

CASTANHA-DA-AMAZÔNIA

ESTUDOS SOBRE A ESPÉCIE E SUA CADEIA DE VALOR

MELHORAMENTO GENÉTICO E CULTIVO

Volume 4

OBJETIVOS DE
DESENVOLVIMENTO
SUSTENTÁVEL



Lúcia Helena de Oliveira Wadt
Julianna Fernandes Marocco
Marcelino Carneiro Guedes
Kátia Emídio da Silva

Editores Técnicos

Embrapa 50 ANOS

*Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária
Embrapa Rondônia
Ministério da Agricultura e Pecuária*

Castanha-da-amazônia

Estudos sobre a espécie e sua cadeia de valor

Melhoramento genético e cultivo
Volume 4

*Lúcia Helena de Oliveira Wadt
Julianna Fernandes Marocco
Marcelino Carneiro Guedes
Kátia Emídio da Silva*

Editores técnicos

*Embrapa
Brasília, DF
2023*

Embrapa

Parque Estação Biológica
Av. W3 Norte (final)
70770-901 Brasília, DF
www.embrapa.br
www.embrapa.br/fale-conosco/sac

Responsável pelo conteúdo e edição

Embrapa Rondônia
BR 364 Km 5,5, Caixa Postal 127
76815-800 Porto Velho, RO

Comitê Local de Publicações

Presidente

Pedro Gomes da Cruz

Secretário-executivo

Antônio Carlos Santana de Jesus

Membros

Victor Ferreira de Souza

Yara Santos Cioffi

Davi Melo de Oliveira

Maurício Reginaldo Alves dos Santos

Wilma Inês de França Araújo

Supervisão editorial

Lúcia Helena de Oliveira Wadt

Revisão de texto

Wilma Inês de Franca Araújo

Normalização bibliográfica

Marcia Maria Pereira de Souza

Foto da capa

Cássia Angela Pedrozo

Editoração eletrônica

André Luiz Garcia

1ª edição

Publicação digital (2023): PDF

Todos os direitos reservados.

A reprodução não autorizada desta publicação, no todo ou em parte, constitui violação dos direitos autorais (Lei nº 9.610).

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)

Embrapa, Superintendência de Comunicação

Castanha-da-amazônia : estudos sobre a espécie e sua cadeia de valor :
melhoramento genético e cultivo / Lúcia Helena de Oliveira Wadt, Julianna
Fernandes Marocco, Marcelino Carneiro Guedes, Kátia Emídio da Silva,
editores técnicos. – Brasília, DF: Embrapa, 2023.
v. 4 (PDF 162 p.). il. color.

ISBN 978-65-89957-93-5 v. 4.

1. Castanha-da-amazônia - Extrativismo. 2. *Bertholletia excelsa*. 3.
Bioeconomia. 4. Sociobiodiversidade. 5. Manejo. 6. Cultivo. I. Wadt, Lucia Helena
de Oliveira. II. Marocco, Julianna Fernandes. III. Guedes, Marcelino Carneiro.
IV. Silva, Kátia Emídio da. V. Embrapa Rondônia.

CDD (21. ed.) 634.575

Capítulo 5

Ecofisiologia: implicações para a silvicultura e o manejo

José Francisco de Carvalho Gonçalves; Karen Cristina Pires da Costa; Roberval Monteiro Bezerra de Lima.

Introdução

A castanheira (*Bertholletia excelsa* Bonpl.) é uma árvore ícone da Amazônia e impressiona pelas suas dimensões e arquitetura de raízes, caule e copa da planta adulta, estruturas essas que são, particularmente, importantes para aqueles que se dedicam a estudar a fisiologia e as interações bióticas e abióticas da espécie no contexto do bioma amazônico (Costa et al., 2022). Existe uma forte relação cultural, social e econômica da espécie com os povos da Amazônia, e, em se tratando de dimensionar a relevância da castanheira e o seu papel de destaque na prestação de serviços ecossistêmicos, estudos têm demonstrado sua importância ambiental (Fauset et al., 2015; Thomas et al., 2018) e a contribuição dessa espécie para esclarecer a trajetória política, social e econômica de algumas regiões da Amazônia (Andrade et al., 2019; Costa et al., 2022).

A coleta das castanhas é realizada, predominantemente, em florestas nativas, havendo evidências de que essa coleta não afeta a dinâmica populacional da espécie (Bertwell et al., 2018). Por outro lado, fatores como as mudanças climáticas, o desflorestamento e a hipótese do envelhecimento dos castanhais podem levar ao declínio natural na produção de frutos, aumentar o risco de extinção da espécie e também comprometer a disponibilidade de material genético, bem como afetar o modo de vida apoiado no extrativismo da castanha para as próximas gerações.

A exploração mais racional, por meio de técnicas silviculturais apropriadas, manejo de populações naturais e estabelecimento de plantios, é, portanto, alternativa viável para contornar esses cenários, garantindo a sustentabilidade pela exploração econômica racional e a conservação da espécie para as gerações futuras. Para ajustarmos protocolos de exploração e manejo, quer seja a exploração em florestas

naturais, quer seja em plantações florestais, é fundamental a compreensão da relação entre a castanheira e os fatores do meio ambiente no qual ela está inserida. Assim, é possível identificar quais *fatores bióticos e abióticos* determinam a sobrevivência, o crescimento e a produção de frutos e madeira pela espécie.

A relação entre as plantas e os fatores do meio em que elas estão inseridas também é objeto de estudo da *ecofisiologia*. A compreensão sobre os aspectos ecofisiológicos das plantas tem nos permitido avançar no aperfeiçoamento das técnicas de manejo e da silvicultura da castanheira em relação a espécie/genótipos e populações, uma vez que, conhecendo os processos fisiológicos e como os fatores bióticos e abióticos influenciam esses processos, torna-se possível identificar demandas por recursos e sítios mais favoráveis, nos permitindo manejar o local em que elas vivem para favorecer sua sobrevivência, seus crescimento, seu desenvolvimento e sua produção.

Considerando, então, a ecofisiologia da *B. excelsa*, estudos têm sido realizados para entender os efeitos dos fatores abióticos sobre uma diversidade de *características funcionais* da castanheira em diferentes condições de crescimento (Morais et al., 2007; Ferreira et al., 2009, 2016 Lopes et al., 2019; Schimpl et al., 2019; Costa et al., 2020). Esses estudos são cruciais e precisam ser aprofundados para compreendermos as respostas da castanheira a partir das alterações fisiológicas, bioquímicas e moleculares condicionadas por fatores abióticos (irradiância, água, CO₂ e nutrientes) e como esses fatores são capazes de impor mudanças sobre a morfologia, a anatomia, a fisiologia e o metabolismo de *B. excelsa*, bem como as implicações quanto à produção/produktividade de madeira ou frutos.

A partir da experimentação sobre a ecofisiologia, tem se identificado que a castanheira possui *plasticidade* fisiológica em relação a diferentes níveis de luz, água e nutrientes, sendo capaz de ajustar suas características morfológicas, anatômicas e fisiológicas de modo a favorecer a sobrevivência e o crescimento mesmo em condições que, do ponto de vista teórico, podem não ser ótimas para o adequado desempenho fisiológico das plantas (Costa et al., 2022). Isto é, condições de campo fora da faixa ótima de crescimento não impedem que a castanheira altere seu funcionamento e tolere níveis de estresse considerados elevados para a maioria das outras espécies arbóreas.

Essa plasticidade faz da castanheira uma espécie bastante “flexível” como opção de uso em várias condições e para várias finalidades, a exemplo do uso preferencial em plantios para recuperação de áreas degradadas na Amazônia (Ferreira et al., 2009, 2015; Costa et al., 2020, 2022). Em geral, essas áreas degradadas assim são conceituadas pelo nível de impacto a que foram submetidas e, do ponto de vista físico, são caracterizadas por apresentarem alta incidência de luz (irradiância) aliada à baixa disponibilidade de água e nutrientes, o que pode levar as plantas ao *estresse fisiológico*. Conjuntamente, essas condições sugerem que somente espécies com atributos fisiológicos bastante eficientes podem ter “sucesso” no plantio nessas áreas. Daí o efeito prático das características de plasticidade dos indivíduos de *B. excelsa*.

