**, sob orientação da Dra. Flávia Machado Durgante do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) e coorientada pelo Dr. Jochen Schöngart do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Dra. Gisele Biem Mori do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) e o Dr. Luciano Pereira do Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas (IB/Unicamp), defendeu publicamente sua Tese de Doutorado intitulada **"AVALIAÇÃO DA TOLERÂNCIA À SECA E ABORDAGENS ESPECTRAIS EM DIFERENTES ECOSISTEMAS AMAZÔNICOS"**. A banca examinadora foi composta pelo Dr. Alberto Vicentini do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Dra. Julia Valentim Tavares da Universidade de Leeds – Inglaterra e o Dr. Mario Tommasiello Filho do Departamento de Ciências Florestais (LCF- da Esalq/USP), tendo como suplentes o Dr. Paulo Roberto de Lima Bittencourt da University of Exeter, Reino Unido e a Dra. Jéssica Lira da Aarhus University, Dinamarca. A defesa foi presidida pela orientadora, após a exposição pública do trabalho, a discente foi arguido oralmente pelos membros da Comissão Examinadora, que emitiram seus pareceres conforme indicado abaixo:

| Examinador                        | Parecer                       | Assinatura                                                                                                                                                                            |
|-----------------------------------|-------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Alberto Vicentini                 | (x) Aprovado<br>( ) Reprovado | Documento assinado digitalmente<br><b>ALBERTO VICENTINI</b><br>Data: 05/07/2026 12:45:43-0300<br>Verifique em <a href="https://validar.it.gov.br">https://validar.it.gov.br</a>       |
| Julia Valentim Tavares            | (x) Aprovado<br>( ) Reprovado | Documento assinado digitalmente<br><b>JULIA VALENTIM TAVARES</b><br>Data: 05/07/2026 19:37:50-0300<br>Verifique em <a href="https://validar.it.gov.br">https://validar.it.gov.br</a>  |
| Mario Tommasiello Filho           | (x) Aprovado<br>( ) Reprovado | Documento assinado digitalmente<br><b>MARIO TOMMASIELLO FILHO</b><br>Data: 05/07/2026 12:58:45-0300<br>Verifique em <a href="https://validar.it.gov.br">https://validar.it.gov.br</a> |
| Paulo Roberto de Lima Bittencourt | ( ) Aprovado<br>( ) Reprovado |                                                                                                                                                                                       |
| Jéssica Lira                      | ( ) Aprovado<br>( ) Reprovado |                                                                                                                                                                                       |

Manaus (AM), 24 de junho de 2026

OBS: Nada mais havendo, foi lavrada a presente ata, que foi aprovada e assinada pelos membros da Comissão Examinadora, pelo orientador e pela Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Botânica do INPA.

Documento assinado digitalmente  
**FLAVIA MACHADO DURGANTE**  
Data: 15/07/2026 10:58:23-0300  
Verifique em <https://validar.it.gov.br>

Flávia Machado Durgante  
Orientadora

Documento assinado digitalmente  
**CHARLES EUGENE ZARTMAN**  
Data: 15/07/2026 10:19:03-0300  
Verifique em <https://validar.it.gov.br>

Coordenador PPGBOT-INPA