



INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA - INPA
UNIVERSIDADE DO ESTADO DO AMAZONAS - UEA
PROGRAMA DE PÓS GRADUAÇÃO EM CLIMA E AMBIENTE – PPG-CLIAMB

**CARACTERIZAÇÃO DIURNA E SAZONAL DA CONDUTÂNCIA
ESTOMÁTICA DE INDIVÍDUOS ARBÓREOS EM RESPOSTA À
VARIÁVEIS AMBIENTAIS NA AMAZÔNIA CENTRAL**

ISRAEL DE JESUS SAMPAIO FILHO

Manaus, Amazonas
Junho, 2018.

ISRAEL DE JESUS SAMPAIO FILHO

**CARACTERIZAÇÃO DIURNA E SAZONAL DA CONDUTÂNCIA
ESTOMÁTICA DE INDIVÍDUOS ARBÓREOS EM RESPOSTA À
VARIÁVEIS AMBIENTAIS NA AMAZÔNIA CENTRAL**

Mestrando: Israel de Jesus Sampaio Filho
Orientador: Dr. Kolby Jeremiah Jardine
Coorientador: Dr. Luiz Antonio Candido

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Clima e Ambiente do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia e Universidade do Estado do Amazonas como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Clima e Ambiente.

Manaus, Amazonas
Junho, 2018.

F481 Filho, Israel de Jesus Sampaio

Caracterização Diurna e Sazonal da Condutância Estomática de Indivíduos Arbóreos em Resposta à Variáveis Ambientais na Amazônia Central / Israel de Jesus Sampaio Filho. --- Manaus: [s.n.], 2018.

82 f. : il. color.

Dissertação (Mestrado) --- INPA/UEA, Manaus, 2018.

Orientador : Kolby Jeremiah Jardine.

Coorientador : Luiz Antônio Candido.

Área de concentração : Clima e Ambiente.

1. Potencial hídrico foliar.
 2. Condutância estomática.
 3. Temperatura foliar.
- I. Título.

CDD 581.5

Sinopse

Neste estudo foram investigadas como a fisiologia de árvores de dossel da floresta Amazônica responde às variáveis ambientais. Para tanto foram investigados aspectos fisiológicos como potencial hídrico foliar, condutância estomática e diferentes técnicas de aferição de temperatura foliar das árvores em resposta aos efeitos da sazonalidade bem como aos fatores ambientais tais como: déficit de pressão de vapor do ar, temperatura e umidade relativa do ar, radiação fotossinteticamente ativa e umidade do solo. Foi investigado também aspectos bioquímicos como a produção do fitohormônio ácido abscísico (ABA) subjacentes aos fatores e aspectos ambientais e fisiológicos para o entendimento de como esses estão relacionados aos mecanismos de regulação estomática.

Palavras-chave: potencial hídrico foliar, condutância estomática, temperatura foliar, ácido abscísico, árvores de dossel, Amazônia Central.

AGRADECIMENTOS

Aos meus orientadores Kolby Jardine e Luiz Cândido, por ter dedicado mais de dois anos à minha formação profissional e humana. Com vocês consegui deixar fluir toda a criatividade e tranquilidade necessárias para fazer ciência. Conseguimos também criar um laço forte de amizade essencial pra tudo que sonhamos na vida, esse grau de amizade reina plena de sinceridade. Kolby, minha eterna gratidão por ter tido a oportunidade de te acompanhar por esses anos, nas idas e vindas à ZF2, às campanhas de Santarém e da Bahia. Eternizo na memória seu ser repleto de conhecimento, humildade, sabedoria e força (Eu estou fritando!!!).

Agradeço ao NGEE-Tropics e ao LMF nas pessoas do Dr. Jeffrey Chambers e Dr. Niro Higuchi pela oportunidade do financiamento da pesquisa e por ser uma grande fonte inspiradora de grandes questões científicas, oportunidade que poucos na vida acadêmica têm. Especialmente agradeço a Priscila e Edilene por todo apoio de logística e laboratório no desenvolvimento da pesquisa. Ao pessoal do alojamento 23 e do LBA na ZF2 meu eterno agradecimento pelos grandes serviços prestado em especial ao Sidney (Matapi) que sempre nos acompanhou nas coletas de dados no campo.

Ao laboratório de genética da Universidade Estadual de Santa Cruz – UESC-Ilhéus.BA, em nome da Dr. Margarete por ter concedido a oportunidade de conduzir o experimento piloto e a Gonçalo e Aline Pinto por toda ajuda no laboratório. Ao laboratório de genética da Universidade Federal do Amazonas, em nome de Lorena doutoranda pela ajuda na condução do experimento piloto, meus sinceros agradecimentos. Ao Samir representando toda equipe da empresa Simbiose pela estrutura e todo apoio na condução do experimento piloto no campo.

A Raquel, Letícia, Luani e Bruno foi muito gratificante fazer campo com vocês. Raquel ainda buscarei uma parceira como você pra escutar raça negra. A Denise do Laboratório de Modelagem Climática-LMC do INPA por todo apoio na análise dos dados meteorológicos e por me apoiar em todos os momentos difíceis, meu eterno agradecimento, grande amiga. Aos meus amigos Ana Andrade, Rosane, Rosinha, Renata, Suelen, Bruno, Ramon, Maíra, Beto, Delano, à casa Hospicio e todos que me apoiaram em todos os momentos e por fazer de Manaus minha casa. A minha família: minha mãe Anna, meu pai Israel e irmãos Ivan, Nildo e Adriana sou eternamente grato por todo apoio. Aos meus eternos amigos irmãos Dessa, Viny, Anso, Neto, Tami e Pinto, por todo carinho, preocupação e acompanhamento desse desafio. A Dr. Alessandra Caiafa, amiga para todos os momentos. Meu eterno agradecimento a essa grande panelinha. Por fim, mas não menos importante a

todos os mestres que tive a oportunidade de tê-los como professores, sem os quais jamais teria fonte de inspiração, força de vontade, desejos e sonhos pra chegar até aqui. Ao ser criador, obrigado por natureza me permitir viver todas essas coisas.

*“Andei pra chegar tão longe
Daqui de longe eu olhei pra trás
E foi como ver distante
Eu atravessando os meus temporais
Ouvi Anna me chamando
Disse se eu não fosse eu não ia mais
Eu vi o que a gente fez pra chegar aqui
E o que a gente faz
Eu e Anna
Anna e eu
Sonhei muito diferente
Eu bati de frente, corri atrás
E foi como se eu soubesse
Inverter o tempo e arriscar bem mais
Eu vi que era o meu destino
Eu me vi menino
Em outros que fiz, andei pra chegar mais longe
E de lá de longe me ver feliz”*

Lenine

**A minha mãe Anna,
que me fez de menino um homem sonhador.
Dedico!**

RESUMO

O entendimento das interações do contínuo solo-planta-atmosfera frente às mudanças ambientais do ecossistema é pré-requisito para modelos que preveem o balanço de carbono em florestas tropicais. Neste contexto, este trabalho está dividido em dois capítulos. O primeiro capítulo teve por objetivo caracterizar a influência de variáveis meteorológicas no Baixo e Platô sobre o potencial hídrico foliar (Ψ_f), a condutância estomática (g_s) e temperatura foliar (T_f) considerando diferentes técnicas, de duas espécies arbóreas respectivamente no dossel de uma floresta primária na Amazônia Central e o segundo capítulo trazer uma grande revisão para entender mecanismos bioquímicos de produção de ácido abscísico (ABA) e sua relação com a regulação estomática. A pesquisa foi realizada na Reserva Biológica do Cuieiras (2°35'22''S, 60°06'55''W) em 2017. As espécies estudadas foram a *Eschweilera cyathiformis* e *Pouteria anomala* (no platô) *Peltogyne excelsa* e *Micropholis guyanensis* (no baixo). As variáveis meteorológicas foram obtidas a partir da instrumentação instalada em duas torres de monitoramento K34 (platô) e B34 (baixo). O comportamento da progressão diária de Ψ_f das diferentes espécies na avaliação foi significativo, de modo que a espécie *P. anomala* e *E. cyathiformis* na K34 é diferente em relação às espécies *P. excelsa* e *M. guyanensis* no baixo, isso pode estar relacionado a um comportamento isohídrico e anisohídrico das espécies no platô e baixo, respectivamente. Para a dinâmica de g_s das espécies em resposta aos diferentes períodos chuvoso e seco houve diferença significativa, observou-se que g_s diminuiu consideravelmente no período seco quando comparado ao período chuvoso e seguiu o mesmo padrão no platô e baixo. Os resultados das medidas de T_f nas espécies do baixo e platô, e para os períodos chuvoso e seco, mostram diferenças significativas de modo que a medida com o porômetro foi mais significativa quando comparadas com as técnicas do Termovisor (Flir), Termopares e Sensor InfraRed, bem como em relação as medidas de temperatura do ar com Termohigrômetros. Observaram-se variação dos valores ótimos de T_f no platô em relação g_s sazonalmente. Para todo o período de coleta se observa a configuração de comportamento de histerese entre a condutância estomática e DPV e T_f . No platô, para *P. anomala*, observou-se que o DPV e T_f não foi suficiente para predizer um maior efeito sobre g_s , no período sazonal chuvoso, enquanto no período seco DPV demonstrou maior efeito sobre g_s . Já no baixo, para *P. excelsa* e *M. guyanensis*, observou-se que o DPV demonstrou ter um maior efeito sobre g_s , nos períodos chuvoso e seco. Portanto, conclui-se que fatores ambientais e aspectos fisiológicos por si só não explicam a variação diurna no movimento estomático. Assim, é provável que fatores bioquímicos como a produção de ABA tratados no segundo capítulo, associadas às variações ambientais e suas interações com a fisiologia das árvores de dossel na floresta Amazônica é tema de extrema relevância a ser explorado, para melhorar o entendimento de como as florestas tropicais respondem as mudanças climáticas.

ABSTRACT

Understanding the interactions of the soil-plant-atmosphere continuum in the face of ecosystem environmental changes is a prerequisite for models that predict carbon balance in tropical forests. In this context, this work is divided into two chapters. The first chapter aimed to characterize the influence of meteorological variables in the Baixio and Plateau on leaf water potential (Ψ_f), stomatal conductance (g_s) and leaf temperature (T_f) considering different techniques, of two tree species respectively in the canopy of a primary forest in Central Amazonia and the second chapter bring a major review to understand biochemical mechanisms of abscisic acid production (ABA) and its relation to stomatal regulation. The species studied were the *Eschweilera cyathiformis* and *Pouteria anomala* (in the plateau) *Peltogyne excelsa* and *Micropholis guyanensis* (in the baixio) . The meteorological variables were obtained from the instrumentation installed in two monitoring towers K34 (plateau) and B34 (baixio). The behavior of the daily Ψ_f progression of the different species in the evaluation was significant, so that the species *P. anomala* and *E. ciathiformis* in K34 is different in relation to the species *P. excelsa* and *M. guyanensis* in the Baixo, this may be related to isohydric and anisohydric behavior of the species in the plateau and baixio, respectively. For the dynamics of g_s of the species in response to the different rainy and dry periods there was a significant difference, it was observed that g_s decreased considerably in the dry period when compared to the rainy season and followed the same pattern in the plateau and baixio. The results of the measurements of T_f in the species of the baixio and plateau, and for the rainy and dry periods, show significant differences so that the measurement with the porometer was more significant when compared with the techniques of the Thermovisor (Flir), Thermocouples and Sensor InfraRed , as well as in relation to the air temperature measurements with Thermohygrometers. There was variation of the optimal values of T_f in the plateau relative to g_s seasonally. For the entire collection period, the configuration of hysteresis behavior between stomatal conductance and DPV and T_f is obscured. In the plateau, for *P. anomala*, it was observed that the DPV and T_f was not enough to predict a greater effect on g_s in the rainy season, while in the dry season DPV showed a greater effect on g_s . In the Baixo, for *P. excelsa* and *M. guyanensis*, it was observed that the DPV showed to have a greater effect on g_s in the rainy and dry periods. Therefore, it is concluded that environmental factors and physiological aspects alone do not explain the diurnal variation in stomatal movement. Thus, it is likely that biochemical factors such as the ABA production treated in the second chapter, associated with environmental variations and their interactions with the physiology of canopy trees in the Amazon forest, are of extreme relevance to be explored to improve the understanding of how forests respond to climate change.

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1:** Descrição das árvores estudadas: altura que foram realizadas as medidas nas folhas (AF), altura total da árvore (AT), diâmetro a 1,30 m do solo (DAP), densidade da madeira (σ) e ranque de biomassa.
- Tabela 2:** Descrição das espécies estudadas: Laboratórios onde ocorreram as análises bioquímicas.
- Tabela 3:** Descrição das árvores estudadas e diferentes técnicas de aferição de *T_f*: Máximos, mínimos e media em dois períodos sazonais de precipitação (Chuvoso e seco). Valores em verde representam a máxima condutância e valores em vermelho representam valores ótimos de temperatura foliar para

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1:** Mapa de localização da área de estudo – ZF2, Manaus. Desenho esquemático da localização das torres B34 e K34 no transecto Norte-Sul. Diagrama de perfil que representa a fisionomia da área de estudo, a) fisionomia da floresta no Platô e b) fisionomia da floresta no Baixio.
- Figura 2:** Resumo das variáveis ambientais: (a) precipitação média mensal: (b) barras indicam precipitação anual acumulada, barras destacadas em cinza indicam os meses que as medidas ecofisiológicas foram realizadas, linha contínua déficit de pressão de vapor no ar ao longo do ano (DPV): (c) média mensal do teor de umidade do solo no perfil de 1 m de profundidade ao longo do ano: (d) média mensal da radiação incidente no topo do dossel florestal a 52m. Dados provenientes do experimento de Grande Escala da Biosfera-Atmosfera na Amazônia (LBA) Torre K-34, reserva biológica do cuieiras – 2017 e do Projeto Nova Geração de Experimentos em Ecossistemas Tropical - NGEE-Tropics - 2017.
- Figura 3:** Resumo das variáveis ambientais para os ciclos diurnos na K34 para os dias de coletas nos meses; Janeiro, Fevereiro, Março, Abril, Maio, Junho e Agosto de 2017: (a) DPV ao longo do dia. (b) Umidade relativa do ar ao longo do dia. (c) Temperatura do ar ao longo do dia. (d) PPFd ao longo do dia. (e) Umidade do solo ao longo do dia. Bolinhas pretas e cinzas com linha tracejada indicam os dias nos meses com máximas e mínimas respectivamente nos períodos das coletas ecofisiológicas. Dados provenientes do experimento de Grande Escala da Biosfera-Atmosfera na Amazônia (LBA) Torre K-34, reserva biológica do cuieiras – 2017 e NGEE-Tropics
- Figura 4:** Resumo das variáveis ambientais para os ciclos diurnos na B34 para os dias de coletas nos meses; Junho, Agosto e Novembro de 2017: (a) DPV ao longo do dia. (b) Umidade relativa do ar ao longo do dia. (c) Temperatura do ar ao longo do dia. Bolinhas pretas e cinzas com linha tracejada indicam os meses

com máximas e mínimas respectivamente nos períodos das coletas ecofisiológicas. Dados provenientes do experimento Nova Geração de Experimentos em Ecossistemas Tropicais (NGEE-Tropics) Torre B-3- reserva biológica do cuieiras – 2017.