Conforme já mencionado, a plasticidade fisiológica da castanheira deve-se à capacidade desta espécie de tolerar e ajustar suas características morfofisiológicas às variações nos fatores do meio que podem desencadear condições estressantes. A *tolerância* a diferentes tipos de estresse, que constitui característica fisiológica importante, e a plasticidade fisiológica da castanheira têm sido observadas em pesquisas sobre a ecofisiologia da castanheira no Laboratório de Fisiologia e Bioquímica Vegetal (LFBV) do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (Inpa), ao longo de mais de quinze anos de estudos sobre essa espécie. Analisando o crescimento e desenvolvimento da castanheira sob diferentes tratamentos em condições de casa de vegetação e de campo.

Tudo considerado, seja a importância social, seja a econômica e a ambiental da castanheira-da-amazônia, bem como as peculiaridades fisiológicas que tornam essa espécie uma das mais promissoras para apoiar o desenvolvimento da silvicultura de espécies nativas da Amazônia, neste capítulo discutimos sobre os aspectos ecofisiológicos da castanheira e como esses podem direcionar o cultivo e o manejo racional da espécie. O objetivo deste capítulo foi estabelecer as conexões conceituais para entender a ecofisiologia da castanheira e projetar possibilidades sobre a silvicultura e o manejo da espécie em plantios comerciais ou nos castanhais nativos, tanto para a produção de múltiplos produtos quanto para os potenciais serviços ecossistêmicos fornecidos pela castanheira individual e coletivamente (plantios puros ou mistos) e pelos castanhais nativos em associações da castanheira com outras espécies.

Dicionário dos termos em destaque

Características funcionais são traços fenotípicos que sofrem interferência do meio. Alguns exemplos de traços funcionais são as trocas gasosas, a fluorescência da clorofila a, os teores de pigmentos foliares e de nutrientes, a área foliar etc.

Ecofisiologia vegetal é o ramo da fisiologia vegetal capaz de comparar a diversidade fisiológica com o ambiente do indivíduo e suas interações na autoecologia e nas funcionalidades dos organismos vegetais.

Estresse fisiológico é uma condição à qual a planta é submetida e que promove alterações negativas sobre suas estruturas e funções, produzindo impactos diretos sobre a produtividade primária. O estresse pode ser transitório ou permanente, dependendo do impacto (nível e tempo de exposição ao estresse) conferido pelo desvio das condições ótimas para o crescimento e o desenvolvimento da espécie.

Fatores abióticos, isto é, componentes físicos dos sistemas biológicos, são representados pelos recursos primários sem os quais não se repercute crescimento vegetal, que são os seguintes: água, luz, carbono, hidrogênio, oxigênio e outros nutrientes minerais, conhecidos como elementos essenciais.

Fatores bióticos são representados, principalmente, por interações, competições e/ou sinergismos intra e interespecíficos, com destaque para a participação de insetos e microrganismos.

Plasticidade pode ser entendida como a capacidade do organismo de alterar o fenótipo em função das mudanças que podem ocorrer na disponibilidade de recursos no meio onde habita.

Tolerância é a capacidade da espécie de suportar níveis diferenciados de estresse. As respostas de tolerância podem variar de acordo com a espécie, o estágio de crescimento e a duração da intensidade do estresse. A tolerância resulta em aclimação, no curto prazo, ou em mais longo prazo para a adaptação dos organismos às novas condições impostas pelo meio.

O ambiente da castanheira

A castanheira é uma espécie que ocorre em toda a região amazônica, desde o nível do mar até cerca de 562 m de altitude (Mori; Prance, 1990; Thomas et al., 2014; Tourne et al., 2019). A ocorrência da castanheira tem sido registrada em ambientes com temperaturas médias variando de 24,3° C a 27,2° C, precipitação total anual entre 1.400 mm e 2.800 mm e umidade relativa média anual entre 79 e 86% (Diniz; Basto, 1974). A espécie ocorre, predominantemente, em áreas de terra firme, mas também pode ocorrer em áreas alagadas (Tourne et al., 2019).

O ambiente edáfico

Os fatores edáficos, como silte, argila, macroporosidade, pH e teores de fósforo, zinco e cobre são os fatores que melhor apresentaram relação espacial com a ocorrência da castanheira (Guerreiro et al., 2017). A espécie apresenta melhor desempenho de crescimento em solos com textura argilosa a muito argilosa e seu crescimento é prejudicado em solos arenosos (Müller et al., 1995; Lima et al., 2018; Costa et al., 2022).

Os principais fatores edáficos relacionados à indução ou à inibição do crescimento da castanheira são os níveis de fósforo (P), zinco (Zn), sódio (Na), alumínio (Al), magnésio (Mg) e os teores de areia total, silte e água disponíveis (Lima et al., 2018; Costa et al., 2022). O pH do solo entre 5,5 e 6,6 favorece o aumento das taxas de crescimento em diâmetro e produção de biomassa (Costa, 2019) e o P tem sido apontado como fator determinante para a produção de frutos e o crescimento (Kainer et al., 2007; Costa et al., 2022) – Figura 1.



Foto: Viviane Maia Corrêa

Figura 1. Influência da calagem e da fertilização fosfatada sobre o crescimento de mudas de *Bertholletia excelsa* aos seis meses de idade em Manaus-AM.

Em estudo realizado com mudas de castanheira em vasos (Figura 1), foi possível verificar que os níveis adequados de P no solo estão entre 200 e 400 mg kg⁻¹ (Corrêa, 2013). Apesar dessas informações, sua parte nutricional ainda precisa ser mais bem estudada para entendermos as relações entre os elementos essenciais e o crescimento e outras características fisiológicas da espécie.

Em se tratando de crescimento, a adubação orgânica também parece exercer papel determinante sobre essa variável na castanheira (Figura 2). A castanheira em plantio em área degradada apresentou maiores taxas de crescimento sob adubação orgânica (folhas e galhos picados) quando comparado com a adubação química – 150 g de adubo mineral Ouromag® e 50 g de calcário dolomítico por planta (Ferreira et al., 2009). Os autores atribuíram as maiores taxas de crescimento da espécie ao seu melhor desempenho fotossintético quando submetida à fertilização orgânica (cobertura do solo ao redor dos indivíduos com a biomassa orgânica). A partir dessas informações, ficou constatado que o efeito da adubação/cobertura orgânica não se limitou ao fornecimento de nutrientes, pois também pode influenciar os parâmetros físicos do solo, inclusive a temperatura, e potencialmente estimular a presença da microbiota mais favorável na parte do solo que é mais influenciada pelas raízes (Primavesi et al., 2006).

Fotos: João B. S. Ferraz (Inpa) e Marciel J. Ferreira (UFAM)



Figura 2. Efeitos da adubação orgânica (A) e adubação química (B) sobre o crescimento de *Bertholletia excelsa* aos quatro anos de idade, plantada sobre área degradada em Manaus-AM.

Em condições controladas, a castanheira foi tolerante à deficiência hídrica (Schimpl et al., 2019) e foi capaz de suportar alagamento em condições de campo (Figura 3). Em experimento em condições de casa de vegetação, plantas jovens de castanheira foram submetidas à suspensão da rega (deficiência hídrica) e, ao mesmo tempo, foi monitorada a fotossíntese líquida até alcançar valores próximos a zero, condição de estresse hídrico que induziu uma série de mudanças morfológicas e fisiológicas. Mas, quando as mudas foram reidratadas, elas retomaram os indicadores funcionais

(ex.: fotossíntese) e o crescimento em tempo curto, indicando tolerância à seca e plasticidade fisiológica a diferentes condições hídricas (Schimpl et al., 2019).

Por outro lado, observações de campo realizadas em 2019, em experimento de recomposição de área de preservação permanente na cidade de Marabá-PA (*dados não publicados*), mostraram que a espécie foi capaz de suportar períodos curtos de alagamento (cinco ou sete dias contínuos), durante os quais as plantas permaneceram completamente submersas. Após o período de alagamento, a castanheira perdeu todas as folhas, porém, em poucos dias, os indivíduos lançaram novas folhas, indicando uma recuperação da planta após o estresse causado pelo alagamento (Figura 3).



Foto: Karen Cristina Pires da Costa

Figura 3. Castanheira-da-amazônia aos seis meses de idade em condição de alagamento (A) e a mesma planta após a redução dos níveis de água (B), em Marabá-PA. Os círculos vermelhos indicam os lançamentos foliares.

O ambiente de luz

Embora a castanheira sobreviva em ambientes sombreados, a exemplo do interior das florestas, local onde a quantidade de luz que chega até a superfície das folhas representa de 0,2 a 1,5% da irradiância que atinge o dossel, a espécie exibe maior desempenho funcional em ambientes com 100% de irradiância incidente nas folhas, representado pelas áreas totalmente abertas, como as áreas degradadas, Figura 4 (Lopes et al., 2019).

A capacidade da castanheira de se estabelecer tanto em ambientes sombreados quanto em ambientes a pleno sol (Figura 4) reflete, consistentemente, a flexibilidade do aparato fotossintético dessa espécie para tolerar faixas amplas de variação de luz. Contudo, a regeneração, o crescimento e a produção são favorecidos pela maior disponibilidade de luz (Scoles et al., 2014; Lopes et al., 2019; Costa et al., 2020, 2022).

Foto: Karen Cristina Pires da Costa



Figura 4. Castanheiras-da-amazônia de aproximadamente um ano de idade, sombreadas, plantadas em sistema agroflorestal em Marabá-PA (A) e em área aberta no sistema de plantio puro, em Canaã dos Carajás-PA (B).

Os maiores valores das taxas de crescimento da castanheira têm sido observados em indivíduos crescendo em áreas com porcentagem de abertura do dossel superior a 30% (Peña-Claros et al., 2002; Costa, 2015), sendo que na região de Trombetas-PA, as maiores taxas de crescimento foram observadas em áreas com 100% de abertura do dossel e as menores taxas de crescimento foram observadas em áreas com abertura do dossel igual ou inferior a 10% (Scoles et al., 2014). No entanto, as variações entre esses resultados podem ser explicadas pela maior ou menor disponibilidade dos outros fatores abióticos, ou seja, quando a disponibilidade de água e de nutrientes, ou até mesmo de fatores físicos do solo (densidade, porosidade, teor de matéria orgânica etc.), é favorável, a elevada incidência de luz, que potencialmente induziria a uma resposta negativa, pode ser compensada mediante ajustes fisiológicos da espécie.

Apesar das diferenças de crescimento, a castanheira é capaz de sobreviver em ambientes de luz diferenciados, mas os níveis de irradiância mais adequados para a sobrevivência e o crescimento da castanheira parecem estar entre 800 a 2.100 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. O nível mais moderado, de 800-1.000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, pode, no longo prazo, ser mais vantajoso (Souza et al., 2017), pois, em níveis mais elevados de irradiância, a castanheira apresenta menor eficiência fotoquímica, o que pode comprometer a fotossíntese, em particular o metabolismo dos carboidratos e, conseqüentemente, o crescimento da espécie (Lopes et al., 2019; Costa et al., 2020). Níveis de irradiância inferiores a 800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ também podem comprometer a sobrevivência dos indivíduos no médio e longo prazo (Scoles et al., 2014).

Estágios fenológicos foliares da castanheira

A descrição dos estágios fenológicos foliares é fundamental para que haja um diagnóstico correto sobre a fisiologia e o metabolismo vegetal, uma vez que essas medidas são realizadas, em geral, no nível da folha e devem ser realizadas segundo rigorosos protocolos de coleta de dados. No campo, é possível identificar ao menos quatro estágios fenológicos foliares da castanheira, que são: folhas recém-lançadas, folhas novas, folhas maduras e folhas velhas (Figura 5).

As folhas mais novas sempre ocorrem na base dos ramos (Figura 5). As folhas recém-lançadas e novas são tenras e podem ser maiores que as folhas maduras e velhas, mas isso depende do ambiente de crescimento das plantas. A principal

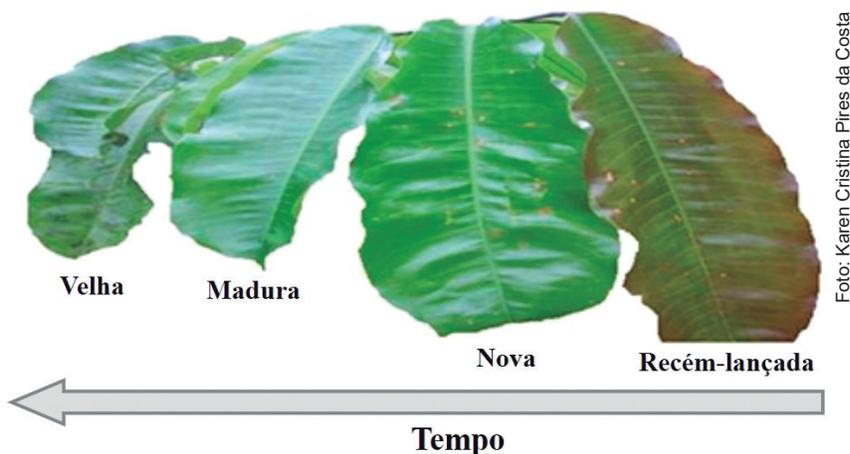


Figura 5. Estágios fenológicos foliares da castanheira-da-amazônia.

diferença entre as folhas recém-lançadas e as novas pode ser verificada na coloração, sendo que, geralmente, nas folhas recém-lançadas a coloração marrom clara é predominante (Figura 5).

A diferença entre as folhas novas e as maduras se dá, principalmente, pela textura e coloração das folhas. As folhas maduras são menos tenras que as novas e apresentam coloração verde mais intensa e brilhosa. Já em relação às folhas maduras e folhas velhas, a principal diferença é o aspecto coriáceo e a coloração verde mais opaca nas folhas mais velhas (Figura 5).

O estágio fenológico da folha exerce forte influência sobre as características funcionais, em especial nos parâmetros das trocas gasosas, em que as folhas mais novas, em geral, apresentam taxas fotossintéticas superiores às das folhas mais velhas (Figura 6A). Porém, as folhas maduras são as mais utilizadas para determinar as respostas fotossintéticas das plantas, pois são capazes de gerar balanço positivo na produção de compostos, provavelmente devido ao equilíbrio no metabolismo do carbono.

Como consequência do metabolismo foliar ao longo dos estágios fenológicos, entre as folhas da castanheira, as mais velhas apresentam área foliar específica (AFE) menor quando comparada com as folhas mais novas (Figura 6B). A AFE é uma característica funcional importante e que também pode ser utilizada para inferir sobre o estágio fenológico foliar da castanheira, como pode ser observado na Figura 6B.

Características funcionais da castanheira

O conhecimento sobre a ecofisiologia da castanheira vem sendo construído gradualmente. Dessa maneira, as informações sobre os aspectos ecofisiológicos da *Bertholletia excelsa* ainda necessitam ser consolidadas, especialmente em relação às diferentes condições e fases de crescimento das árvores. Porém, algumas pesquisas têm se destinado a investigar as principais respostas fisiológicas dessa espécie quando cultivada sob diferentes condições ambientais, por exemplo, deficiência hídrica, alta irradiância e limitações edáficas e nutricionais (Tabela 1), sendo realizadas com mudas e árvores de castanheiras em condições controladas ou de campo (Morais et al., 2007; Ferreira et al., 2009, 2015; Schimpl et al., 2019; Costa et al., 2020, 2022).

Tabela 1. Respostas ecofisiológicas de *Bertholletia excelsa* à variação na disponibilidade de irradiância, água e nutrientes. A = Fotossíntese, g_s = Condutância estomática, E = Transpiração, R_d = Respiração no escuro, AFE = Área foliar específica; Chl_{total} = Clorofilas total, Car = Carotenóides, F_v/F_M = eficiência fotoquímica do fotossistema II, EUN = Eficiência no uso do nitrogênio, EUP = eficiência no uso do fósforo, EUA = Eficiência no uso da água.

Características funcionais	Irradiância ⁽¹⁾		Água ⁽²⁾		Nutrientes ⁽³⁾	
	Folhas de sombra	Folhas de sol	Período seco	Período chuvoso	Sem fertilização	Fertilizadas
A ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	10,34	12,61	11,21	11,74	8,23	11,60
g_s ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	235,83	297,50	285,00	248,33	265,33	369,28
E ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	4,14	4,77	4,62	4,29	3,57	4,71
R_d ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	1,03	1,72	1,47	1,28	0,82	0,95
AFE ($\text{cm}^{-2} \text{g}^{-1}$)	115	95	115	95	142	150
Chl a/Chl b	2,92	3,05	2,88	3,08	3,46	3,29
Chl_{total}/Car	2,83	2,65	2,72	2,77	3,07	2,50
F_v/F_M	0,82	0,78	0,81	0,80	0,74	0,76
EUN $\mu\text{mol mol}^{-1}$	0,56	0,70	0,61	0,66	0,66	0,62
EUP $\mu\text{mol mol}^{-1}$	11,02	14,45	10,83	14,64	9,27	10,30
EUA $\mu\text{mol mmol}^{-1}$	2,63	2,69	2,53	2,79	2,28	2,50

⁽¹⁾ Médias calculadas a partir dos trabalhos de Morais et al. (2007) e Ferreira et al. (2009).