- Figura 5:** Condução do experimento em campo. A) Equipamento termocouple para aferição da temperatura foliar. B) Aferição com camera termal digital, FLIR. C) Sensor de temperatura tipo T conectado ao termocouple e sobre a superfície da folha. D) Sensor infra vermelho que afere a temperatura da copa.
- Figura 6:** Progressão diária do potencial hídrico das 6:00 às 18 horas local. Retângulos indica a variação ao longo do dia, as bolas com linha cinza indicam as médias, linha preta dentro do retângulo indica a mediana e barras indicam máximos e mínimos, Teste F $p > 0.05$.
- Figura 7:** Potencial hídrico (a) Diferença do Potencial hídrico entre espécies (n=4); (b) Potencial hídrico com efeito dos períodos (chuvoso e seco). Médias seguidas de letras iguais indicam valores iguais considerando a interação do potencial hídrico entre as plantas, sendo não significativo, letra diferente e significativo Teste de Tukey $\alpha > 0.05$. As barras verticais são referentes ao erro padrão da estimativa, retângulos e linha cinza representa a diferença das medias entre espécies (a) e dentro da espécie (b). Linha preta dentro do retângulo representa à mediana e as barras máximas e mínimas
- Figura 8:** Progressão diária: a) DPV (déficit de pressão de vapor) e PPFd (densidade de fluxo de fótons fotossintéticos de irradiância), b) Temperatura Foliar, c) Condutância estomática e d) Potencial hídrico da folha das espécies *Eschweilera cyathiformis* e *Pouteria anomala* no ambiente Platô durante dias em condições sazonais de precipitação chuvoso e seco, horário local. Linha vertical tracejada indica horário do dia de valor Máximo para a condutância estomática
- Figura 9:** Progressão diária: a) DPV (déficit de pressão de vapor) e PPFd (densidade de fluxo de fótons fotossintéticos de irradiância), b) Temperatura Foliar, c) Condutância estomática e d) Potencial hídrico da folha das espécies *Peltogyne excelsa* e *Micropholis guyanensis* no ambiente Baixio durante dias em condições sazonais de precipitação seco e chuvoso, horário local. Linha vertical tracejada indica horário do dia de valor máximo para a condutância estomática
- Figura 10:** Progressão diária de g_s das 6:00 às 18 horas local. Retângulos indica a variação ao longo do dia, as bolas com linha cinza indicam as médias, linha preta dentro do retângulo indica a mediana e barras indicam máximos e mínimos, Teste F $p > 0.05$.
- Figura 11:** Comportamento de g_s em resposta a sazonalidade da precipitação: grupo 1 período sazonal de precipitação (chuvoso) grupo 2 períodos sazonal de precipitação (Seco) dentro do grupo das espécies. Tukey $\alpha > 0.05$. As barras verticais são referentes ao erro padrão da estimativa, retângulos e linha cinza representa a diferença das medias dentro das espécies. Linha preta dentro do retângulo representa à mediana e as barras máximas e mínimas
- Figura 12:** Correlação da Condutância estomática (g_s) vs Déficit de pressão de vapor VPD e T_f . a) *Eschweilera cyathiformis* b) *Pouteria anomala* c) *Peltogyne excelsa* e d) *Micropholis guyanensis*. Correlação Person. Condutância estomática g_s - eixo Z, de *Eschweilera cyathiformis* e a sua dependência a T_f - eixo X e VPD – eixo Y. As plantas foram medidas em condições de campo em diferentes períodos sazonais de precipitação (painéis da esquerda

a) período chuvoso e da direita b) período seco). Linhas verticais com bolinhas pretas representam médias das variáveis observadas. Regressão linear múltipla, valores de P indicam a significância dos respectivos parâmetros e seus efeitos na predição de g_s (* $P < 0,05$).

Figura 13: Condutância estomática g_s - eixo Z, de *Eschweilera cyathiformis* e a sua dependência a Tf - eixo X e VPD - eixo Y. As plantas foram medidas em condições de campo em diferentes períodos sazonais de precipitação (painéis da esquerda a) período chuvoso e da direita b) período seco). Linhas verticais com bolinhas pretas representam médias das variáveis observadas. Regressão linear múltipla, valores de P indicam a significância dos respectivos parâmetros e seus efeitos na predição de g_s (* $P < 0,05$).

Figura 14: Condutância estomática g_s - eixo Z, de *Pouteria anomala* e a sua dependência a Tf - eixo X e VPD - eixo Y. As plantas foram medidas em condições de campo em diferentes períodos sazonais de precipitação (painéis da esquerda a) período chuvoso e da direita b) período seco). Linhas verticais com bolinhas pretas representam médias das variáveis observadas. Regressão linear múltipla, valores de P indicam a significância dos respectivos parâmetros e seus efeitos na predição de g_s (* $P < 0,05$).

Figura 15: Condutância estomática g_s - eixo Z, de *Peltogyne excelsa* e a sua dependência a Tf - eixo X e VPD - eixo Y. As plantas foram medidas em condições de campo em diferentes períodos sazonais de precipitação (painéis da esquerda a) período chuvoso e da direita b) período seco). Linhas verticais com bolinhas pretas representam médias das variáveis observadas. Regressão linear múltipla, valores de P indicam a significância dos respectivos parâmetros e seus efeitos na predição de g_s (* $P < 0,05$).

Figura 16: Condutância estomática g_s - eixo Z, de *Micropholis guyanensis* e a sua dependência a Tf - eixo X e VPD - eixo Y. As plantas foram medidas em condições de campo em diferentes períodos sazonais de precipitação (painéis da esquerda a) período chuvoso e da direita b) período seco). Linhas verticais com bolinhas pretas representam médias das variáveis observadas. Regressão linear múltipla, valores de P indicam a significância dos respectivos parâmetros e seus efeitos na predição de g_s (* $P < 0,05$).

Figura 17: Variação ao longo dos dias (1,2 e 3) do experimento no campo para Condutância estomática (g_s) de *Handroanthus serratifolius* com dois tratamentos com irrigação e sem irrigação.

Figura 18: Dano a nível foliar ao longo dos dias do experimento no campo.

Figura 19: Curva padrão para determinação da concentração de ABA na folha.

Figura 20: Concentração de ABA em folhas ABA - eixo Z, de *Cariniana legalis*, *Handroanthus serratifolius* e *Astronium fraxinifolium* para F1, F2 e F3, respectivamente - eixo X Tratamento - Com e sem Irrigação - eixo Y.

Figura 21: Concentração de ABA em folhas ABA - eixo Y, de *Handroanthus serratifolius* e (F1, F2 e F3, nos horários 12:00AM, 2:00PM e 18:00PM respectivamente. Tf , Umidade do solo, g_s e tratamento - irrigado e não irrigação - no eixo X.

LISTA DE SÍMBOLOS E ABREVIATURAS

A	Assimilação de CO ₂ pela fotossíntese ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)
ABA	Fitohormônio Acido Abscísico
DPV	Déficit de pressão de vapor do ar (KPa)
C_i	Concentração intercelular de CO ₂
CO₂	Concentração de dióxido de carbono (CO ₂) na atmosfera
E	Transpiração ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)
g_s	Condutância estomática ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)
GPP	Produtividade primária bruta
NPP	Produção primária líquida
NOAA	National Oceanic and Atmospheric Administration - EUA
PgC	Pentagrama de Carbono
PPFD	Densidade de fluxo de fótons fotossintéticos de irradiância ($\mu\text{mole} \cdot \text{m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$)
Ψ_f	Potencial hídrico das plantas (MPa)
T_f	Temperatura foliar (°C)
T_{ar}	Temperatura do ar (°C)
UR	Umidade Relativa do ar (%)

Sumário

1	INTRODUÇÃO GERAL	14
1.1	Objetivos	16
1.1.1	<i>Geral</i>	16
1.1.2	<i>Específicos</i>	16
2	CAPÍTULO 1	18
2.1	Introdução.....	21
3	<i>Material e Métodos</i>	22
3.1	Caracterização da área de estudo.....	22
3.2	Coleta e medidas	24
3.2.1	<i>Aspectos Ambientais</i>	24
	Ciclo anual das variáveis ambientais	24
	<i>Ciclo diurno das variáveis ambientais</i>	26
3.2.2	<i>Espécies estudadas</i>	27
3.2.3	<i>Aspectos fisiológicos</i>	28
	<i>Potencial hídrico da Folha (Ψ_f)</i>	28
	<i>Condutância estomática (g_s)</i>	29
	<i>Temperatura foliar (T_f)</i>	29
3.2.4	<i>Análise estatística</i>	30
4	<i>Resultados fatores ambientais e fisiológicos</i>	31
4.1	Condição hídrica das árvores	31
4.2	Comportamento diário e sazonal de g_s em resposta a variáveis ambientais	32
4.3	Aferição da temperatura foliar com diferentes técnicas	38
4.4	Correlação do DPV, T_f e g_s	40
4.5	Efeito do DPV e T_f para g_s	41
5	<i>Discussão</i>	45
5.1	Efeito do gradiente ambiental no comportamento de Ψ_f das espécies	45
5.2	O efeito das variáveis ambientais na Condutância estomática	46
5.3	Efeito do gradiente ambiental na T_f ótima para g_s	48
6	<i>Conclusão</i>	49
7	CAPITULO 2	50
1.	Introduction	52
1.1.	Global increase of atmospheric CO ₂ and surface warming trends	52
1.2.	Tropical forest CO ₂ and water fluxes during warming and drought conditions	52
1.3.	Plants hydraulic strategies in response to warming and water deficit.....	52

1.4. Abscisic acid (ABA) and reactive oxygen species (ROS) signaling during warming and water deficit..... 53

1.5. Biochemical mechanisms of isohydric and anisohydric strategies 54

2. Metabolism of abscisic acid (ABA) 55

 2.1. Two scenarios of ABA biosynthesis with distinct environmental controls..... 56

3. Modeling of leaf and canopy conductance to water and CO₂ in a changing world..... 59

4. Future experiments and studies 60

 4.1. Demonstration of recent photosynthesis in leaves as a principal carbon source for ABA..... 60

 4.2. Leaf ABA biosynthesis as a function of leaf temperature (VPD constant) and VPD (leaf temperature constant) 61

 4.3. Evaluating the role of ABA biosynthesis on stomatal control in distinct plant functional types 61

 4.4. Quantification tissue concentration of ABA, ROS, antioxidant capacity, membrane peroxidation biomarkers..... 61

5. Conclusions 62

References 63

8 Síntese 68

9 REFERÊNCIAS 69

1 INTRODUÇÃO GERAL

O crescente aumento de CO₂ atmosférico tem alcançado recordes extraordinários chegando a 410.26 ppm (NOAA, 2018). Estima-se que metade das atuais emissões de CO₂ antropogênicas são absorvidos pelos oceanos e ecossistemas terrestres (Zeng *et al.*, 2008), demonstrando um grande efeito atenuante do aquecimento global. Em particular, as florestas tropicais, com sua rica biodiversidade, desempenham um papel central no sistema de clima da terra por atuar nos ciclos globais do carbono e da água (Schimel, 1995). As florestas tropicais absorvem grandes quantidades de CO₂ atmosférico, representando ~ 34% (42 PgC ano⁻¹) (Beer, Reichstein, Tomelleri, Ciais, Jung, Carvalhais, Rödenbeck, *et al.*, 2010) da produtividade primária bruta (GPP) do total global. Parte deste carbono assimilado nos trópicos é perdida para a atmosfera durante a respiração autotrófica (*E*) com o fluxo remanescente (produção primária líquida, NPP) representando cerca de 35% do total global (22 PgC ano⁻¹) (Pan *et al.*, 2013a; Fernández-Martínez *et al.*, 2014). A maioria dos NPP é armazenado como biomassa nas florestas tropicais, representando 66% (~ 262 PgC) do total global (Pan *et al.*, 2013a) equivalente a ~1.7 vezes o sumidouro de carbono terrestre desde 1850 (Boden, Ta *et al.*, 2010; Quéré *et al.*, 2015). No entanto, uma alta sensibilidade a eventos de seca desse grande sumidouro de carbono terrestre tem sido cada vez mais documentada, incluindo reduções na produtividade primária líquida (NPP), resultando em diminuição dos ganhos de biomassa, ou seja, crescimento e aumento da mortalidade da vegetação durante a generalizada seca de 2005, 2010 e 2015 na Amazônia (Zeng *et al.*, 2008; Phillips *et al.*, 2009; Higuchi, Dos Santos, *et al.*, 2011; Lewis *et al.*, 2011; Laan-Luijkx *et al.*, 2015b; Jardine *et al.*, 2017). Além disso, os modelos climáticos consistentemente preveem condições mais quentes na bacia amazônica até o final do século XXI (Olivares *et al.*, 2015) e uma frequência mais elevada, por exemplo, a cada 5 anos, a intensidade de secas em grande escala na Amazônia (Zeng *et al.*, 2008; Nobre e Borma, 2009). Portanto, tendências de aquecimento provocada pela mudança climática ameaça a capacidade dos ecossistemas tropicais para manter um sumidouro de carbono líquido ao longo do século XXI e, conseqüentemente, atenuar os efeitos de alterações climáticas antropogênicas na atmosfera. Assim, para melhor compreender os mecanismos envolvendo fatores ambientais, fisiológicos e bioquímicos subjacentes a resposta da floresta a mudança do clima, é extremamente urgente e importante compreender a taxa de assimilação de carbono líquido pelas florestas. Os

mecanismos pelos quais árvores tropicais respondem e são negativamente afetadas por esses fatores é uma área de intensa pesquisa. O entendimento da resposta da regulação estomática da planta frente às mudanças ambientais ao longo do tempo e em escala espacial, ou seja, durante o dia e durante diferentes épocas sazonais de precipitação e a consideração da escala espacial do ecossistema é pré-requisito para modelos que preveem o balanço de carbono em florestas tropicais (Rogers *et al.*, 2017). Nesse sentido, relevantes impactos da mudança do clima estão diretamente associados à fisiologia das plantas. O processo fisiológico da abertura dos poros estomáticos na superfície das folhas das plantas, é um controle chave, tanto da absorção fotossintética do CO₂ quanto da perda transpiracional de água pelos ecossistemas, e se relaciona diretamente com a interação solo, planta e atmosfera (Huntingford *et al.*, 2015; Jones, 2016). Um dos primeiros processos em resposta da planta a alta temperatura e seca, ou seja, condições de estresse, é a acumulação rápida do isoprenóide fitohormônio ácido abscísico (ABA), que estimula o fechamento estomático e espécies reativas de oxigênio (ROS) que inicialmente funcionam como sinais que ativam respostas de defesa (Tan *et al.*, 1998). A sinalização de ROS está intimamente ligada à sinalização de ABA que estimula o fechamento estomático (Laloi *et al.*, 2004), levando a uma redução na transpiração e fotossíntese líquida das plantas, altera a condutividade hidráulica e ativa a expressão de genes de defesa incluindo sistemas antioxidantes. Assim, pela regulação estomática ao responder a sinalização do estresse, ABA pode alterar os fluxos de carbono e água (Hubbard *et al.*, 2010; Jardine, A. *et al.*, 2015), e a hipótese de que a ABA está no cerne do ciclo do carbono e da água em respostas a seca e altas temperatura, é extremamente relevante. ABA pode ajudar a conservar a água e manter a integridade da membrana celular e diminuir o estresse oxidativo, que tem mostrado ser um bom indicador de termotolerância em plantas (Sampaio-Filho *et al.*, 2018). No entanto, se o estresse provocado pelas secas e altas temperaturas é estendido ao longo de um determinado tempo, ou seja, secas de grande escala a produção de ROS esmagará a ação de eliminação do sistema antioxidante, resultando em danos celulares incluindo peroxidação da membrana e a redução do NPP do ecossistema, o que torna possível uma mudança de sumidouros terrestres para as fontes de CO₂ atmosférico. Compreender o mecanismo de sinalização do ABA é extremamente fundamental no desempenho da planta sob ambientes de estresse e como estrategicamente a floresta tropical pode ajudar a mudar o clima futuro (Sampaio-Filho *et al.*, 2018).

Assim, no atual cenário de pesquisas envolvendo a floresta tropical Amazônica, consideram-se nesse estudo as seguintes premissas: as variações do gradiente ambiental em escala de tempo: durante o dia e em diferentes períodos sazonais de precipitação tais como: teor de umidade do solo, radiação fotossinteticamente ativa (PAR), temperatura e umidade

relativa do ar, déficit de pressão de vapor (DPV), concentração de CO₂; período úmido e seco são fatores ambientais que influenciam intrinsecamente os fatores fisiológicos das plantas no nível de dossel como: o potencial hídrico foliar (Ψ_f), a condutância estomática (g_s) e Temperatura foliar (T_f). Considera-se nesse estudo a hipótese um (H1): Ψ_f e g_s das espécies estudadas é influenciado pelos períodos sazonais de precipitação e ambientes Baixio e Platô em condições microhidrológicas diferentes o que induz as espécies que coabitam esses ambientes a diferentes estratégias inerentes ao funcionamento dos estômatos; (H2): T_f e DPV regulam a condutância estomática ao longo do dia e em diferentes períodos sazonais de precipitação; (H3): há diferença significativa entre as diferentes técnicas usadas para aferição de T_f e (H4): ABA está no coração donexo: ciclo de carbo, água e ROS na resposta da planta à alta temperatura e estresse hídrico, o que torna a compreensão da relação de fatores ambientais, fisiológicos e bioquímicos, extremamente importante para o entendimento de como as florestas tropicais estão respondendo às mudanças climáticas e como elas sobreviverão em caso de eventos extremos de aquecimento e seca, dados sua importância no ciclo de carbono e de água.

1.1 Objetivos

1.1.1 Geral

Quanto aos aspectos ambientais e fisiológicos: Caracterizar a influencia de variáveis meteorológicas no Baixio e Platô sobre o potencial hídrico foliar (Ψ_f), a condutância estomática (g_s) e temperatura foliar (T_f) de quatro espécies arbóreas no dossel de uma floresta primária na Amazônia Central. Relacionado aos aspectos ambientais, fisiológicos e bioquímicos: Entender mecanismos bioquímicos para a principal fonte de biossíntese de ABA e sua relação com a regulação da condutância estomática.