⁽²⁾ Médias calculadas a partir dos trabalhos de Ferreira (2013) e Morais et al. (2007).

⁽³⁾ Médias calculadas a partir dos trabalhos de Ferreira et al. (2009), Gomes (2012) e Corrêa (2013).

Na literatura, é possível encontrar valores de fotossíntese para castanheira que, em geral, variam dentro de uma faixa mais ampla de 0,5 a 15 $\mu\text{mol m}^{-1} \text{s}^{-1}$ sob diferentes condições de tratamento ou de crescimento (Morais et al., 2007; Ferreira et al., 2009, 2015; Schimpl et al., 2019; Lopes et al., 2019; Costa et al., 2020). Mas, quase sempre, os valores apresentados na Figura 7 representam o comportamento fotossintético mais comum para a espécie. Os menores valores foram observados em mudas sombreadas, enquanto os maiores valores foram observados em plantas adultas expostas à luz solar direta (Ferreira et al., 2015, 2016; Lopes et al., 2019; Costa et al., 2020, 2022).

As taxas de respiração no escuro encontradas para a castanheira têm variado de 0,12 a 2,9 $\mu\text{mol m}^{-1} \text{s}^{-1}$ (Morais et al., 2007; Ferreira et al., 2009, 2015; Schimpl et al., 2019; Lopes et al., 2019). A amplitude de valores encontrados para a condutância estomática e a transpiração têm sido de 0,02 a 0,59 $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e de 0,57 a

6,5 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente (Morais et al., 2007; Ferreira et al., 2009, 2015; Schimpl et al., 2019; Lopes et al., 2019; Costa et al., 2022).

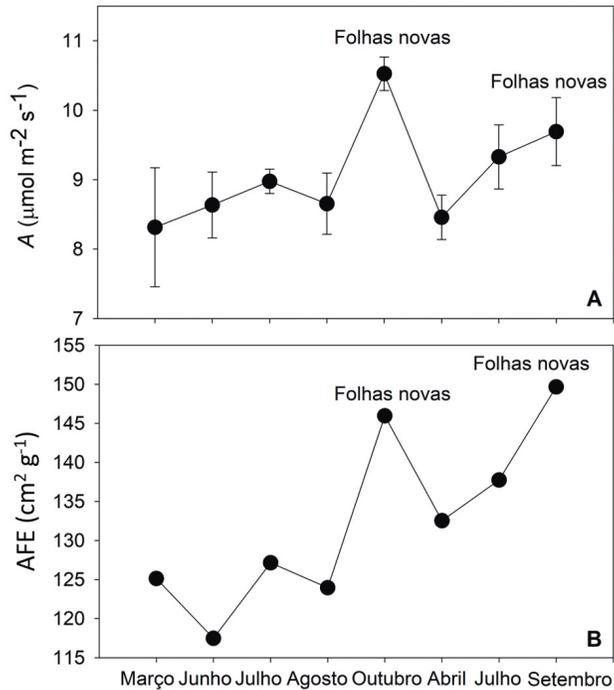


Figura 6. Influência do estágio fenológico foliar sobre a fotossíntese (A) e a área foliar específica (B) de árvores de *Bertholletia excelsaem* plantio de dezenove anos localizado em Itacoatiara-AM.

Fonte: Costa (2019).

Uma curva típica de fotossíntese em resposta à irradiância de plantas de castanheira (Figura 7) pode apresentar um ponto de compensação de luz variando de 2,11 a 71 $\mu\text{mol m}^{-1} \text{s}^{-1}$, ponto de saturação variando de 190 a 1032 $\mu\text{mol m}^{-1} \text{s}^{-1}$ e eficiência quântica entre 0,026 e 0,12 $\mu\text{mol m}^{-1} \text{s}^{-1}$ (Corrêa, 2013; Ferreira et al., 2015; Lopes et al., 2019; Costa et al., 2022). Esses valores podem variar de acordo com o ambiente de luz, a disponibilidade de água, a fertilidade do solo e a idade das folhas. As consequências e os desdobramentos dos valores das taxas de fotossíntese poderão ser melhor entendidos em várias partes deste capítulo a partir das discussões sobre os componentes do aparato fotossintético ou por processos fisiológicos relacionados como a fluorescência da clorofila *a*.

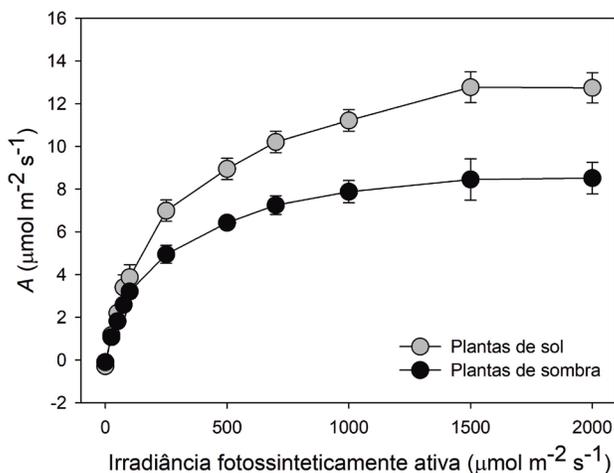


Figura 7. Curva de fotossíntese em resposta à irradiância de mudas de castanheira-da-amazônia de 2 anos de idade em diferentes ambientes de luz em Manaus-AM.

Fonte: Lopes et al. (2019).

A fluorescência da clorofila *a*, mais especificamente medida pela eficiência fotoquímica do fotossistema II, é definida como a razão entre a fluorescência variável e a fluorescência máxima (F_v/F_M), e ocorre na membrana do tilacoide no cloroplasto. Em geral, evidencia um dreno de elétrons para finalidade que não apresentará ganho energético, representado pela redução dos valores de F_v/F_M para a fotossíntese, isto é, não resultará na produção de NADPH e ATP (Strasser et al., 2004).

A redução dos valores de F_v/F_M , por sua vez, ocorre quando as plantas estão sob alguma condição de estresse, como a que pode ser observada na Figura 8, em que folhas aclimatadas a sombra, quando submetidas a uma condição de maior incidência de luz, aumentam a perda de energia na forma de calor ou fluorescência e reduzem a quantidade de energia direcionada para o processo fotoquímico podendo causar a fotoinibição (Strasser et al., 2004; Kalaji et al., 2018).

A fotoinibição é definida como um complexo conjunto de processos moleculares que promovem a inibição de fotossíntese em situações de excesso de luz e ocorre quando a quantidade de energia captada pelo aparato fotossintético é maior do que a planta necessita para o desempenho dos seus processos funcionais (Strasser et al., 2004). Esse excedente de energia pode causar danos irreversíveis ao aparato

fotossintético, de modo a resultar na redução do desempenho fotoquímico, o que pode levar a perdas de crescimento e mortalidade da planta (Strasser et al., 2004).

Para a castanheira é verificada uma amplitude de variação não muito grande da razão F_v/F_m , com valores da ordem de 0,58 a 0,85, sendo os menores valores encontrados em plantas a pleno sol e em solos pobres em nutrientes, enquanto os maiores valores foram encontrados em plantas jovens sob adubação fosfatada (Ferreira et al., 2009, 2015; Corrêa, 2013; Souza et al., 2017; Schimpl et al., 2019; Lopes et al., 2019; Costa et al., 2020). Para castanheira, o que tem sido verificado é que, embora fatores de estresse possam causar redução da razão F_v/F_m , na maioria dos casos isso não implica redução das taxas fotossintéticas (Costa, 2019; Costa et al., 2022).

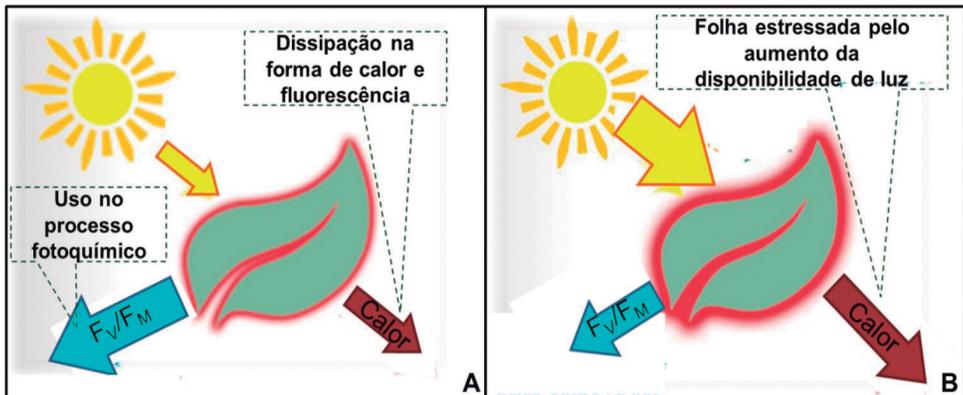


Figura 8. Esquema ilustrativo do fluxo de elétrons em membranas cloroplásticas (tilacoide), com destaque para a fluorescência da clorofila a.

Fonte: Costa (2015).

Nutrição mineral

As concentrações de nutrientes nas folhas da castanheira com diferentes idades ou em diferentes condições de crescimento e locais de plantios na região amazônica apresentam pequenas variações (Tabela 2). Valores mais altos são observados em plantas jovens, em casa de vegetação, e valores mais baixos, em plantios sobre áreas degradadas (Tabela 2). Em geral, a ordem da concentração de nutrientes nas folhas da castanheira é: N (18 g kg^{-1}) > Ca (7 g kg^{-1}) > K (5 g kg^{-1}) > Mg (2 g kg^{-1}) > P (1 g kg^{-1}) > Mn (102 mg kg^{-1}) > Fe (68 mg kg^{-1}) > Zn (28 g kg^{-1}).

Tabela 2. Teores de nutrientes foliares em castanheiras-da-amazônia em diferentes idades, sistemas de plantio e localidades na região da Amazônia.

Condição de crescimento	N	P	K	Ca	Mg	Fe	Zn	Mn
	----- g kg ⁻¹ -----				----- mg kg ⁻¹ -----			
Plantio puro, 8 anos	17,5	0,7	6,2	4,3	2,4	57,5	25,7	94,5
Casa de vegetação, 9 meses	20,2	1,1	5,5	4,2	1,5	39,3	36,7	52,9
Plantio clonal (606)	19,2	1,0	5,7	5,6	2,1	64,2	29,0	107,4
Plantio clonal (609)	19,7	0,9	4,4	8,4	2,2	67,4	29,2	134,5
Plantio clonal (ARU)	18,8	1,0	4,7	6,1	2,3	66,2	30,1	99,9
Plantio clonal (Manuel Pedro)	19,0	1,0	4,8	6,3	2,6	70,3	28,5	124,1
Plantio clonal (Santa Fé)	19,3	1,0	4,4	7,8	2,6	68,7	30,2	149,2
Plantio de RAD, 1 ano	10,7	1,2	3,1	11,1	2,4	119,6	19,6	32,6
Plantio misto, 10 anos	18,5	0,7	4,1	8,8	2,7	62,3	28,2	123,2
Sistema agroflorestal, 7 anos	19,4	1,1	7,0	9,5	2,7	-	-	-
Plantio puro, 17 anos	17,2	0,9	3,6	5,5	2,5	97,1	20,5	95,2
Plantio puro, 12 anos ⁸	17,1	0,7	4,6	5,6	3,7	36,6	18,9	62,4
Plantio puro, 29 anos	19,3	1,1	8,4	5,2	2,7	46,4	18,7	32,4

Fonte: Costa et al. (2022).

A castanheira possui alta taxa de reabsorção de nutrientes das folhas senescentes, especialmente fósforo (P) e potássio (K) (Costa, 2019). A eficiência de reabsorção de nutrientes pela espécie ocorre na seguinte ordem: P = K > N > Mg > Ca (Costa, 2019). Em relação à eficiência de reabsorção no uso do P, verifica-se que a espécie reabsorve cerca de 60% do P das folhas senescentes, e isso pode significar que 40% desse P pode, então, ser transportado para o solo via serrapilheria (Costa, 2019). Adicionalmente, foi observado que os teores de nutrientes em folhas maduras de

castanheira não são bons indicadores da fertilidade dos solos e que as raízes finas e as folhas mais velhas parecem ser os melhores indicadores (Costa, 2019).

Anatomia e morfologia de folhas e raízes finas

As folhas da castanheira são do tipo hipoestomáticas, apresentando estômatos apenas na parte inferior das folhas (epiderme abaxial do limbo), e com características de folhas mesofíticas. Os estômatos observados nas folhas da castanheira, de acordo com o formato e o arranjo das células, são classificados como anomocítico, pois cada estômato está envolvido por um número variável de células que não diferem em formato e tamanho das demais células epidérmicas subsidiárias (Figura 9).

Fotos: Karen Cristina Pires da Costa

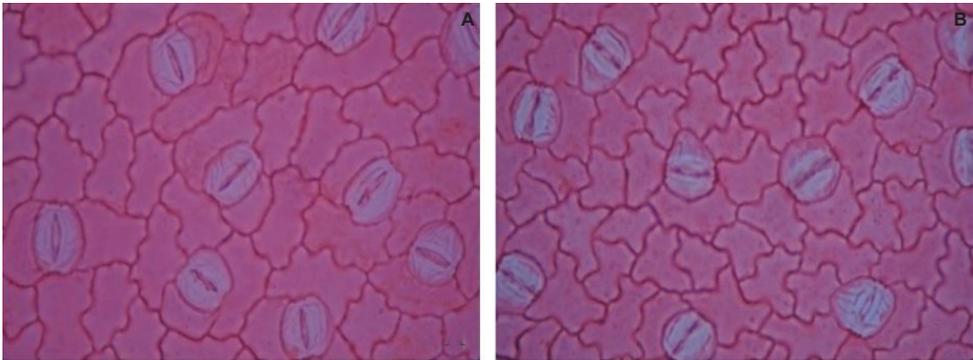


Figura 9. Fotomicrografias paradérmicas do limbo foliar de *Bertholletia excelsa* submetidas a diferentes regimes hídricos. A = Irrigada; e B = Não irrigada (40 x 2).

A redução da disponibilidade de água impacta a morfoanatomia da castanheira. Mudanças de castanheira submetidas a tratamento de supressão de irrigação exibiram reduções da espessura da epiderme adaxial, do parênquima paliçádico, do parênquima lacunoso e da epiderme abaxial (Schimpl et al., 2019).

A disponibilidade de luz também influencia a morfoanatomia de folhas da castanheira. Folhas de castanheira em ambientes sombreados diminuem a espessura dos parênquimas, como pode ser verificado na Figura 10A, na qual se observa um discreto aumento do parênquima paliçádico nas plantas expostas a pleno sol quando comparada com a planta sombreada (Figura 10B).

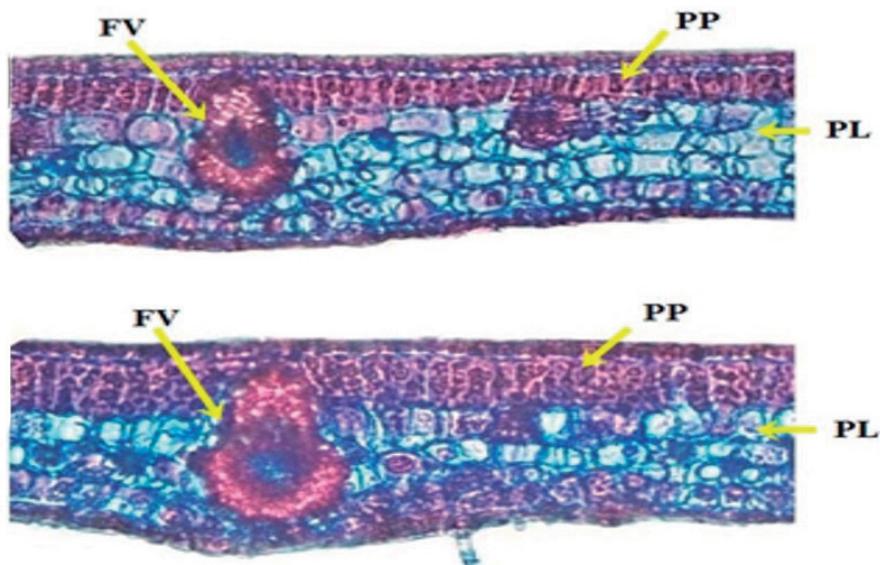


Foto: Karen Cristina Pires da Costa

Figura 10. Cortes transversais de folhas de castanheiras-da-amazônia submetidas ao sombreamento (10A) e a pleno sol (10B). PP – Parênquima paliçádico; PL – Parênquima lacunoso; e FV – Feixe vascular.