1.1.2 Específicos

- Verificar as condições do Ψ_f das árvores ao longo do dia e também ao longo dos períodos sazonais de precipitação;
- Analisar o efeito das variáveis meteorológicas na condutância estomática (g_s), ao longo do dia e nos períodos sazonais de precipitação;
- Avaliar o efeito do déficit de pressão de vapor (VPD) e Temperatura foliar na condutância estomática (g_s);

- Investigar diferentes técnicas de aferição de temperatura foliar ótima para condutância estomática (gs);
- Revisar o estado da arte sobre a principal fonte de biossíntese de ABA e sua relação com a regulação da condutância estomática em florestas tropicais; e
- Propor protocolos para determinação de concentração de ABA em espécies tropicais.

2 CAPÍTULO 1

Sampaio Filho, I.J; Jardine, K.J; Candido, L.A.
Condutância estomática de indivíduos
arbóreos em resposta à variáveis ambientais na
Amazônia Central, Brasil. Manuscrito
formatado para Acta Amazonica.

CONDUTÂNCIA ESTOMÁTICA DE INDIVÍDUOS ARBÓREOS EM RESPOSTA À VARIÁVEIS AMBIENTAIS NA AMAZÔNIA CENTRAL, BRASIL

Israel de Jesus Sampaio Filho¹
Kolby Jeremiah Jardine²
Luiz Antônio Candido³

RESUMO: O entendimento das interações do contínuo solo-planta-atmosfera frente às mudanças ambientais do ecossistema é pré-requisito para modelos que preveem o balanço de carbono em florestas tropicais. Neste contexto, este trabalho teve por objetivo caracterizar a influência de variáveis meteorológicas no Baixo e Platô sobre o potencial hídrico foliar (Ψ_f), a condutância estomática (g_s) e temperatura foliar (T_f) considerando diferentes técnicas, de duas espécies arbóreas respectivamente no dossel de uma floresta primária na Amazônia Central. A pesquisa foi realizada na Reserva Biológica do Cuieiras (2°35'22''S, 60°06'55''W) em 2017. As espécies estudadas foram a *Eschweilera cyathiformis* e *Pouteria anomala* (no platô) *Peltogyne excelsa* e *Micropholis guyanensis* (no baixo). O comportamento da progressão diária de Ψ_f das diferentes espécies na avaliação foi significativo, de modo que a espécie *P. anomala* e *E. cyathiformis* na K34 é diferente em relação às espécies *P. excelsa* e *M. guyanensis* no baixo, isso pode estar relacionado a um comportamento isohídrico e anisohídrico das espécies no platô e baixo, respectivamente. Para a dinâmica de g_s das espécies em resposta aos diferentes períodos chuvoso e seco houve diferença significativa, observou-se que g_s diminuiu consideravelmente no período seco quando comparado ao período chuvoso e seguiu o mesmo padrão no platô e baixo. Os resultados das medidas de T_f nas espécies do baixo e platô, e para os períodos chuvoso e seco, mostram diferenças significativas de modo que a medida com o porômetro foi mais significativa quando comparadas com as técnicas do Termovisor (Flir), Termopares e Sensor InfraRed, bem como em relação as medidas de temperatura do ar com Termohigrômetros. Observaram-se variação dos valores ótimos de T_f no platô em relação g_s sazonalmente. Para todo o período de coleta se observa a configuração de comportamento de histerese entre a condutância estomática e DPV e T_f . No platô, para *P. anomala*, observou-se que o DPV e T_f não foi suficiente para prever um maior efeito sobre g_s , no período sazonal chuvoso, enquanto no período seco DPV demonstrou maior efeito sobre g_s . Já no baixo, para *P. excelsa* e *M. guyanensis*, observou-se que o DPV demonstrou ter um maior efeito sobre g_s , nos períodos chuvoso e seco.

Palavra-chave: potencial hídrico foliar, condutância estomática, temperatura foliar, árvores de dossel, Amazônia Central.

ABSTRACT: Understanding the interactions of the continuous soil-plant-atmosphere to ecosystem environmental changes is a prerequisite for models that predict carbon balance in tropical forests. In this context, the objective of this study was to characterize the influence of meteorological variables in the Baixo and Platô on leaf water potential (Ψ_f), stomatal conductance (g_s) and leaf temperature (T_f) considering different techniques of two tree species, respectively in the canopy of a primary forest in Central Amazonia. The species studied were the *Eschweilera cyathiformis* and *Pouteria anomala* (in the plateau), and *Peltogyne excelsa* and *Micropholis guyanensis* (in the Baixo). The meteorological variables were obtained from the instrumentation installed in two monitoring towers K34 (plateau) and B34 (Baixo). The behavior of the daily progression of Ψ_f of the different species in the evaluation was significant, so that the species *P. anomala* and *E. cyathiformis* in K34 is different in relation to the species *P. excelsa* and *M. guyanensis* in the Baixo, this may be related to isohydric and anisohydric behavior of the species in the plateau and shallow, respectively. For the g_s dynamics of the species in response to the different rainy and dry periods there was significant difference, it was observed that g_s decreased considerably in the dry period when compared to the rainy season and followed the same pattern in the plateau and shallow. The results of the measurements of T_f in the species of the basin and plateau, and for the rainy and dry periods, show significant differences so that the measurement with the porometer was more significant when compared with the techniques of Thermovisor (Flir), Thermocouples and Sensor InfraRed, as well as in relation to the air temperature measurements with Thermohygrometers. There was variation of the optimal values of T_f in the plateau relative to g_s seasonally. For the entire collection period, the configuration of hysteresis behavior between stomatal conductance and VPD and T_f is obscured. In the plateau, for *P. anomala*, it was observed that the VPD and T_f was not sufficient to predict a greater effect on g_s in the rainy season, while in the dry period VPD showed a greater effect on g_s . In the Baixo, for *P. excelsa* and *M. guyanensis*, it was observed that the VPD showed to have a greater effect on g_s in the rainy and dry periods.

Key-words: leaf water potential, stomatal conductance, leaf temperature, canopy trees, Central Amazonia.

¹ Mestre em Clima e Ambiente pelo Instituto Nacional de Pesquisa da Amazônia (INPA), Ave. André Araújo 2936, Campus II, LBA, Manaus, AM 69.080-97, Brasil e Universidade do Estado do Amazonas (UEA), email: israelmdt@gmail.com

² Doutor em Climate Science Department, Earth Science Division, Lawrence Berkeley National Laboratory, One Cyclotron Rd, building 64-241, Berkeley, CA 94720, USA, email: kjjardine@lbl.gov

³ Doutor em Instituto Nacional de Pesquisa da Amazônia (INPA), Ave. André Araújo 2936, Campus II, LBA, Manaus, AM 69.080-97, Brasil, email: lcandido@inpa.gov.br.

2.1 Introdução

A regulação do funcionamento estomático é extremamente importante para adaptação das plantas, e responde de forma muito complexa às mudanças ambientais, diretamente relacionados aos aspectos fisiológicos e bioquímicos (Assmann, 1999; Mendes e Marengo, 2014). Em termos de adaptação a floresta apresenta variações em estrutura, tanto horizontais quanto verticais ao longo de uma gradiente ambiental que pode ser distinto, as condições hidrológicas desses ambientes, por exemplo, pode atuar como filtros ambientais, ocasionando diferenças na composição de espécies na escala local, apresentando implicações importantes na predição das distribuições de espécies frente às mudanças climáticas (Ferreira *et al.*, 2005; De Castilho *et al.*, 2006; Cosme *et al.*, 2017b). Espécies que coabitam ambiente de floresta na Amazônia central, apresentam diferentes estratégias de eficiência hidráulica em diferentes condições microhidrológicas de habitat, como Vale (Baixio) e Planície (Platô), espécies no Platô, por exemplo, apresentaram maior densidade da madeira, mas menor área média de diâmetro dos vasos hidráulicos, comparadas as espécies no Baixio; traços comumente associados com a segurança hidráulica (Cosme *et al.*, 2017b). No que se refere às variações verticais, percebe-se que a estratificação da floresta permite subdividir conjuntos de indivíduos que ocupam espaços diferenciados no perfil vertical em espécies de dossel, sub-dossel e sub-bosque (Hallé *et al.*, 2012). O ambiente de dossel é extremamente complexo, e apresentam estruturas e funcionamento diferentes das camadas inferiores da floresta e grande número de espécies adaptadas a fatores ambientais como: radiação incidente, radiação fotossinteticamente ativa (PAR), umidade e temperatura do ar, déficit de pressão de vapor do ar, velocidade do vento e concentração de CO₂. Para compreensão de como esses fatores ambientais atuam sobre as folhas de dossel é necessário considerar a escala do estudo e diversas variáveis que dirigem processos metabólicos da planta (Ozanne *et al.*, 2003; Walters, 2005). A dinâmica do transporte de água no sistema solo-planta-atmosfera, por exemplo, está diretamente relacionada ao potencial hídrico foliar (Ψ_f), que é o principal componente responsável pelo fluxo de água na planta. Os períodos de baixa disponibilidade hídrica para as plantas estão relacionados ao fechamento estomático, com consequente aumento da temperatura foliar (T_f) (Tribuzy, 2005; Sage e Kubien, 2007; Meir *et al.*, 2008; Oliveira *et al.*, 2008). Assim, as respostas fisiológicas das plantas conferem fortes correlações entre a abertura e fechamento dos estômatos e as condições ambientais (Huntingford *et al.*, 2015).

Plantas isohidricas, por exemplo, são capazes de regular a condutância estomática (g_s) sob alta demanda atmosférica por vapor de água (déficit de pressão de Vapor, VPD) e, portanto, reduzir os declínios diário do Ψ_f e por consequência a transpiração, reduzindo assim o probabilidade de falha hidráulica (Meinzer *et al.*, 2009). A Falha hidráulica ocorre quando a tensão no xilema aumenta, provocando o risco de embolia do xilema, cavitação ou colapso e diminuição ou perda completa da transpiração (Brodribb e Cochard, 2009) . Em contraste, plantas anisohidricas mostram uma redução da capacidade de regular g_s sob alto DPV e, conseqüentemente, podem ser expostas a riscos elevados de falha hidráulica sob altas temperaturas e à seca, assim apresentam um menor Ψ_f , e portanto, uma maior sensibilidade de g_s ao longo do dia frente ao DPV (Klein, 2014).

3 *Material e Métodos*

3.1 *Caracterização da área de estudo*

O sítio experimental do LBA em Manaus (2°36'32'' S, 60°12'33'' O, 140 m de altitude.) localiza-se na Reserva Biológica do Rio Cuieiras (**Figura 1**) cerca de 80 km ao norte da cidade de Manaus, Amazonas, (INPA, 2016). A área é acessada por uma estrada vicinal (ZF-2) até o km 34 à oeste da rodovia BR-174 (Manaus-Caracas). Apresenta variações de ondulações topográficas, como: vales (baixio), planície (platôs) e encostas (vertentes) (**Figura 1.a e b**), além de diferentes tipologias florestais entre essas superfícies (Rennó *et al.*, 2008) .

Mapa de Localização e Diagrama de Perfil da Área de Estudo

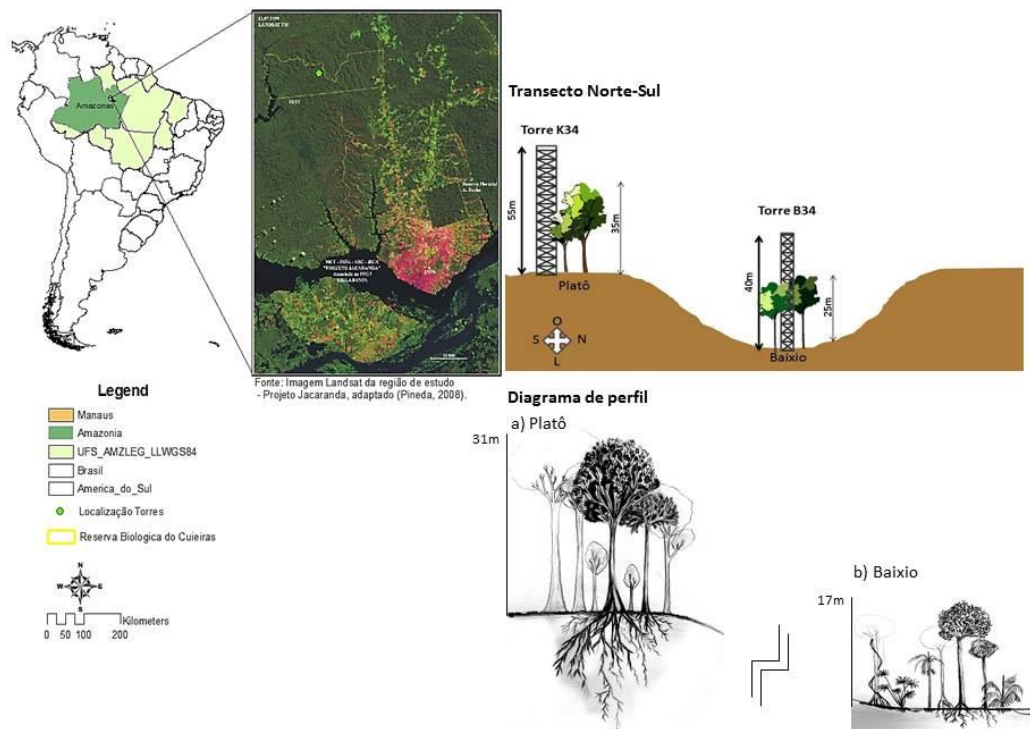


Figura 1. Mapa de localização da área de estudo – ZF2, Manaus. Desenho esquemático da localização das torres B34 e K34 no transecto Norte-Sul. Diagrama de perfil que representa a fisionomia da área de estudo, a) fisionomia da floresta no Platô e b) fisionomia da floresta no Baixo.

O clima da região segundo a classificação de Köppen-Geiger é “Af” (Peel *et al.*, 2007) caracterizado por chuvas abundantes, bem distribuídas ao longo do ano. A precipitação anual média é 2.286 mm/ano, com a presença de curta estação seca definida pela precipitação mensal inferior a 150 mm nos meses de julho a setembro. Há pequena amplitude entre as temperaturas médias mensais, variando de 24°C a 27°C (Da Rocha *et al.*, 2009). A umidade relativa do ar é elevada no período chuvoso com média anual variando de 84% a 90% (Ferreira *et al.*, 2005). A irradiância média mensal da atmosfera acima do dossel na área de estudo varia de 165 W.m⁻² no período chuvoso, a 230 W.m⁻² no período seco (Da Rocha *et al.*, 2009).

A vegetação é do tipo Floresta Tropical Úmida de Terra-Firme, caracterizada pela alta diversidade de espécies florestais lenhosas e herbáceas, com presença abundante de lianas e palmeiras. (Higuchi *et al.*, 1997; Carneiro *et al.*, 2005). As famílias botânicas mais abundantes na área são: Ceasalpiniaceae, Vochysiaceae, Euphorbiaceae, Clusiaceae, Sapotaceae, Myristicaceae, Rutaceae, Malpighiaceae, Anacardiaceae (Araújo *et al.*, 2002). E as famílias com maior número de indivíduos são: Lecythidaceae, Saporaceae, Araceae,

Eufhorbiaceae, Chrysobaleinaceae, Fabaceae, Caesalpiniaceae, Lauraceae, Mimosaceae, Myristicaceae, Annonaceae, Moraceae, Bombacaceae, Humiriaceae (Carneiro *et al.*, 2005). O gradiente topográfico encontrado na área de estudo favorece o desenvolvimento de diferentes perfis estruturais da vegetação que é percebido pelas alturas médias dos dosséis. O dossel da floresta no platô alcança alturas entre 35 e 40 metros com ocorrência de árvores emergentes. Na zona de transição entre platô e baixio, se desenvolve a floresta de vertente, com a ocorrência de espécies endêmicas adaptadas a este ambiente com dossel atingindo alturas de 25 metros (Oliveira *et al.*, 2008). A floresta de baixio ocorre na planície ao longo dos igarapés, apresentando poucas árvores emergentes, e altura máxima do dossel da ordem de 35 metros.

Assim, a paisagem é composta por vales, vertentes e platôs conectados por meio de rede de drenagem com diferença de altura máxima de 60m, sendo que, no sítio experimental do Programa LBA, a diferença é de 50 m (Araújo *et al.*, 2002; Rennó *et al.*, 2008). Os solos próximos à área estudada apresentam no platô solo de textura argilosa, nas vertentes os solos variam de argilo-arenoso a arenoso-argiloso, e no baixio os solos são de textura arenosa (Ferraz *et al.*, 1998; Ribeiro *et al.*, 1999).