A AF da castanheira varia de 74,8 a 400 cm² e a AFE varia de 91,3 a aproximadamente 200 cm² g⁻¹ em plantas com diferentes idades e em diferentes condições de sítio (Ferreira et al., 2009, 2015; Corrêa, 2013; Souza et al., 2017; Schimpl et al., 2019; Lopes et al., 2019; Costa et al., 2020). Mudanças nos valores de AF, em geral, ocorrem devido a mudanças no ambiente de luz e devido a diferenças na fertilidade do solo (Costa, 2019). Por outro lado, mudanças nos valores de AFE têm sido observadas a partir de mudanças no ambiente de luz e da disponibilidade de água no sítio e menos por mudanças na fertilidade dos solos (Costa, 2019).

A morfologia das raízes da castanheira é fortemente influenciada pela disponibilidade de água e de nutrientes (Costa, 2019). As raízes da castanheira em solos pobres em fósforo são mais finas e, em geral, em maior quantidade (Figura 11). Esses aspectos favorecem a aquisição e o uso de nutrientes. Esses resultados refletem a importância da adubação fosfatada, principalmente as alterações morfológicas dos principais órgãos de captação e absorção de nutrientes, que são as raízes finas.



Figura 11. Aspecto visual de raízes de mudas da castanha-da-amazônia aos seis meses de idade, sem adubação (11A) e adubadas com fósforo (11B).

Tolerância aos fatores de estresse

A castanheira demonstra tolerância a diferentes tipos de estresse (Lopes et al., 2019; Schimpl et al., 2019; Costa et al., 2020, 2022). Embora as pesquisas sejam mais direcionadas para o estresse abiótico e a potencial plasticidade da espécie, evidências sugerem que a castanheira também apresenta tolerância a estresses bióticos, uma vez que há um número reduzido de relatos de microrganismos que atacam a castanheira, e nesses relatos se destaca, em geral, que não ocorre o comprometimento da sobrevivência e produtividade da espécie (Andrade et al., 1984).

A castanheira possui tolerância à alta irradiância e isso tem sido constatado a partir das pequenas reduções nos valores de eficiência fotoquímica (F_v/F_M) e também devido

à capacidade de rápida recuperação dos valores de F_v/F_M a níveis considerados ótimos, mesmo após um evento de estresse por alta irradiância (Lopes et al., 2019; Costa et al., 2020). Essa característica parece ser conferida, principalmente, pela capacidade da espécie de eliminar o excesso de energia na forma de calor e também pela redução da área foliar e da concentração de clorofilas que diminuem a capacidade de captação de irradiância pelas plantas (Lopes et al., 2019; Costa et al., 2020). Adicionalmente, a manutenção de concentrações altas de ferro nas folhas da castanheira sob alta irradiância parece ser fundamental para a manutenção da taxa de transporte de elétrons e, assim, evitar a fotoinibição (Costa et al., 2020).

Com relação ao estresse hídrico, a tolerância da castanheira à seca parece ser conferida pelas mudanças morfológicas em nível de folha e de raiz, refletidas na redução da área foliar e no aumento do comprimento das raízes, que resulta em menor área de transpiração e maior capacidade de captação de água (Schimpl et al., 2019). Adicionalmente, foi observado que plantas de castanheiras submetidas a estresse hídrico aumentam a concentração de osmorreguladores nas folhas, como as prolinas, os carboidratos e o potássio (Costa, 2019).

Quanto à tolerância ao estresse pela baixa disponibilidade de nutrientes, há necessidade de maiores investigações para se entender quais mecanismos conferem essa capacidade à espécie, mas alguns estudos (Côrrea, 2013; Costa et al., 2020) têm demonstrado que, em condições de baixa fertilidade dos solos, ocorrem mudanças no sistema radicular e nos mecanismos fisiológicos que favorecem tanto a captação quanto o aumento da eficiência no uso do nutriente mais limitante (Costa, 2019).

Plasticidade e eficiência no uso de recursos

A castanheira possui plasticidade adaptativa em resposta à disponibilidade de luz, água e nutrientes (Corrêa, 2013; Lopes et al., 2019; Costa et al., 2020, 2022). Essa característica se deve à capacidade dessa espécie de desenvolver estratégias que representam vantagem adaptativa às mudanças na disponibilidade de fatores como luz, água e nutrientes no ambiente de crescimento e à capacidade da espécie de recuperação do estresse em curto período (ex.: dinâmica dos valores de F_v/F_M , retomada da fotossíntese após reidratação, ampla faixa de utilização de nutrientes).

As características funcionais que mais contribuem para explicar a plasticidade fotossintética da castanheira à irradiância são a área foliar específica, a relação F_v/F_M , a respiração no escuro, a condutância estomática e a concentração de

carboidratos nas folhas (Lopes et al., 2019). Além dessas características, aspectos morfológicos de folhas e raízes finas, bem como a alocação de biomassa na planta também ajudam a explicar a plasticidade da castanheira a fatores edáficos como a disponibilidade de fósforo, o pH do solo e a disponibilidade de água (Côrrea, 2013; Schimpl et al., 2019; Costa et al., 2020).

A eficiência no uso de recursos é uma característica funcional determinante para o estabelecimento e o crescimento das plantas. A castanheira possui a capacidade de alterar a eficiência no uso de água, luz e nutrientes conforme a disponibilidade desses recursos no meio. O que tem sido observado é que quando a água, a luz ou os nutrientes se tornam limitante, a castanheira aumenta a eficiência fotossintética no uso desses recursos (Ferreira et al., 2009; Lopes et al., 2019; Schimpl et al., 2019; Costa et al., 2022), porém os mecanismos associados a essas alterações ainda necessitam ser mais bem investigados.

A ecofisiologia da castanheira e suas implicações para o cultivo e o manejo

Considerando os aspectos ecofisiológicos da castanheira, pode-se inferir que a espécie apresenta perfil fisiológico para ser utilizada em diversos empreendimentos de base florestal, devido à alta plasticidade foliar em resposta a fatores abióticos e bióticos e também devido à sua capacidade de tolerar estresses causados por irradiância, água, luz e nutrientes. A castanheira pode ser plantada em áreas com alta disponibilidade de luz, como a pleno sol e em áreas degradadas, onde há uma baixa disponibilidade de água e nutrientes. Portanto, a tolerância da castanheira a esses impactos do ambiente e as suas respostas fisiológicas, que dão suporte à manutenção da produção (madeira ou castanhas), mesmo em condições menos favoráveis, elevam a espécie a um patamar de destaque na silvicultura do trópico úmido.

Conforme Melo (2000, p. 2),

O futuro da castanha-da-amazônia como uma cultura pode ser vista de três maneiras: 1^a) Como um produto extrativo; 2^a) Como um componente manejável de agrofloresta/floresta; e 3^a) Como uma cultura moderna de plantações em monocultura. A primeira opção pode ajudar a conservar a floresta tropical e as culturas de seus habitantes, tais como os ameríndios e os caboclos. A segunda opção pode enriquecer áreas desmatadas e prover uma capitalização a longo termo para seus donos. A última opção é para os investimentos já capitalizados, podendo ser limitada, futuramente, pelo ataque de pragas e doenças.

Para atingir essas potencialidades, no entanto, muito ainda é preciso ser feito, em termos científicos, para chegar a um entendimento mais completo sobre o comportamento funcional da castanheira, considerando-se o contexto das diferenças marcantes nos ambientes de crescimento especificados pelos sistemas de cultivo. Além disso, registramos que esses sistemas de cultivo não são excludentes. Deve-se usá-los de forma tecnicamente correta, observando ainda que os avanços nos plantios não representam passagem livre para aberturas de novas áreas, mas, sim, a oportunidade de reinserção de áreas degradadas e/ou de baixa produção em áreas produtivas, seguindo os modelos de sustentabilidade.

A castanheira também pode ser plantada em áreas com disponibilidade variável de irradiância ao longo do tempo, como aquelas que ocorrem em plantios de enriquecimento, e também em locais mais sombreados, como em sistemas agroflorestais. Porém, é importante ressaltar que a espécie apresenta melhor desempenho fisiológico em áreas onde há maior disponibilidade de luz. Isso considerado, também se verifica viabilidade para indicar que sejam inseridas castanheiras em sistemas de consórcio, preferencialmente nos anos iniciais de implantação e estabelecimento das culturas.

Práticas de adubação são recomendadas e devem ser adotadas, particularmente na instalação dos plantios em áreas degradadas, com o intuito de aumentar a produtividade tanto de madeira quanto de frutos, e especial atenção deve ser dada à disponibilidade de fósforo no solo. Esse elemento parece exercer papel fundamental sobre o crescimento e a produtividade da espécie.

A respeito do plantio da espécie em áreas que sofrem com alagamentos periódicos, embora resultados preliminares mostrem que a espécie é capaz de sobreviver à essa situação, há necessidade de maiores investigações, com o objetivo de verificar se o uso da espécie é viável, do ponto de vista econômico, para plantios em áreas que são alagadas periodicamente.

Considerações finais e perspectivas

Os estudos ecofisiológicos podem contribuir significativamente para aperfeiçoar técnicas silviculturais e de manejo da castanheira. Vários exemplos relacionados ao comportamento dessa espécie crescendo em condições controladas (casa de vegetação e/ou viveiro), assim como no campo, seja em plantios, seja em castanhais nativos, confirmam a plasticidade funcional da espécie. Características fisiológicas

da castanheira dão margem para flexibilizar e adequar práticas silviculturais, para manejar diferentes sistemas de plantios. Porém, muito ainda precisa ser estudado sobre os aspectos fisiológicos da castanheira, particularmente no que se refere à fisiologia da produção, alocação e estoque de carbono, além do metabolismo da espécie. Por isso, destaca-se a necessidade de estudos bioquímicos e moleculares complementares aos estudos ecofisiológicos. Esse esforço científico é importante para entender a diversidade de respostas, estratégias e mecanismos desenvolvidos pela castanheira durante situações de estresse ou mesmo quando cultivada em condições ideais, com vistas à seleção de clones mais produtivos. Portanto, entender a fisiologia e o metabolismo da castanheira, com a intenção de se obter alto rendimento funcional dos indivíduos no campo, ainda precisa de mais experimentação e mais estudos visando aprofundar os conhecimentos atuais.

Diante do que foi apresentado neste capítulo, a partir de resultados ecofisiológicos e silviculturais já realizados para a castanheira, assim como apontadas as principais lacunas, acredita-se que em um futuro próximo será uma realidade o aperfeiçoamento dos plantios da castanheira. Além disso, será possível oferecer maior suporte técnico aos programas de melhoramento, florestamento e reflorestamento desta espécie na Amazônia. Portanto, estes conhecimentos trarão importantes contribuições para a restauração de áreas degradadas, plantios de produção de alto desempenho (madeira ou frutos) e também para a sustentabilidade dos castanhais nativos. O fato é que os estudos ecofisiológicos da castanheira são imprescindíveis para diagnosticar limitações e promover intervenções técnicas em diferentes condições de cultivo e período dos ciclos de vida/produção desta icônica espécie florestal da Amazônia.

Referências

- ANDRADE, J. D. de; CARDOSO, J. E. Caracterização de uma doença fúngica na castanha-do-brasil (*Bertholletia excelsa* H.B.K.). **Acta Amazonica**, v. 14, n. 1-2, p. 3-8, 1984. DOI: <https://doi.org/10.1590/1809-43921984142008>.
- ANDRADE, V. L. C.; FLORES, B. M.; LEVIS, C.; CLEMENTE, C. R.; ROBERTS, P.; SCHONGART, J. Growth rings of Brazil nut trees (*Bertholletia excelsa*) as a living record of historical human disturbance in Central Amazonia. **PLoS ONE**, v. 14, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0214128>.
- BERTWELL, T. D.; KAINER, K. A.; CROPPER JUNIOR, W. P.; STAUDHAMMER, C. L.; WADT, L. H. de O. Are Brazil nut populations threatened by fruit harvest? **Biotropica**, v. 50, n. 1, p. 50-59, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1111/btp.12505>.
- CORRÊA, M. V. **Crescimento, aspectos nutricionais e fotossintéticos de plantas jovens de *Bertholletia excelsa* H. B. submetidas à diferentes tratamentos de fertilização**. 2013. 65 f.

Dissertação (Mestrado em Ciências de Florestas Tropicais) – Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus.

COSTA, K. C. P. da. **Características ecofisiológicas e crescimento de *Bertholletia excelsa* Bonpl. em plantio florestal submetido ao desbaste**. 2015. 49 f. Dissertação (Mestrado em Ciências de Florestas Tropicais) – Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus.

COSTA, K. C. P. **Ecophysiology and growth of *Bertholletia excelsa* Bonpl. in response to thinning, liming and phosphorus addition**. 2019. 120 f. Tese (Doutorado em Ciências de Florestas Tropicais) – Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus.

COSTA, K. C. P.; JAQUETTI, R. K.; GONCALVES, J. F. C. Chlorophyll a fluorescence of *Bertholletia excelsa* Bonpl. plantations under thinning, liming, and phosphorus fertilization. **Photosynthetica**, v. 58, p. 138-145, 2020. DOI: 10.32615/ps.2019.146.

COSTA, K. C. P.; GONÇALVES, J. F. C.; GONÇALVES, A. L.; NINA JUNIOR, A. da R.; JAQUETTI, R. K.; SOUZA, V. F. de; CARVALHO, J. C. de; FERNANDES, A. V.; RODRIGUES, J. K.; NASCIMENTO, G. de O.; WADT, L. H. de O.; KAINER, K. A.; LIMA, R. M. B. de; SCHIMPL, F. C.; SOUZA, J. P. de; OLIVEIRA, S. S. de; MILÉO, H. T. da S.; SOUZA, D. P.; SILVA, A. C. L. da; NASCIMENTO, H. M. I.; MAIA, J. M. F.; LOBO, F. de A.; MAZZAFERA, P.; RAMOS, M. V.; KOOLEN, H. H. F.; MORAIS, R. R. de; MARTINS, K.; LEAL FILHO, N.; NASCIMENTO, H. E. M.; GONÇALVES, K. D.; KRAMER, Y. V.; MARTINS, G. A.; RODRIGUES, M. O. Advances in Brazil Nut Tree Ecophysiology: Linking Abiotic Factors to Tree Growth and Fruit Production. **Current Forestry Reports**, v. 8, n. 1, p. 90-110, Mar. 2022. DOI: <https://doi.org/10.1007/s40725-022-00158-x>.

DINIZ, T. D. A.; BASTO, T. X. Contribuição ao conhecimento do clima típico da castanheira do Brasil. **Boletim Técnico do Ipean**, v. 64, p. 59-71, 1974.

FAUSET, S.; JOHNSON, M. O.; GLOOR, M.; BAKER, T. R.; MONTEAGUDO, M. A.; BRIENEN, R. J. W.; FELDPAUSCH, T. R.; LOPEZ-GONZALEZ, G.; MALHI, Y.; STEEGE, H. T.; PITMAN, N. C. A.; BARALOTO, C.; ENGEL, J.; PÉTRONELLI, P.; ANDRADE, A.; CAMARGO, J. L. C.; LAURANCE, S. G. W.; LAURANCE, W. F.; CHAVE, J.; ALLIE, E.; VARGAS, P. N.; TERBORGH, J. W.; RUOKOLAINEN, K.; SILVEIRA, M.; PHILLIPS, L. O. Hyperdominance in Amazonian Forest carbon cycling. **Nature Communications**, v. 6, Article number 6857, Apr. 2015. DOI: <https://doi.org/10.1038/ncomms7857>.

FERREIRA, M. J.; GONÇALVES, J. F. C.; FERRAZ, J. B. S. Photosynthetic parameters of young Brazil nut (*Bertholletia excelsa* H. B.) plants subjected to fertilization in a degraded area in Central Amazonia. **Photosynthetica**, v. 47, p. 616-620, Feb. 2009. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11099-009-0088-2>.