3.2 *Coleta e medidas*

Torres de alumínio 55m (K34) no platô e 40m de altura no baixio (B34) dispõem sensores e equipamentos que coletam e armazenam informações sobre as condições atmosféricas locais durante 2017. Os meses de janeiro até maio corresponde a estação chuvosa, junho é o período de transição da estação chuvosa para seca, de julho a setembro corresponde a estação seca e outubro corresponde a transição da estação seca para chuvosa no ano de 2017.

3.2.1 *Aspectos Ambientais*

Ciclo anual das variáveis ambientais

A precipitação (**Figura 2a**; pluviômetro, ARG-100, Environmental Measurements), déficit de pressão de vapor do ar (DPV) (**Figura 2b**; mensurados a partir de dados de temperatura e umidade relativa do ar, termohigrômetro, Campbell-EUA) umidade do solo (**Figura 2c**; sonda perfilhadora de umidade do solo, TDR, Instruments, medida nas

profundidades de 10 cm; 20 cm; 40 cm; 60 cm e 100 cm), radiação incidente (**Figura 2d**; Piranômetro Sunshine Delta-T Devices®) referentes ao ano de 2017, provenientes de sensores instalados a 52m de altura, acima das copas das árvores, os dados foram disponibilizados pelo Experimento de Grande Escala da Biosfera-Atmosfera na Amazônia (LBA), (Torre K-34, Latitude: 2° 36' 32.67" S; Longitude: 60° 12' 33.48" W; altitude 140m).

O déficit de pressão de vapor foi obtido pela diferença ($e_s - e_a$), que representa maior ou menor concentração de vapor d'água, ou seja, a pressão que o vapor d'água exerce dentro de um sistema em estudo, assim:

$$DPV = e_s - e_a \quad (\text{eq. 1})$$

e_a é a pressão parcial do vapor d'água (hPa), determinada pela equação:

$$e_a = \frac{UR \times e_s}{100} \quad (\text{eq. 2})$$

UR é a Umidade Relativa do ar (%) e e_s a pressão de saturação do vapor d'água (hPa). A pressão de saturação do vapor d'água foi calculada a partir da temperatura do ar (t) (°C), usando a equação proposta por (Tetens, 1930):

$$e_s = 6,1078 \times 10^{\frac{7,5t}{(237,3+t)}} \quad (\text{eq. 3})$$

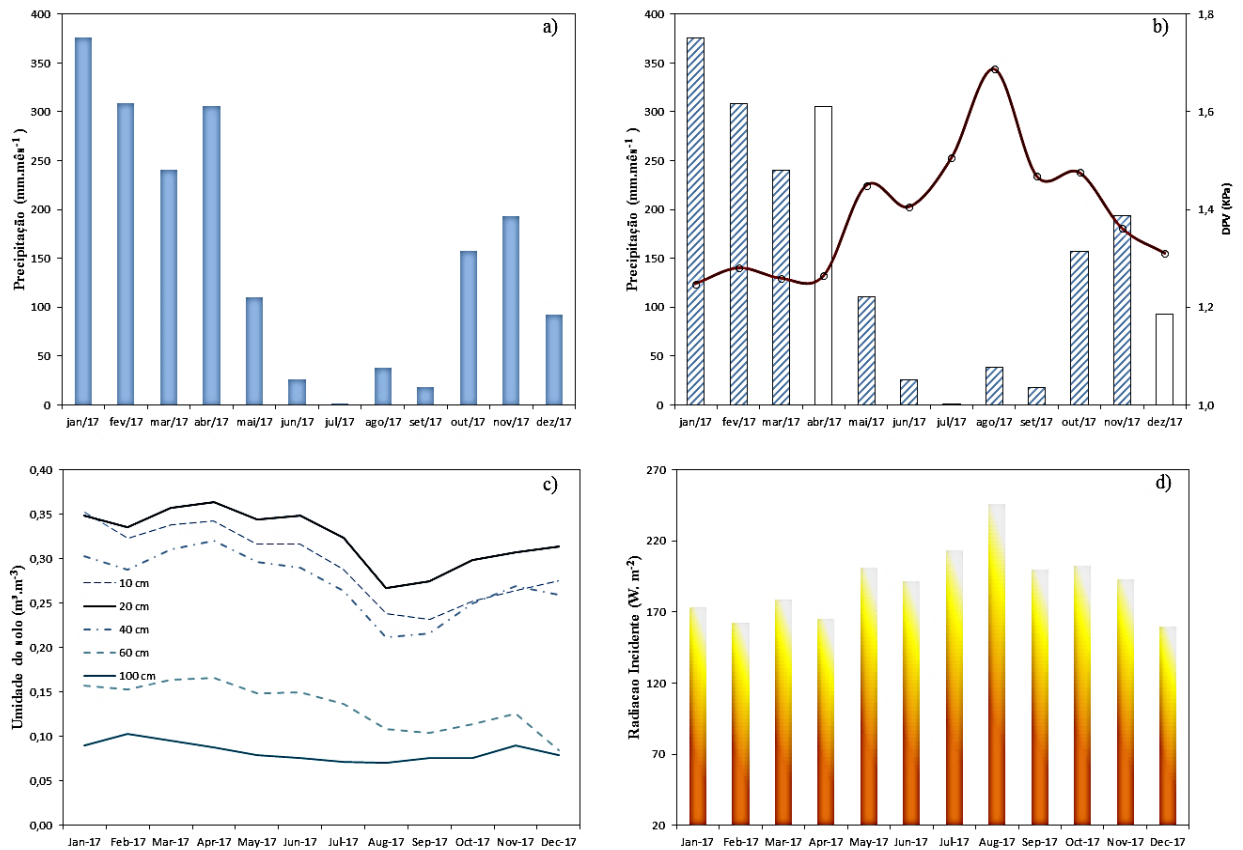


Figura 2: Variáveis ambientais: (a) precipitação média mensal: (b) barras indicam precipitação anual acumulada, barras destacadas em azul indicam os meses que as medidas ecofisiológicas foram realizadas, linha contínua vermelha déficit de pressão de vapor no ar ao longo do ano (DPV): (c) média mensal do teor de umidade do solo no perfil de 1 m de profundidade ao longo do ano: (d) média mensal da radiação incidente no topo do dossel florestal a 52m. Dados provenientes do experimento de Grande Escala da Biosfera-Atmosfera na Amazônia (LBA) Torre K-34, reserva biológica do cuieiras – 2017 e do Projeto Nova Geração de Experimentos em Ecossistemas Tropical - NGEE-Tropics - 2017.

Ciclo diurno das variáveis ambientais

Para o monitoramento dos ciclos diurnos (**Figura 3 e 4**) de densidade de fluxo de fótons fotossintéticos de irradiância (PPFD), temperatura e umidade do ar foram utilizados sensores específicos conectados a um datalogger (CR1000, NE, EUA) instalados no nível da copa das árvores nas áreas das torres K34 e B34 nos meses de janeiro, fevereiro, março, abril, maio, junho, agosto, outubro e novembro de 2017. Não foi possível coleta de dados de irradiância, umidade do solo na área da torre B34 devido limitações técnicas. Foi instalado na B34 um perfil com três termohigrômetro (Modelo, Campbell-EUA). O PPFD foi estimado a partir dos dados de irradiância (Thimijan e Heins, 1983). A aproximação $1 \text{ W.m}^{-2} \approx 4,6 \mu\text{mole.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, assim esse valor converte W.m^{-2} para $\mu\text{mole.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. Assumindo que piranômetro medem a radiação solar total e que apenas cerca de 50% da energia da radiação solar está na faixa de 400 a 700 nm, a conversão da radiação solar total para PPFD foi de $\sim 2.3 \mu\text{mole.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$.

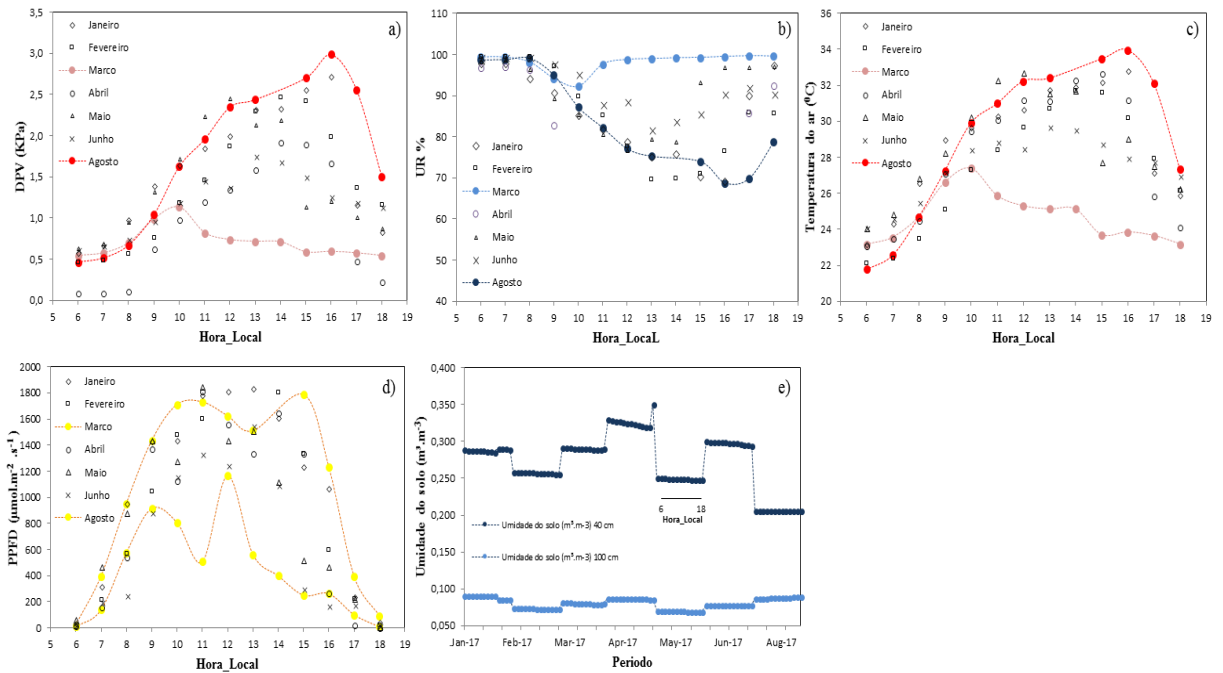


Figura 3: Variáveis ambientais para os ciclos diurnos na K34 para os dias de coletas nos meses; janeiro, fevereiro, março, abril, maio, junho e agosto de 2017: (a) DPV ao longo do dia. (b) Umidade relativa do ar ao longo do dia. (c) Temperatura do ar ao longo do dia. (d) PPFD ao longo do dia. (e) Umidade do solo ao longo do dia. Pontos vermelhos com linha tracejada indicam os dias nos meses com máximas e mínimas respectivamente nos períodos das coletas ecofisiológicas. Dados provenientes do experimento de Grande Escala da Biosfera-Atmosfera na Amazônia (LBA) Torre K-34, reserva biológica do cuieiras – 2017 e NGE-E-Tropics.

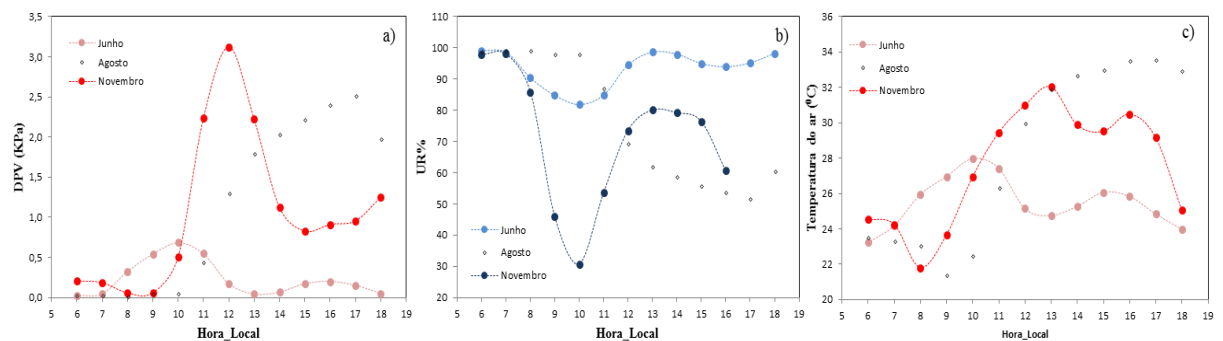


Figura 4: Resumo das variáveis ambientais para os ciclos diurnos na B34 para os dias de coletas nos meses; Junho, Agosto e Novembro de 2017: (a) DPV ao longo do dia. (b) Umidade relativa do ar ao longo do dia. (c) Temperatura do ar ao longo do dia. Pontos vermelhos com linha tracejada indicam os meses com máximas e mínimas respectivamente nos períodos das coletas ecofisiológicas. Dados provenientes do experimento Nova Geração de Experimentos em Ecossistemas Tropicais (NGEE-Tropics) instalados na torre B-34, na reserva biológica do rio cuieiras durante o ano de 2017.

3.2.2 *Espécies estudadas*

As espécies foram selecionadas levando em conta a acessibilidade ao dossel a partir de torres e disponibilidade de infraestrutura como energia para alimentar os equipamentos. As duas torres instaladas estão distribuídas ao longo do transecto norte-sul de parcelas permanentes (20 x 2500m) do Projeto Jacarandá (INPA e Japan International Cooperation Agency - JICA).

Os indivíduos arbóreos selecionados para este estudo estão localizados ao redor das duas torres K34 e B34. Foram amostradas duas árvores na torre K34 e duas árvores na torre B34, totalizando quatro indivíduos. As árvores estudadas representam famílias e gêneros hiperdominantes na Amazônia. As famílias Lecythidaceae, Sapotaceae e Fabaceae e os gêneros *Eschweilera* e *Pouteria*, estão entre as 20 famílias e gêneros mais dominantes respectivamente (Fauset *et al.*, 2015). As características típicas dessas árvores são apresentadas na **Tabela 1**.

Tabela 1: Descrição das árvores estudadas: altura que foram realizadas as medidas nas folhas (AF), altura total da árvore (AT), diâmetro a 1,30 m do solo (DAP), densidade da madeira (σ) e ranque de biomassa.

N	Local	Nome científico*	Família*	AF	AT	DAP	σ *
				(m)			(g/cm ³)
1	K-34	<i>Eschweilera cyathiformis</i>	Lecythidaceae	18,0	19,8	14,30	0,77
2	K-34	<i>Pouteria anômala</i>	Sapotaceae	29,5	31,0	35,3	0,81**
3	B-34	<i>Peltogyne excelsa</i>	Fabaceae	23,0	25	18,7	0,79**
4	B-34	<i>Micropholis guyanensis</i>	Sapotaceae	22,0	23	11,8	0,65

* (Fauset *et al.*, 2015). Hyperdominance in Amazonian forest carbon cycling

** (Zanne *et al.*, 2009). Global wood density database.

3.2.3 Aspectos fisiológicos

Potencial hídrico da Folha (Ψ_f)

O potencial hídrico das folhas (Ψ_f) das espécies foram determinados sob condições de campo durante o dia a cada hora entre 6:00h e 18:00h, uma folha por espécie a cada hora, totalizando treze folhas por indivíduo, utilizando-se um instrumento de câmara de pressão (Modelo 1000, PMS Instrument Company ®) conectada a um cilindro de nitrogênio de alta pressão (Scholander *et al.*, 1965). As medidas de Ψ_f foram realizadas imediatamente após a excisão de uma folha dos ramos de cada espécie, cortando o pecíolo com uma navalha, e em seguida inserindo a folha dentro da câmara e a pressão foi aumentada lentamente. O potencial

hídrico foliar foi determinado pela medida da pressão na câmara quando as primeiras bolhas de água começaram a fluir para fora do pecíolo (Turner, 1981).

Condutância estomática (g_s)

As medidas de g_s foram feitas diurnamente nas folhas superiores do dossel, completamente expostas ao sol, sem ataque de herbívoros e sem epífilas. Estas medidas foram realizadas em quatro folhas de cada espécie posicionadas no terço médio das copas em pleno sol, acessíveis a partir das torres K34 e B34. As folhas foram marcadas com pequenas placas de plástico e numeradas (F1, F2, F3 e F4), para além, seguiu-se uma classificação qualitativa das folhas como: maduras. Adicionalmente, na seleção das folhas, avaliou-se qualitativamente a condição de maturidade das mesmas. O g_s foi medido utilizando o equipamento porômetro de folhas modelo SD-1 (Decagon Devices®, WA, USA) no intervalo de 10 minutos a cada hora ao longo do dia (entre as 6:00h as 18:00h). Calibrações sucessivas do aparelho foram realizadas (no mínimo duas) para evitar erros na tomada de dados segundo recomendação do fabricante.

Temperatura foliar (T_f)

As medidas de T_f foram realizadas por meio de quatro diferentes técnicas: 1) medição instantânea através do Porômetro SD-1 (Decagon Devices®, WA, USA); 2) medidas por sensor radiômetro infravermelho (modelos SI-111 analógico e SI-131 digital, Apogee®) foi posicionado na estrutura da torre com o campo de visão para copa das árvores (um sensor infravermelho por árvore) configurados para medir a temperatura da superfície das folhas a cada cinco segundos e armazenar o valor médio dessas medições a cada 5 minutos, registradas em datalogger CR-3000 (Campbell Scientific® para o SI-111 sensores) e dataloggers EM-50 (Decagon® para os sensores SI-131) a uma dada distancia, (**Figura 5d**); 3) medidas com Termovisor (Modelo E5, Flir, EUA) a uma distância de 0,5 a 1m da folha com configuração especificada, e realizadas antes das medidas de g_s , (**Figura 5b**) e 4) medidas utilizando termopares tipo T com isolamento Teflon (Modelo OM-CP-OCTTEMP-A Nomad®, Omega Engineering), (**Figura 5a**) diretamente em contato com o lado abaxial de oito folhas em cada espécie, fixados por meio de fita branca respirável. Estas folhas com termopares estavam localizadas próximo às folhas onde se realizaram as medidas de g_s (**Figura 5c**). O datalogger foi configurado para registrar medidas a cada 15 segundos.



Figura 5. Condução do experimento em campo. A) Equipamento termocouple para aferição da temperatura foliar. B) Aferição com camera termal digital, FLIR. C) Sensor de temperatura tipo T conectado ao termocouple e sobre a superfície da folha. D) Sensor infra vermelha que afere a temperatura da copa.

3.2.4 Análise estatística

O delineamento experimental utilizado foi inteiramente casualizado, tendo como tratamentos as quatro espécies e as épocas do ano (de seca e chuvosa). Análises de variância (ANOVA) foram aplicadas para testar se ocorreram diferenças significativas quanto as medidas de g_s nas quatro folhas decada espécie ($P < 0,05$). A partir da Anova foi procedido a análise de variância das medidas de g_s durante o dia e teste de hipótese 1, onde foi aplicado o teste Tukey para comparar se existe diferenças nas medidas de g_s durante o dia e dentro dos grupos de espécies. Posteriormente, a partir da Anova foi procedido a análise de variância de Ψ_f durante o dia e para testar a hipótese 2. Para isso foi realizado o teste Tukey para verificar as diferenças no comportamento hídrico ($P < 0,05$) entre os grupos de espécies. A partir da Anova foi possível testar a hipótese 3, que é verificar as variações do Ψ_f ao longo dos períodos sazonais de precipitação e entre os grupos das espécies e ambientes K34 e B34. Para testar a hipótese 4, a partir da análise de variância das medidas de g_s e Ψ_f foi possível verificar

as variações ao longo dos períodos sazonais de precipitação e entre os grupos de espécies. A partir do modelo de regressão múltipla estabelecido foi possível testar a hipótese 5, e verificar o efeito das variáveis quantitativas (Tf-porometro, Tf-Flir, Tf-Termopar, Tf-infrared e Tar) com (DPV, PPFd, Concentração de CO₂, Umidade do solo) para predição de gs (P<0,05). O programa estatístico utilizado nas análises dos dados foi o Analyse It Software versão 4.95.1 (<http://www.analyse-it.com/;2009>) e o SigmaPlot versão 11.0.

4 Resultados fatores ambientais e fisiológicos

4.1 Condição hídrica das árvores

A progressão diária do Ψ_f ao longo do dia em todo período de coletas assumiu comportamento esperado, de maneira geral, houve tendência de diminuição do Ψ_f nas espécies do baixo e platô entre 9 e 10 horas, respectivamente, indicando condição favorável a abertura dos estômatos. Posteriormente observa-se uma tendência de aumento as 11 e 12-13 horas respectivamente indicando o fechamento estomático, em seguida por volta das 14 horas ha uma ligeira queda, voltando a se recuperar as 15 ate o final do dia às 18 horas indicando novamente o fechamento estomático. Observa-se comportamento diferenciado entre as espécies nos ambientes de platô e baixo em termos de magnitude e dinâmica do ciclo diária de Ψ_f (Figura 6).

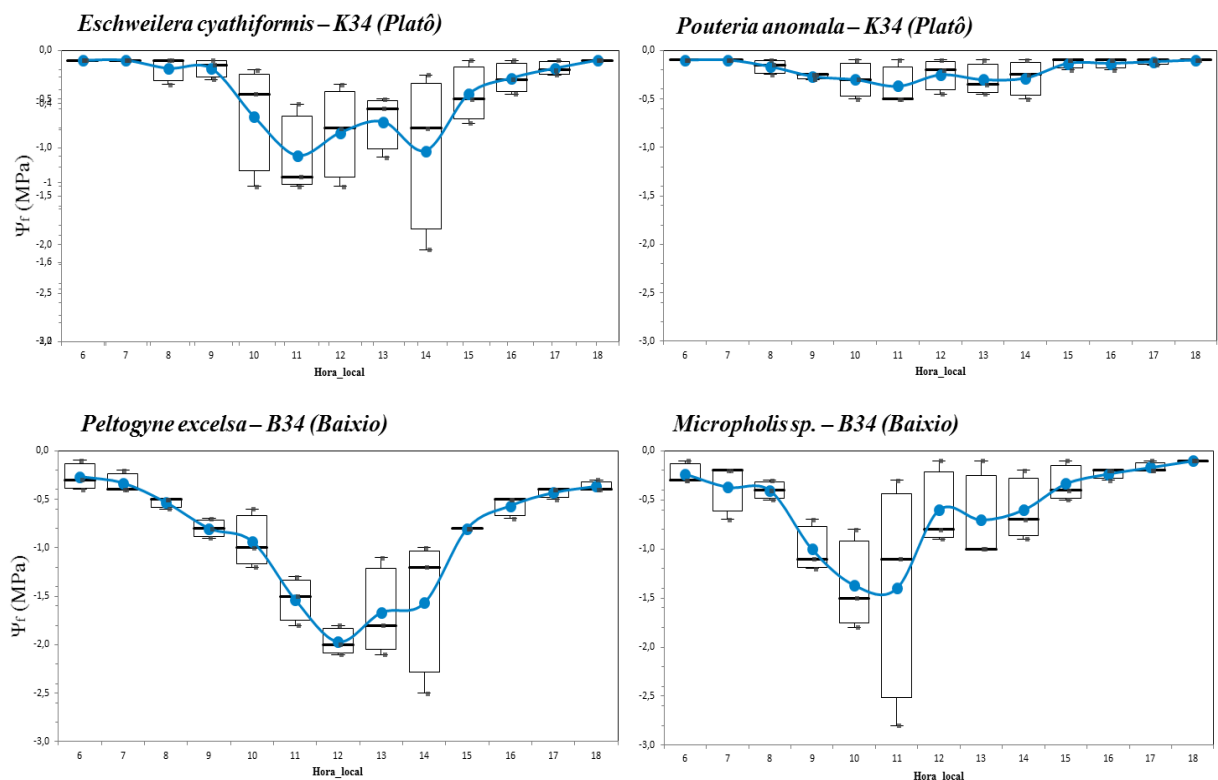
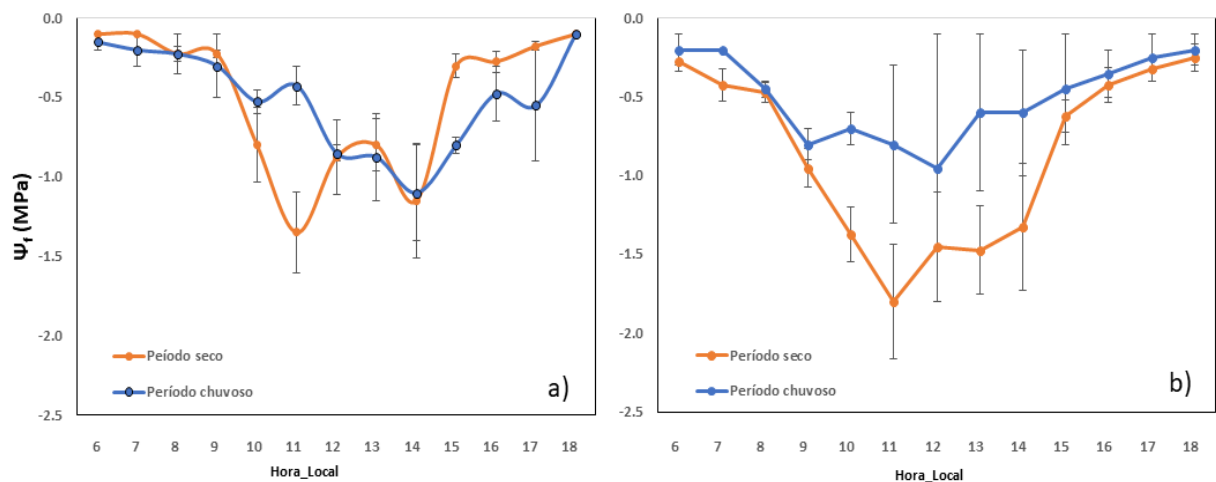


Figura 6: Progressão diária do potencial hídrico foliar entre 6:00 e 18 horas local. Retângulos indica a variação ao longo do dia, os pontos com linha azul indicam as médias, linha preta dentro do retângulo indica a mediana e barras indicam máximos e mínimos, Teste F $p > 0.05$.

O comportamento da progressão diária de Ψ_f das diferentes espécies na avaliadas foi significativo, de modo que a espécie *Eschweilera ciathiformis* e *Pouteria anomala* no platô é diferente em relação às espécies *Peltogyne excelsa* e *Micropholis guyanensis* no baixo (**Figura 7a**). Isso pode estar relacionado a um comportamento isohídrico das espécies no platô e um comportamento anisohídrico das espécies no baixo. O Ψ_f máximo observado nas espécies do platô -0,1 MPa e diferente comparado às espécies do baixo -0,3 MPa, o mesmo e observado para o Ψ_f mínimo de *Eschweilera ciathiformis* -2,1 MPa e *Pouteria anomala* -0,5 MPa no platô, enquanto o Ψ_f mínimo observado para *Peltogyne excelsa* -2.5 MPa e *Micropholis guyanensis* -2,8 MPa no baixo. O comportamento de Ψ_f das espécies ao longo dos períodos sazonais de precipitação parece ser influenciado pela redução do conteúdo de água no solo. A interação significativa entre os períodos (chuvoso e seco) com as espécies



indica que o efeito da diminuição do Ψ_f acontece de forma diferente para os ambientes Platô e Baixo (**Figura 7**).

Figura 7. Potencial hídrico com efeito dos períodos (chuvoso e seco), a) Platô e b) Baixo. As barras verticais são referentes ao erro padrão da estimativa.

4.2 Comportamento diário e sazonal de g_s em resposta a variáveis ambientais

Verificaram-se os padrões diários típicos das variáveis microclimáticas (déficit de pressão de vapor, radiação fotossinteticamente ativa), condutância estomática e potencial hídrico foliar para as quatro espécies nos dois ambientes Platô e Baixo (**Figuras 8 e 9: a), b)**,

c) e d)) respectivamente, em diferentes dias e nos períodos sazonais de precipitação (Chuvoso e seco).

No platô as curvas de progressões diárias de Ψ_f para as duas espécies são apresentadas na (**Figura 8: d**). Os valores encontrados pela manhã estavam próximos a $-0,1$ MPa, diminuindo ao longo do dia, e atingindo os valores mínimos entre 13 e 14 horas no período chuvoso e de 10 e 11 horas no período seco. Observa-se que os valores de Ψ_f aumentaram lentamente ao longo da tarde, chegando a alcançar os valores observados no início da manhã. Verifica-se que os valores de Ψ_f máximos medidos ao amanhecer durante o período chuvoso e seco, para as folhas das duas espécies, foram diferentes. Comparando-se as duas espécies, observa-se que *E. cyathiformis* apresentou valores de Ψ_f min mais negativos do que *P. anomala*. A relação entre PPFd e DPV que estão representados na (**Figura 8: a**) demonstram o efeito do DPV sobre o g_s . No início do período luminoso, nota-se uma relação positiva entre um aumento de DPV e g_s , até g_s atingir um valor máximo. A falta de aumento de T_f durante o curso diurno principalmente entre 12 e 14 horas, onde ha maior radiação solar e consequentemente maior T_{air} observado está ligado a um aumento de g_s (também taxa de transpiração) que desempenha um papel importante no resfriamento das folhas. Considerando o valor da T_f como no seu ponto ótimo para g_s e mesmo com o aumento de DPV, observa-se que g_s diminuiu, apesar da demanda evaporativa continuar aumentando durante a tarde, o que mostra o controle estomático na perda por transpiração. Essa redução de g_s devido ao controle estomático ocorreu depois do meio-dia e manteve-se ao longo do período da tarde. Essa relação parece ser intensificada para valores máximos de DPV durante o período seco. Esse padrão foi observado nas duas espécies no Platô. O valor do DPV variou entre 1,5 e 2,0 kPa e entre 2,4 e 2,8 kPa para *E. Cyathiformis* para período chuvoso e seco respectivamente e para *P. anomala* entre 1,5 e 2,5 kPa no período chuvoso e entre 1,5 e 1,8 kPa no seco.

As curvas diárias de potencial hídrico foliar para as duas espécies no baixio são apresentadas na (**Figura 9: d**). Os valores encontrados pela manhã estavam próximos a $-0,3$ MPa, diminuindo ao longo do dia, e atingindo os valores mínimos as 12 horas no período chuvoso e seco. Observa-se que os valores de Ψ_f aumentam lentamente ao longo da tarde, chegando a alcançar os valores observados no início da manhã. Verifica-se que os valores de Ψ_f máximos medidos ao amanhecer, e mínimos medidos ao meio-dia, durante o período chuvoso e seco, para as folhas das duas espécies foram diferentes. No início do período luminoso durante período seco, nota-se uma relação positiva entre o aumento de DPV e g_s , até g_s atingir um valor máximo. No entanto não se observa essa mesma relação no período chuvoso, onde DPV começa a aumentar a partir das 10h e g_s diminui de maneira acentuada. Esse comportamento pode ter sido influenciado pela precipitação do dia anterior e da

madrugada, reduzindo sobremaneira o DPV e g_s durante a tarde. Essa relação de DPV e g_s durante o período chuvoso pode ser bem melhor compreendida, ao se verificar aumento de g_s em resposta ao aumento de DPV. A redução de g_s , devido ao controle estomático ocorreu depois do meio-dia e manteve-se ao longo da tarde. Esse padrão foi observado nas duas espécies no baixio. O valor do DPV variou entre 2,4 e 2,6 kPa no período seco e entre 2,5 e 3,2 kPa no período chuvoso para *P. Excelsa* e *M. guyanensis*.