FERREIRA, M. J.; GONÇALVES, J. F. C.; FERRAZ, J. B. S. Crescimento e eficiência do uso da água de plantas jovens de castanheira-da-amazônia em área degradada e submetidas à adubação [Growth and water use efficiency of young Brazil nut plants on degraded area subjected to fertilization]. **Ciência Florestal**, v. 22, n. 2, p. 393-401, abr./ jun. 2012. DOI: <https://doi.org/10.5902/198050985747>

FERREIRA, M. J.; GONÇALVES, J. F. de C.; FERRAZ, J. B. S.; CORRÊA, V. M. Características nutricionais de plantas jovens de *Bertholletia excelsa* Bonpl. sob tratamentos de fertilização em área degradada na Amazônia. **Scientia Forestalis**, v. 43, n. 108, p. 863-872, dez. 2015. DOI: <https://doi.org/10.18671/scifor.v43n108.11>.

FERREIRA, M. J.; GONÇALVES, J. F. de C.; FERRAS, J. B. S.; SANTOS JUNIOR, U. M. dos; RENNENBERG, H. Clonal variation in photosynthesis, foliar nutrient concentrations, and photosynthetic nutrient use efficiency in a Brazil Nut (*Bertholletia excelsa*) plantation. **Forest Science**, v. 62, n. 3, p. 323-332, 2016. DOI: <https://doi.org/10.5849/forsci.15-068>.

GUERREIRO, Q. L. de M.; OLIVEIRA JUNIOR, R. C. de; SANTOS, G. R. dos; RUIVO, M. de L. P.; BELDINI, T. P.; CARVALHO, E. J. M.; SILVA, K. E. da; GUEDES, M. C.; SANTOS, P. R. B. Spatial variability of soil physical and chemical aspects in a Brazil nut tree stand in the Brazilian Amazon. **African Journal of Agricultural Research**, v. 12, n. 4, p. 237-250, Jan. 2017. DOI: 10.5897/AJAR2016.11766.

KAINER, K. A.; WADT, L. H. O.; STAUDHAMMER, C. L. Explaining variation in Brazil nut fruit production. **Forest Ecology and Management**, v. 250, n. 3, p. 244-255, Oct. 2007. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.05.024>.

KALAJI, H. M.; BABA, W.; GEDIGA, K.; GOLTSEV, V.; SAMBORSKA, I. A.; CETNER, M. D.; DIMITROVA, S.; PISZCZ, U.; BIELECKI, K.; KARMOWKA, K.; DANKOV, K.; KOMPALA-BABA, A. Chlorophyll fluorescence as a tool for nutrient status identification in rapeseed plants. **Photosynthesis Research**, v. 136, p. 329-343, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11120-017-0467-7>.

LIMA, R. M. B.; HIGA, A. R.; SOUZA, C. R. de. **Influência dos fatores edáficos no crescimento da *Bertholletia excelsa* na Amazônia**. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE SISTEMAS AGROFLORESTAIS, 5., 2004, Curitiba. SAFs: desenvolvimento com proteção ambiental: anais. Colombo: Embrapa Florestas, 2004. (Embrapa Florestas. Documentos, 98). Disponível em: <http://www.alice.cnptia.embrapa.br/alice/handle/doc/674497>. Acesso em: 20 abr. 2021.

LOPES, J. S. de; COSTA, K. C. P. da; FERNANDES, V. S.; GONÇALVES, J. F. de C. Functional traits associated to photosynthetic plasticity of young Brazil nut (*Bertholletia excelsa*) plants. **Flora**, v. 258, Article number 151446, Sept. 2019. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.flora.2019.151446>.

MELO, R. **Castanha da Amazônia/estudos de produção e mercado**. [Manaus]: COIAB: CIPC, 2000. 58 p. Disponível em: <https://acervo.socioambiental.org/sites/default/files/documents/M6D00044.pdf>. Acesso em: 21 abr. 2021.

MORAIS, R. R. de; GONÇALVES, J. F. de C.; SANTOR JÚNIOR, U. M. dos; DUNISCH, O.; SANATOS, A. L. W. dos. Chloroplastid pigment contents and chlorophyll *a* fluorescence in Amazon tropical tree species. **Revista Árvore**, v. 31, p. 959-966, 2007. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0100-67622007000500020>.

MORI, S. A.; PRANCE, G. T. Taxonomy, ecology, and economic botany of the Brazil nut (*Bertholletia excelsa* Humb. & Bonpl.: Lecythidaceae). **Advances in Economic Botany**, v. 8, p. 130-150, 1990.

MÜLLER, C. H. FIGUEIRERO, F. J. C.; KATO, A. K.; CARVALHO, J. E. U. de; STEINE, R. L. B.; SILVA, A. de B. **A cultura da castanha-do-brasil**. Brasília, DF: EMBRAPA-SPI, 1995. 65 p. Disponível em: <http://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/infoteca/handle/doc/115003>. Acesso em: 21 jul. 2021.

PEÑA-CLAROS, M.; BOOT, R. G. A.; DORADO-LORA, J.; ZONTA, A. Enrichment planting of *Bertholletia excelsa* in secondary forest in the Bolivian Amazon: Effect of Cutting line width on survival, growth and Crown traits. **Forest Ecology and Management**, v. 161, p. 159-168, May 2002. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00491-1](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00491-1).

PRIMAVESI, A. **Manejo ecológico do solo**. 18. ed. São Paulo: Nobel, 2006.

SCHIMPL, F. C.; FERREIRA, M. J. F.; JAQUETTI, R. K.; MARTINS, S. C. V.; GOANÇALVES, J. F. de C. Physiological responses of young Brazil nut (*Bertholletia excelsa*) plants to drought stress and subsequent rewatering. **Flora**, v. 252, p. 10-17, Mar. 2019. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.flora.2019.02.001>.

SCOLES, R.; KLEIN, G. N.; GRIBEL, R. Crescimento e sobrevivência de castanheira (*Bertholletia excelsa* Bonpl.) plantada em diferentes condições de luminosidade após seis anos de plantio na região do rio Trombetas, Oriximiná, Pará. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi - Ciências Naturais**, v. 9, n. 2, p. 321-336, maio/ago. 2014. DOI: <https://doi.org/10.46357/bcnaturais.v9i2.528>.

SOUZA, C. S. C. R.; SANTOS, V. A. H. F. dos; FERREIRA, M. J.; GONÇALVES, J. F. de C. Biomassa, crescimento e respostas ecofisiológicas de plantas jovens de *Bertholletia excelsa* Bonpl. submetidas a diferentes níveis de irradiância. **Ciência Florestal**, v. 27, n. 2, p. 557-569, abr./jun. 2017. DOI: <https://doi.org/10.5902/1980509827736>.

STRASSER, R. J.; TSIMILLI-MICHAEL, M.; SRIVASTAVA, A. Analysis of the chlorophyll a fluorescence transient. In: PAPAGEORGIOU, G. C.; GOVINDJEE (ed). **Chlorophyll a fluorescence: a signature of photosynthesis**. Switzerland: Springer, 2004. p. 321-362. DOI: https://doi.org/10.1007/978-1-4020-3218-9_12.

THOMAS, E.; ATKINSON, R.; KETTLE, C. Fine-scale processes shape ecosystem service provision by an Amazonian hyperdominant tree species. **Scientific Reports**, v. 8, Article number 11690, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-018-29886-6>.

THOMAS, E. I.; CAICEDO, C. A.; LOO, J.; KINDT, R. The distribution of the Brazil nut (*Bertholletia excelsa*) through time: from range contraction in glacial refugia, over human-mediated expansion, to anthropogenic climate change. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi – Ciências Naturais**, v. 9, n. 2, p. 267-291, maio/ago. 2014. DOI: <https://doi.org/10.46357/bcnaturais.v9i2.525>.

TOURNE, D. C. M.; BALLESTER, M. V. R.; JAMES, P. M. A.; MARTORANO, L. G.; GUEDES, M. C.; THOMAS, E. Strategies to optimize modeling habitat suitability of *Bertholletia excelsa* in the Pan-Amazonia. **Ecology and Evolution**, v. 9, p. 1, p. 12623-12638, Oct. 2019. DOI: <https://doi.org/10.1002/ece3.5726>.