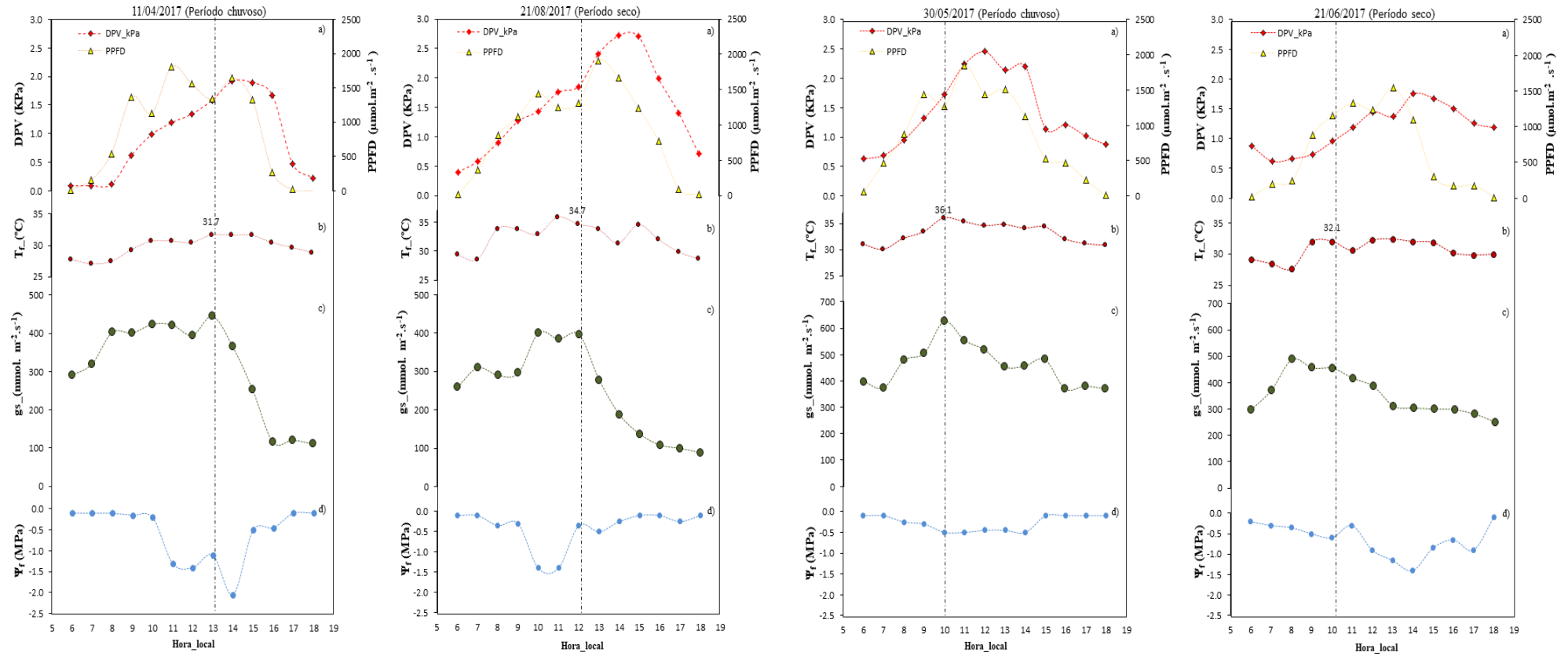
Eschweilera cyathiformis–K34 (Platô)*Pouteria anomala*–K34 (Platô)

Figura 8: Progressão diária: a) DPV (déficit de pressão de vapor) e PPFD (densidade de fluxo de fótons fotossintéticos de irradiância), b) Temperatura Foliar, c) Condutância estomática e d) Potencial hídrico da folha das espécies *Eschweilera cyathiformis* e *Pouteria anomala* no ambiente Platô durante dias em condições sazonais de precipitação chuvoso e seco, horário local. Linha vertical tracejada indica horário do dia de valor máximo para a condutância estomática.

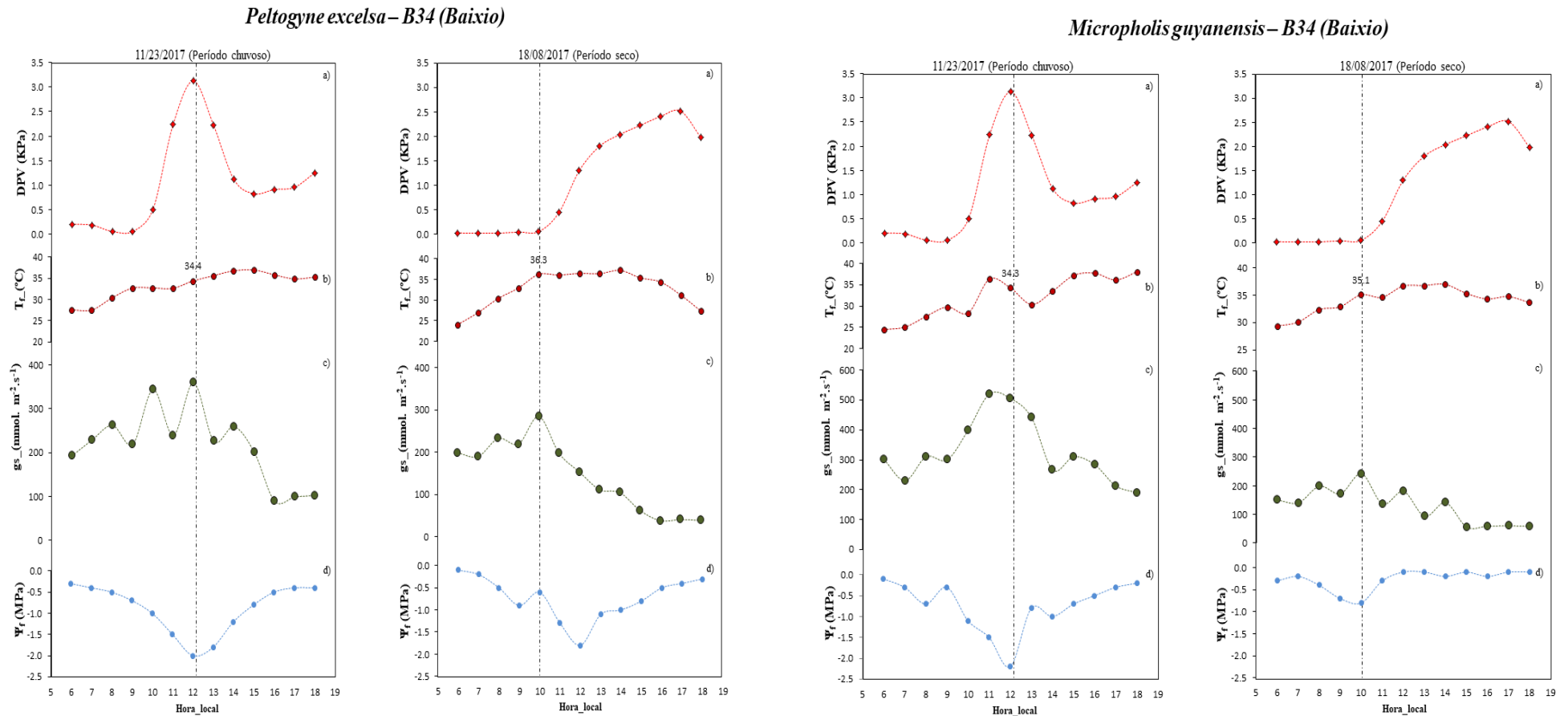


Figura 9: Progressão diária: a) DPV (déficit de pressão de vapor) e PFD (densidade de fluxo de fótons fotossintéticos de irradiância), b) Temperatura Foliar, c) Condutância estomática e d) Potencial hídrico da folha das espécies *Peltogyne excelsa* e *Micropholis guyanensis* no ambiente Baixio durante dias em condições sazonais de precipitação seco e chuvoso, horário local. Linha vertical tracejada indica horário do dia de valor máximo para a condutância estomática.

A dinâmica diurna de g_s das espécies como ilustrado na (**Figura: 10a, 10b, 10c e 10d**) aumentaram progressivamente desde a manhã até o meio da manhã em todo período de coleta de dados, e seguiu o mesmo padrão no platô e baixio (**Figura 10**). A condutância estomática, aumenta seus valores acentuadamente no início da manhã, até atingir os valores máximos entre 10 e 11h e 11 e 12h. Após esse pico, ocorre queda acentuada de g_s até o final do dia as 18h. Observa-se que g_s passou a diminuir mais lentamente durante a tarde. As espécies de platô apresentaram maiores valores de g_s em magnitude quando comparadas as espécies de baixio. A espécie *E. Cyathiformis* apresentou seu maior valor de g_s em cerca de = 600 $\text{mmol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, *P. anomala* chegou a apresentar valor de $g_s=650 \text{ mmol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. Já as espécies do baixio como *P. Excelsa* e *M. guyanensis* apresentaram seu valor máximo de g_s em cerca de = 510 $\text{mmol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, e $g_s=550 \text{ mmol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, respectivamente.

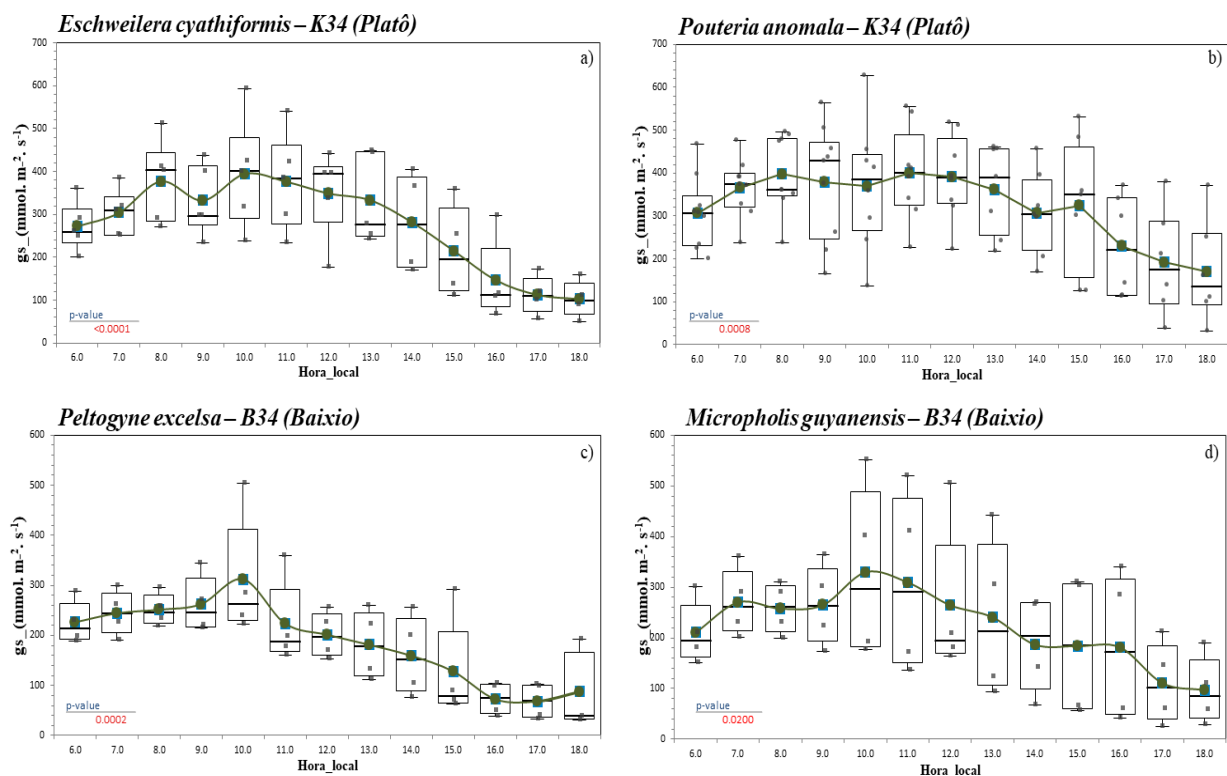


Figura 10. Progressão diária de g_s das 6:00 às 18 horas local. Retângulos indica a variação ao longo do dia, os pontos com linha verde indicam as médias, linha preta dentro do retângulo indica a mediana e barras indicam máximos e mínimos, Teste F $p>0.05$.

Para a dinâmica de g_s das espécies em resposta aos diferentes períodos sazonais de precipitação (chuvoso e seco) para os grupos 1 e 2, respectivamente, como ilustrado na (**Figura 11a, 11b, 11c e 11d**), houve diferença significativa, em que se observa diminuição de

g_s consideravelmente no período seco, quando comparado ao período chuvoso, com padrão similar para as espécies de platô e baixio.

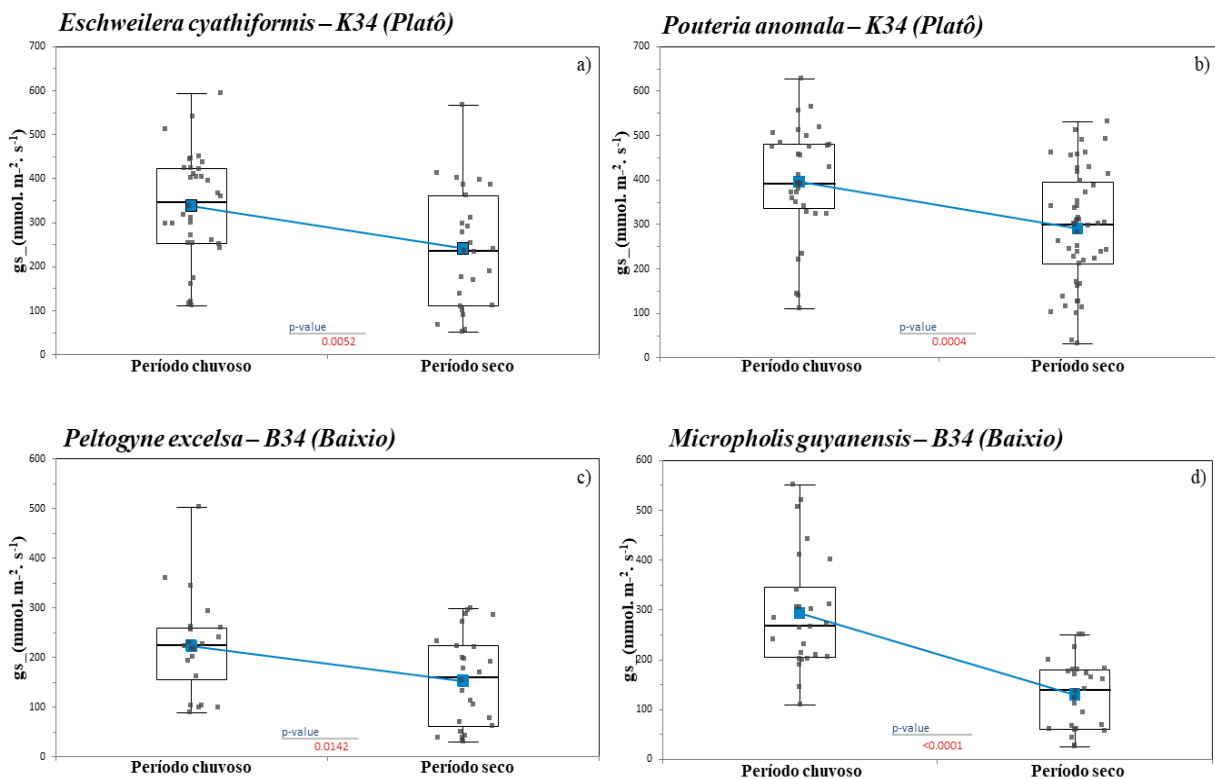


Figura 11. Comportamento de g_s em resposta a sazonalidade da precipitação (chuvoso e seco) dentro do grupo das espécies. Tukey $\alpha > 0.05$. As barras verticais são referentes ao erro padrão da estimativa, retângulos e linha azul representa a diferença das medias dentro das espécies. Linha preta dentro do retângulo representa à mediana e as barras máximos e mínimos.

4.3 Aferição da temperatura foliar com diferentes técnicas

As medidas de T_f nas espécies do baixio e platô, e para os períodos chuvoso e seco, são avaliadas considerando as diferentes técnicas. Os resultados mostram diferenças significativas de modo que a medida com o pirômetro, ou seja, medidas obtidas instantaneamente e simultaneamente com g_s , demonstram maior diferença significativa quando comparadas com as técnicas do Termovisor (Flir), Termopares e Sensor InfraRed, assim como em relação as medidas de temperatura do ar com Termohigrômetros (**Tabela 3**). Valores mínimos de T_f no platô foram da ordem de (27,1 e 27,4 °C) e (25,8 e 27,1 °C) para *E. Cyathiformis* e *P. anomala*, respectivamente. Enquanto que T_f mínima no baixio foi da ordem de (19,9 e 24,0 °C) e (24,5 e 24,0 °C) para *P. Excelsa* e *M. Guyanensis*, respectivamente. Observa-se que T_f é muito superior a T_a . A diferença de T_f de *E. Cyathiformis* e *P. anomala* com T_a é da ordem

de (2,0 e 1,2 °C) e (3,3 e 4,6 °C) para os períodos chuvoso e seco, respectivamente. Enquanto que a diferença de T_f de *P. Excelsa* e *M. Guyanensis* com *Tar* é da ordem de (4,6 e 7,2 °C) e (4,9 e 8,7 °C) nos períodos chuvoso e seco, respectivamente. O valor máximo de T_f apresentou uma variância quanto aos períodos sazonais, da ordem de (+0,3 e +2,5 °C) para *E. Cyathiformis* e *P. Anomala* no período seco no platô, respectivamente, e da ordem de (+1,9 e +3,1 °C) para *P. Excelsa* e *M. Guyanensis* no período seco no baixio, respectivamente. Observaram-se variação dos valores ótimos de T_f no platô em relação g_s sazonalmente. Para *E. Cyathiformis*, T_f ótimo foi (34,7 e 35,0 °C) para valores máximos de g_s de (592,9 e 400,7 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) nos períodos chuvoso e seco, respectivamente; para *P. anomala* T_f ótimo foi (36,0 e 38,5 °C) para valores máximos de g_s (626,4 e 530,2 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), respectivamente. Já os valores ótimos de T_f no baixio em relação g_s variou sazonalmente. Para *P. Excelsa*, T_f ótimo foi (38,8 e 40,7 °C) para valores máximos de g_s de (550,9 e 250,6 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) nos períodos chuvoso e seco, respectivamente, para *M. guyanensis* T_f ótimo foi (39,1 e 42,2 °C) para valores máximos de g_s (503,1 e 299,4 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$).

Tabela 3: Descrição das árvores estudadas e diferentes técnicas de aferição de T_f : Máximos, mínimos e media em dois períodos sazonais de precipitação (Chuvoso e seco). Valores em verde representam a máxima condutância e valores em vermelho representam valores ótimos de temperatura foliar para condutância.

ID	Espécies		Período Chuvoso			Período Seco		
			Max	Min	Media	Max	Min	Media
1-K34	<i>Eschweilera cyathiformis</i>	Grupo						
			592.9	110.9	354.4	400.7	89.0	267.2
		Temp_F_Porometro	34.7	27.1	31.0	35.0	27.4	30.7
		Temp_F_Flir	33.1	23.5	29.0	35.9	27.1	31.6
		Temp_F_Termopar	34.5	27.2	31.0	34.5	24.9	29.6
		Temp_F_InfraRed	32.4	22.9	28.3	34.2	24.0	28.9
		Temp_ar	32.7	22.8	28.7	33.8	24.3	29.1
2-K34	<i>Pouteria anomala</i>	Grupo						
			626.4	110	396.4	530.2	98.9	331.2
		Temp_F_Porometro	36.0	25.8	31.5	38.5	27.1	30.8

Continuação da tabela 3...

	Temp_F_Flir	B***	36.1	27.0	32.2	38.2	25.6	29.6
	Temp_F_Termopar	C**	33.4	23.3	28.9	34.5	24.5	28.6
	Temp_F_InfraRed	D***	31.8	21.9	26.7	33.7	21.5	26.5
	Temp_ar	E***	32.7	22.1	27.5	33.9	21.7	27.3
1-B34	<i>Peltogyne excelsa</i>							
	gs_(mmol. m ⁻² . s ⁻¹)		503.1	88.8	224.2	299.4	30.9	153.3
	Temp_F_Porometro	A***	38.8	19.9	31.5	40.7	24.0	33.9
	Temp_F_Termopar	B**	36.6	20.9	26.5	37.6	22.7	27.8
	Temp_F_InfraRed	C***	35.4	22.6	29.0	35.8	21.4	28.2
	Temp_ar	D**	34.2	21.7	28.9	33.5	21.4	26.9
2-B34	<i>Micropholis guyanensis</i>							
	gs_(mmol. m ⁻² . s ⁻¹)		550.9	110.2	292.9	250.6	25.2	129.8
	Temp_F_Porometro	A***	39.1	24.5	32.1	42.2	24.0	34.7
	Temp_F_Termopar	B**	40.4	20.7	27.6	39.8	24.4	28.1
	Temp_F_InfraRed	C***	35.4	22.6	28.8	35.8	21.4	28.2
	Temp_ar	D**	34.2	21.7	28.8	33.5	21.4	26.9

4.4 Correlação do DPV, T_f e g_s

Observou-se uma correlação positiva entre as variáveis quantitativas e o comportamento de g_s . Para todo o período de coleta se observa a configuração de comportamento de histerese entre a condutância estomática e DPV e T_f , de modo que no período da manhã ocorre tendência de aumento de g_s com aumento de DPV e T_f até um ponto ótimo, que em seguida inicia seu decréscimo até o final da tarde com relações distintas entre g_s e DPV e T_f no ciclo de retorno (**Figura 12**).

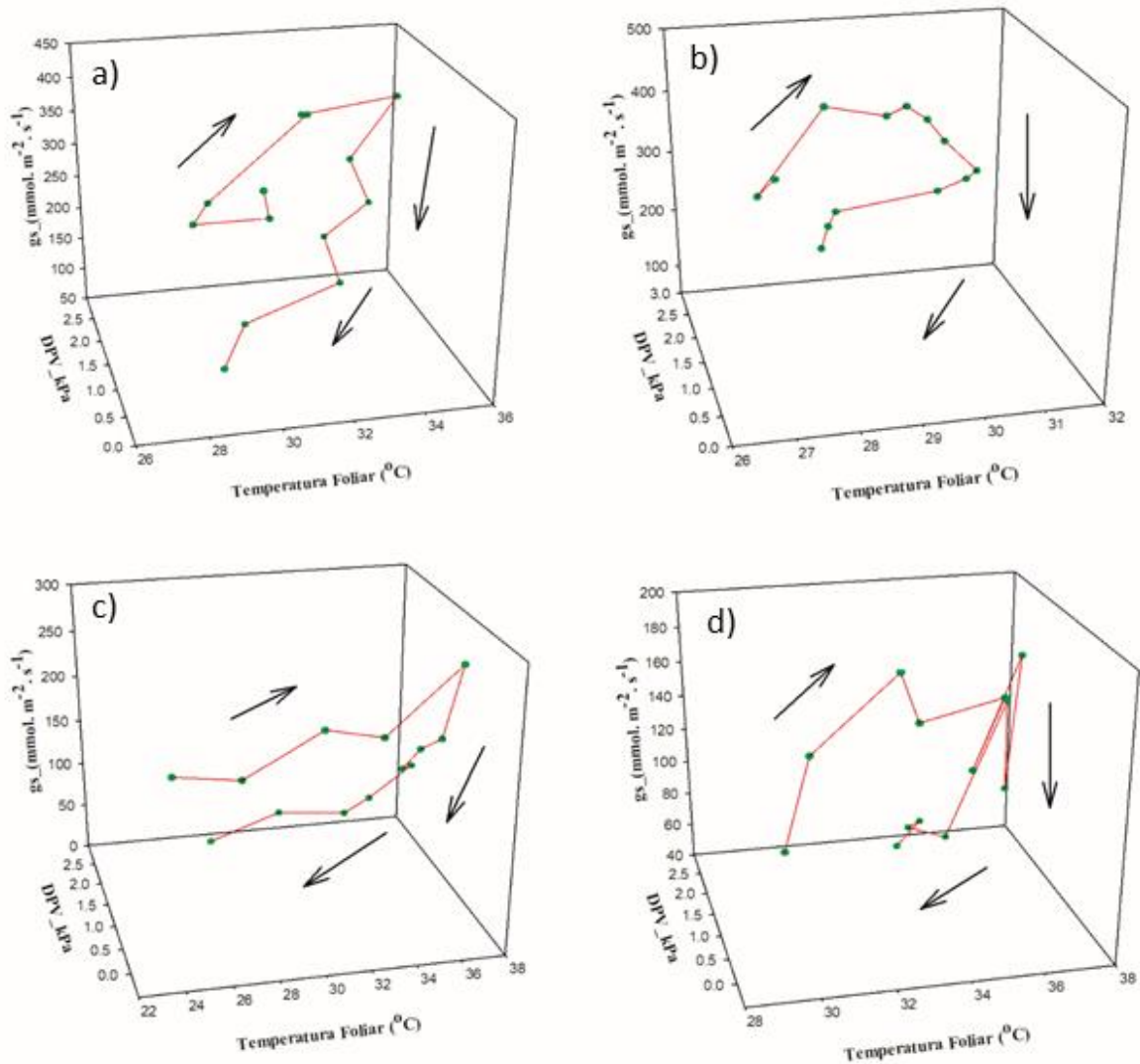


Figura 12: Correlação da Condutância estomática (g_s) vs Déficit de pressão de vapor VPD e T_f . a) *Eschweilera cyathiformis* b) *Pouteria anomala* c) *Peltogyne excelsa* e d) *Micropholis guyanensis*. Correlação Person.

4.5 Efeito do DPV e T_f para g_s

Quanto ao efeito do DPV e T_f derivação de g_s foi estabelecido um modelo de regressão linear múltipla, em que se observou dentre essas variáveis quantitativas, qual dela tem maior efeito sobre g_s . No platô, para *E. cyathiformis*, observou-se que a T_f apresentou um maior efeito sobre g_s , para os dois chuvoso e seco (Figura 13a e 13b).

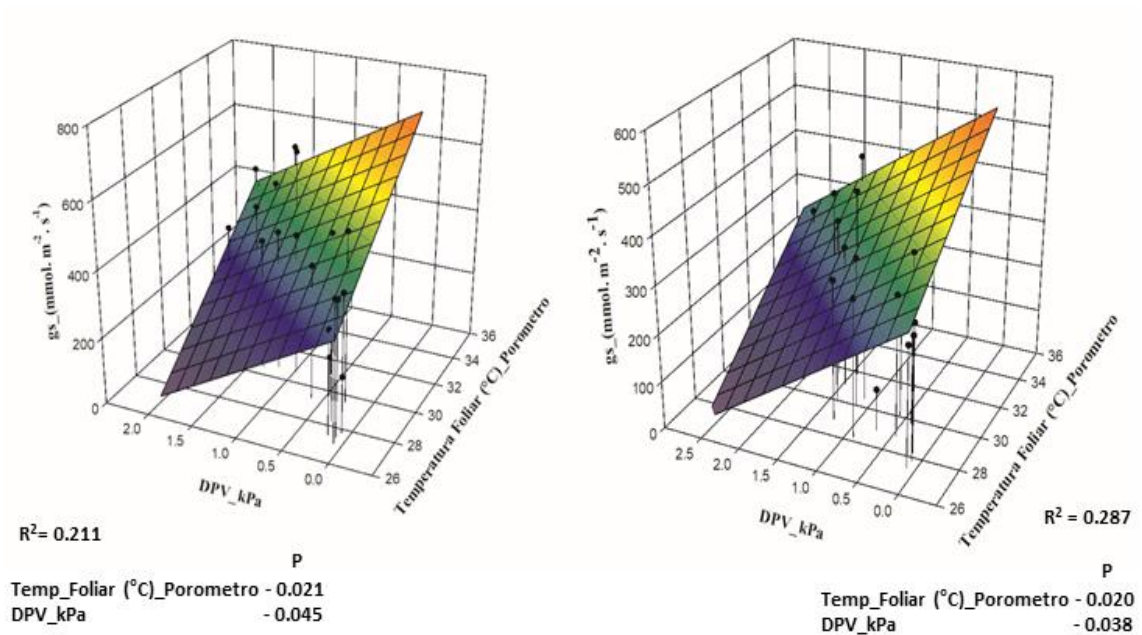


Figura 13: Condutância estomática g_s - eixo Z, de *Eschweilera cyathiformis* e a sua dependência a T_f - eixo X e VPD – eixo Y. As plantas foram medidas em condições de campo em diferentes períodos sazonais de precipitação (painéis da esquerda a) período chuvoso e da direita b) período seco). Linhas verticais com bolinhas pretas representam médias das variáveis observadas. Regressão linear múltipla, valores de P indicam a significância dos respectivos parâmetros e seus efeitos na predição de g_s (* $P < 0,05$).

No platô, para *P. anomala*, observou-se que o DPV e T_f não foi suficiente para prever um maior efeito sobre g_s , no período sazonal chuvoso, enquanto no período seco DPV demonstrou maior efeito sobre g_s (Figura 14a e 14b).

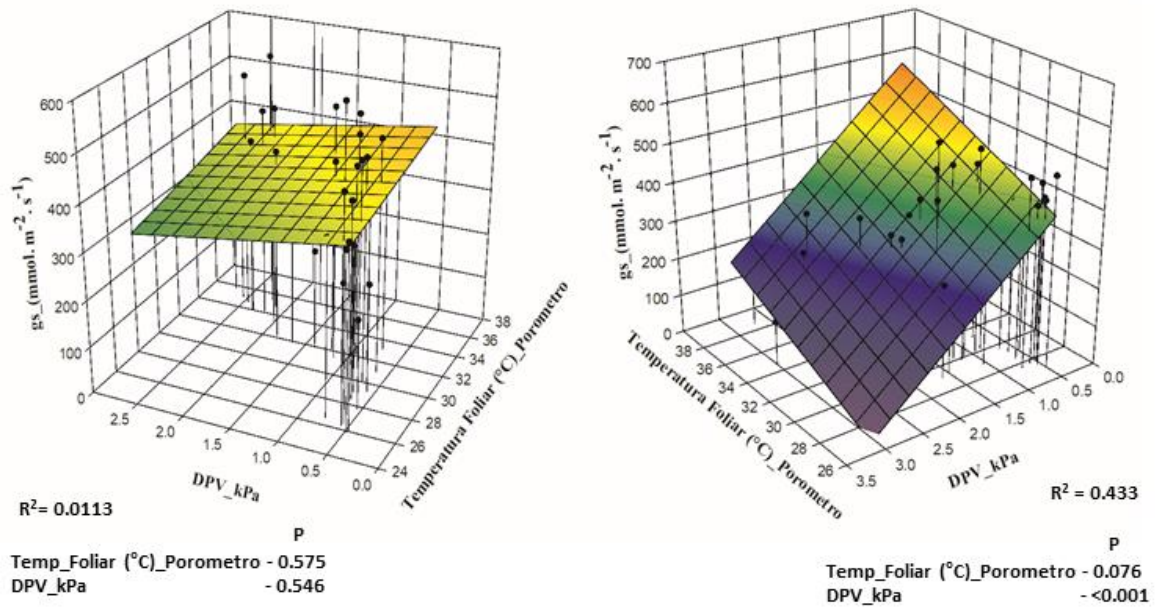


Figura 14: Condutância estomática g_s - eixo Z, de *Pouteria anomala* e a sua dependência a T_f - eixo X e VPD - eixo Y. As plantas foram medidas em condições de campo em diferentes períodos sazonais de precipitação (painéis da esquerda a) período chuvoso e da direita b) período seco). Linhas verticais com bolinhas pretas representam medias das variáveis observadas. Regressão linear múltipla, valores de P indicam a significância dos respectivos parâmetros e seus efeitos na predição de g_s (* $P < 0,05$)

No baixio, para *P. excelsa* e *M. guyanensis*, observou-se que o DPV demonstrou ter um maior efeito sobre g_s , nos períodos sazonais chuvoso e seco, (Figura 15a, 15b e 16a e 16b), respectivamente. No entanto observa-se que a magnitude de DPV varia conforme o período sazonal, de modo que no período seco um menor valor de DPV é suficiente para afetar g_s , esse padrão foi demonstrado para as duas espécies no baixio.

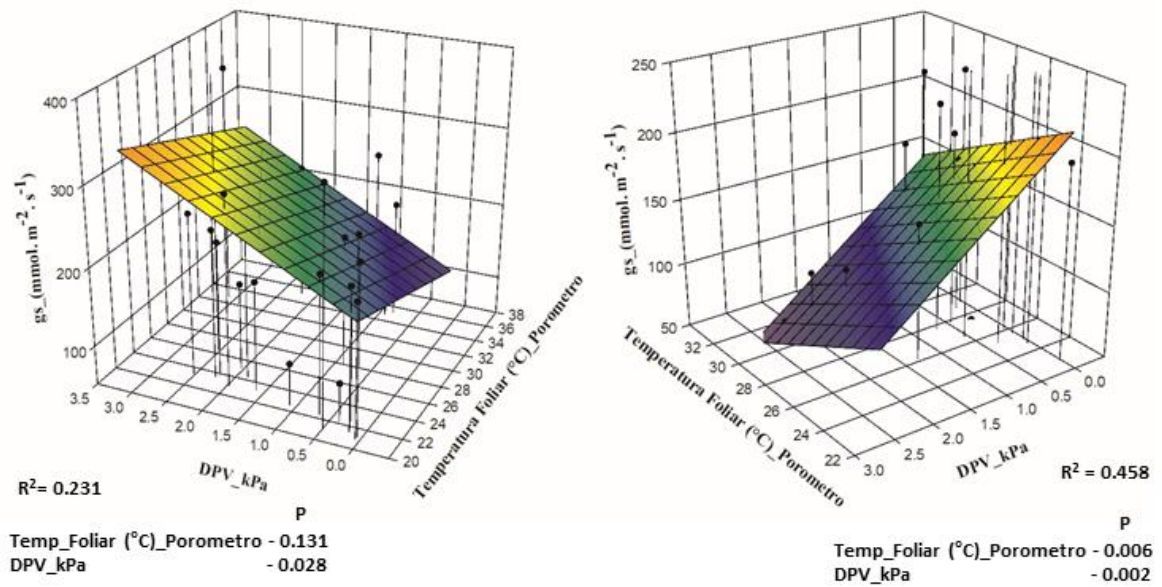


Figura 15: Condutância estomática g_s - eixo Z, de *Peltogyne excelsa* e a sua dependência a T_f - eixo X e VPD - eixo Y. As plantas foram medidas em condições de campo em diferentes períodos sazonais de precipitação (painéis da esquerda a) período chuvoso e da direita b) período seco). Linhas verticais com bolinhas pretas representam medias das variáveis observadas. Regressão linear múltipla, valores de P indicam a significância dos respectivos parâmetros e seus efeitos na predição de g_s (* $P < 0,05$).

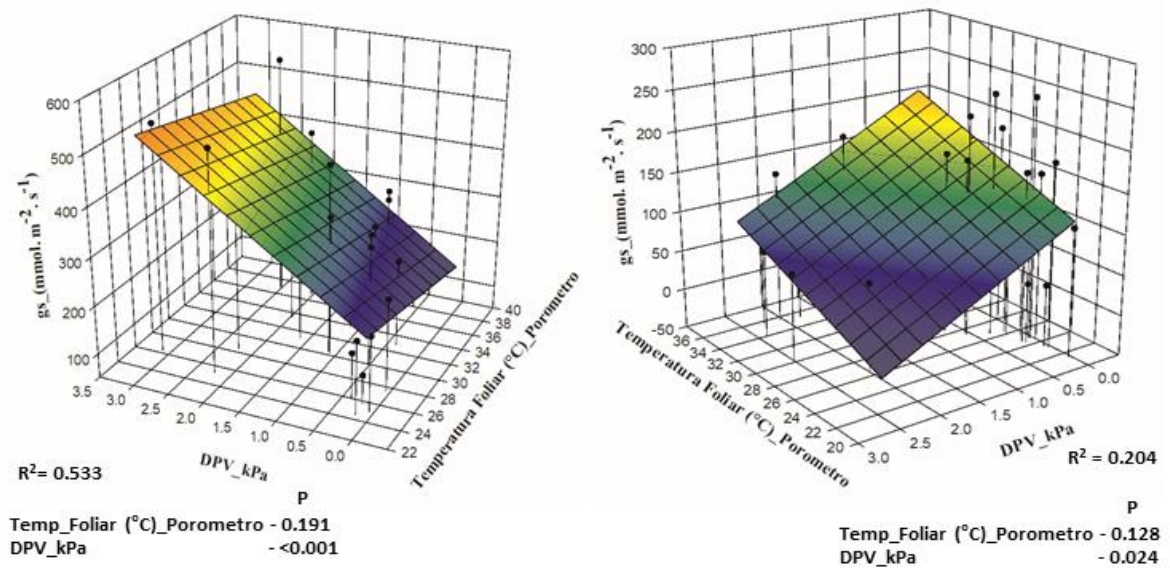


Figura 16: Condutância estomática g_s - eixo Z, de *Micropholis guyanensis* e a sua dependência a T_f - eixo X e VPD – eixo Y. As plantas foram medidas em condições de campo em diferentes períodos sazonais de precipitação (painéis da esquerda a) período chuvoso e da direita b) período seco). Linhas verticais com bolinhas pretas representam medias das variáveis observadas. Regressão linear múltipla, valores de P indicam a significância dos respectivos parâmetros e seus efeitos na predição de g_s (* $P < 0,05$).

5 Discussão

5.1 Efeito do gradiente ambiental no comportamento de Ψ_f das espécies

O potencial hídrico foliar diminuiu com o aumento da temperatura e do DPV em ambas as espécies. Normalmente, g_s diminui com um declínio no Ψ_f em uma ampla gama de espécies isohídricas e anisoídricas (Klein, 2014). Mas, nesse estudo, apesar de um declínio no potencial de água, g_s aumentou com o DPV. Os estômatos podem ter sido abertos com o aumento da temperatura devido, em parte, a mudanças na condutividade hidráulica. Quando a temperatura aumenta, a viscosidade da água diminui e a condutância do mesofilo (g_m) aumenta, o que pode melhorar o fornecimento de água aos locais de evaporação e, assim, aumentar a abertura estomática (Caemmerer e Evans, 2015). A resistência ao vapor de água e à transferência de calor entre os locais de células de evaporação e guarda, que induzem diferenças de temperatura e DPV nesses locais, também pode regular a abertura estomática

em resposta à transpiração (E) e T_f (Mott e Peak, 2013). O aumento geral na condutância hidráulica total das árvores devido à viscosidade da água pode ser modificado pela variabilidade dependente da temperatura na condutividade hidráulica do xilema, que, devido a diferenças nas características vasculares, pode contribuir para diferenças nas respostas das plantas, em particular, espécies coabitando diferentes habitat com condições micrometeorológicas diferentes podem apresentar por exemplo maior e menor diâmetro de vasos condutores de seiva no xilema, no baixio e platô respectivamente (Wolf *et al.*, 2016; Cosme *et al.*, 2017b). As plantas podem ajustar g_s para maximizar a absorção CO_2 (resultando em maior E) mas ainda proteger xilema contra cavitação excessiva (Mcadam e Brodribb, 2015). As espécies do Platô *P. anomala* e *E. cyathiformis* regulam g_s e consequentemente a E de maneira eficaz, de modo que não se observou alteração com a variação no aumento de DPV durante o dia, protegendo assim o xilema contra a cavitação. Este resultado pode sugerir que no Platô a resistência global da via hidráulica (incluindo xilema e a Resistência do mesofilo) das espécies contribuiu significativamente para a regulação de g_s e consequentemente da E . Em contraste, observou-se que nas espécies do baixio *P. Excelsa* e *M. guyanensis* um maior efeito de DPV no controle estomático e por consequência na E . Uma menor sensibilidade das espécies do Baixio para regular g_s e E , em função do aumento da temperatura, ou seja, com aumento do DPV, pode impactar negativamente a sobrevivência das espécies que coabitam esse habitat frente aos cenários de mudança climática, em especial os eventos de extrema seca (Carnicer *et al.*, 2013). Portanto, a partir dos resultados dessa pesquisa, a hipótese de que numa escala espacial Baixio e Platô em condições microhidrológicas de habitat diferentes direcionam as espécies que coabitam esses ambientes a diferentes estratégias inerentes ao funcionamento dos estômatos pode ser uma forte evidência.

5.2 O efeito das variáveis ambientais na Condutância estomática

Os estômatos desempenham um papel fundamental na regulação dos fluxos de água e dióxido de carbon, no sistema solo-planta-atmosfera, regulam assim, o crescimento das plantas e os ciclos biogeoquímicos da água e carbono. Está bem estabelecido que a condutância estomática em espécies de plantas depende de condições como a irradiância solar, temperatura da folha, umidade, solo e status da água da planta (Marengo Mendoza e Lopes, 2005). O processo de abertura e fechamento dos estômatos está relacionado principalmente com a intensidade de luz e o estado de hidratação da folha, dessa forma, o

funcionamento dos estômatos influencia a produtividade das plantas com redução da fotossíntese provavelmente devido à queda de g_s (Da Costa e Marengo, 2007). Com relação às oscilações diurnas em g_s , os resultados deste trabalho concordam com os relatados por Da Costa e Marengo, 2007 que trabalhando com *Carapa guianensis* Aubl observaram que os valores de g_s foram maiores nos horários da manhã, resultante do efeito do potencial hídrico na condutância estomática. O estudo de Cascardo *et al.*, 1993 também constataram que a condutância estomática *Hevea brasiliensis* Muell., é máxima quando o teor de água da folha é alto, o que ocorre nas primeiras horas da manhã, quando a folha não perdeu muita água por transpiração. A queda de g_s ao longo do dia pode ser atribuída ao aumento do DPV, à diminuição do potencial hídrico da folha ou ao efeito combinado de ambos os fatores, sem excluir o efeito da irradiância (Raschke, 1975). Também em *Rapanea guianensis* Lam., e *Roupala montana* Aubl., o potencial hídrico da folha é máximo pela manhã, mas diminui até atingir valores mínimos entre 13:00 e 15:00 h, aumentando a turgidez da folha gradativamente durante a tarde (Naves-Barbiero *et al.*, 2000). Padrões semelhantes do efeito do horário do dia na transpiração foliar foram descritos em estudos no sub-bosque (Kaiser e Kappen, 2000) com mudas de espécies florestais (Maruyama *et al.*, 2005) e em espécies pioneiras (Ishida e Toma, 1999). Embora os resultados desse estudo tenham demonstrado um maior efeito do DPV do que T_f em g_s , para entender o comportamento estomático das plantas, este pode responder simultaneamente a um conjunto de fatores que interagem de forma coordenada e altamente complexa (Mendes e Marengo, 2014). Enquanto, a baixa concentração de CO_2 e a alta irradiância estimulam diretamente a abertura dos estômatos, a baixa umidade e a transpiração excessiva causam diminuição no potencial hídrico foliar, o que pode levar ao fechamento dos estômatos (Hsiao, 1973; Marengo *et al.*, 2006). Isto mostra que a taxa de crescimento de uma espécie é determinada não apenas pela capacidade de assimilação de carbono, mas por uma série de outros fatores como a taxa de respiração, a eficiência na translocação de assimilados e a superfície foliar da planta, que interagem de forma complexa, e cujo resultado final é o acúmulo de biomassa (Marengo Mendoza e Lopes, 2005). Nos períodos sazonais de precipitação, a temperatura e o DPV tiveram efeitos importantes sobre os g_s , como descrito por (Fredeen e Sage, 1999). O aumento em g_s com aumento de T_f foi encontrado em ambas as espécies, no baixio e platô, apesar das possíveis grandes diferenças na morfologia foliar, estrutura do xilema e fisiologia. A relação do fluxo de seiva, T_f , DPV e irradiância demonstra um processo de histereses muito forte, (Gimenes *et al.* 2018) observaram que o g_s máximo apresenta o mesmo comportamento de histereses. Tal histerese de g_s para irradiância também foi descrito anteriormente por (Violet-Chabrand *et al.*, 2013). No entanto, devido a estas diferenças, a magnitude da abertura estomática, em resposta ao DPV e T_f , juntamente com os

efeitos sobre os processos fisiológicos, tais como g_s , conseqüentemente A e E , associados às condições microhidrológicas, diferiu entre as espécies quanto os períodos chuvoso e seco. Isso implica que a interação entre o período sazonal de precipitação seca, o que diminuiu g_s , e o aumento do DPV juntamente com a T_f , sugere que esses fatores podem contribuir para diferenças de comportamento entre as espécies no clima futuro. Estudos têm demonstrado que o DPV e a T_f que g_s é regulado por mecanismos mais complexos do que simplesmente E (Mott e Parkhurst, 1991), e que mudanças de temperatura afetam a relação entre g_s , A e E (Urban *et al.*, 2017). Valor baixo de g_s no período seco pode resultar em baixa eficiência de utilização de água no processo da A . A vantagem de valores baixos de potencial hídrico, que favorecem espécies que coabitam ambientes sob uma condição ilimitado de água no solo, em particular o baixio na Amazônia Central pode comprometer a sua existência durante ondas de calor, longos períodos de seca, quando a alta E pode esgotar a água disponível no solo, resultando em aumento do estresse hídrico, especialmente sob condições iniciais de baixa umidade do solo, comprometendo assim o ganho de biomassa das espécies e conseqüentemente o NPP do ecossistema nesses locais.

5.3 Efeito do gradiente ambiental na T_f ótima para g_s

Estudos na Amazônia encontraram altas temperaturas foliares ao meio-dia resultado de grande DPV na atmosfera, o que implica em altas taxas de transpiração e reduções no Ψ_f . Para evitar a perda de água excessiva e Ψ_f , uma redução de g_s a tarde é frequentemente observada, resultando em uma depressão durante a tarde das taxas de fotossíntese líquida de folha, e por conseqüência o NPP do ecossistema (Koch *et al.*, 1994; Piedade *et al.*, 1994b; Goulden *et al.*, 2004; Fontes *et al.*, 2016). A temperatura influencia de forma negativa a produção florestal, uma vez que a captura de CO_2 é afetada por temperaturas mais elevadas, sendo a floresta, mais sensível às mudanças de temperatura do que às mudanças na concentração de CO_2 atmosférico (Clark, 2004). As altas temperaturas observadas neste estudo, podem afetar de forma direta A , alterando a atividade das enzimas fotossintéticas, e de forma indireta provocando o fechamento dos estômatos devido ao aumento do DPV entre a folha e o ar (Marengo *et al.*, 2007; Sage e Kubien, 2007). Os resultados dessa pesquisa indicam que há uma forte resposta positiva direta de g_s ao aumento de T_f , como demonstraram (Urban *et al.*, 2017). Assim, em condições de altas temperaturas, pode ocorrer o fechamento dos estômatos, ao provocar aumentos na concentração de CO_2 na câmara subestomática, seja por aumento na respiração ou pela redução na atividade fotossintética

(Salisbury e Ross, 1992). No entanto, os efeitos da temperatura foliar no comportamento estomático e, conseqüentemente em A, diferiu nesse estudo principalmente entre as espécies e entre as condições ambientais no Platô e Baixio, assim, observou-se que há uma grande variação na temperatura foliar ótima para as diferentes espécies como observado por (Tribuzy, 2005).

6 Conclusão

Espécies arbóreas coabitando floresta ombrófila densa de terra firme na Amazônia central exibiram relações hídricas foliares divergentes em ambientes diferentes.

Os valores máximos para condutância estomática (gs) mostraram ser influenciadas pelo horário do dia e diferentes períodos sazonais de precipitação diretamente relacionado aos ciclos diurnos e anuais das variáveis meteorológicas o que indica a importância da realização de medições de gs ao longo do tempo.

Os resultados relacionados a gs sugerem que essa componente exerce papel importante nas relações hídricas das árvores. Adicionalmente gs se mostrou sensível as variáveis quantitativas DPV e Temperatura foliar. O DPV parece atuar de forma mais significativa principalmente no período seco.

As espécies de platô apresentaram mecanismos de uso e conservação de água uma vez que o comportamento foi tipicamente isohídrico o que pode convergir em aclimações fisiológicas de redução de gs. Em contraste as espécies do baixio apresentaram comportamento anisohídrico. Portanto, em virtude da conservação de água nas folhas houve a limitação na magnitude de gs para o período seco, em contrapartida houve uma sensibilidade maior de gs ao DPV. Isso pode ter grandes implicações sobre o entendimento de como as espécies estrategicamente sobreviverão à extremos eventos, principalmente longos períodos de seca nos cenários de mudança climática.

7 CAPITULO 2

Israel de J. Sampaio Filho¹, Kolby J. Jardine^{1,2,*}, Rosilena C.A de Oliveira³, Bruno O. Gimenez¹, Leticia O. Cobello¹, Luani R. de O. Piva⁴, Luiz A. Candido¹, Niro Higuchi¹, Jeffrey Q. Chambers^{1,2}. Below versus above ground plant sources of abscisic acid (ABA) at the heart of tropical forest response to warming. Submeted and Accepted: 05/07/2018 on International Journal Molecular Science – IJMS.

Below versus above ground plant sources of abscisic acid (ABA) at the heart of tropical forest response to warming

Israel de J. Sampaio Filho¹, Kolby J. Jardine^{1,2,*}, Rosilena C.A de Oliveira³, Bruno O. Gimenez¹, Leticia O. Cobello¹, Luani R. de O. Piva⁴, Luiz A. Candido¹, Niro Higuchi¹, Jeffrey Q. Chambers^{1,2}

¹ National Institute for Amazon Research (INPA), Ave. Andre Araujo 2936, Campus II, Building LBA, Manaus, AM 69.080-97, Brazil

² Climate Science Department, Earth Science Division, Lawrence Berkeley National Laboratory, One Cyclotron Rd, building 64-241, Berkeley, CA 94720, USA, email

³ Federal University of Amazonas, Ave. General Rodrigo Otávio, 1200, Forest Sciences, Manaus, AM, 69067-005, Brazil

⁴ Federal University of Paraná (UFPR), Ave. Prof. Lothario Meissner 632, Campus III, Forest Sciences Department, Curitiba, PR, 80210-170, Brazil

* Corresponding author: kjjardine@lbl.gov

Published: 12 de julho de 2018

Abstract: Warming surface temperatures and increasing frequency and duration of widespread droughts threaten the health of natural forests and agricultural crops. High temperatures (HT) and intense droughts can lead to the excessive plant water loss and the accumulation of reactive oxygen species (ROS) resulting in extensive physical and oxidative damage to sensitive plant components including photosynthetic membranes. ROS signaling is tightly integrated with signaling mechanisms of the potent phytohormone abscisic acid (ABA), which stimulates stomatal closure leading to a reduction in transpiration and net photosynthesis, alters hydraulic conductivities, and activates defense gene expression including antioxidant systems. While generally assumed to be produced in roots and transported to shoots following drought stress, recent evidence suggests that a large fraction of plant ABA is produced in leaves via the isoprenoid pathway. Thus, through stomatal regulation and stress signaling which alters water and carbon fluxes, we highlight the fact that ABA lies at the heart of the Carbon-Water-ROS Nexus of plant response to HT and drought stress. We discuss the current state of knowledge of ABA biosynthesis, transport, and degradation and the role of ABA and other isoprenoids in the oxidative stress response. We discuss potential variations in ABA production and stomatal sensitivity among different plant functional types including isohydric/anisohydric and pioneer/climax tree species. We describe experiments that would demonstrate the possibility of a direct energetic and carbon link between leaf ABA biosynthesis and photosynthesis, and discuss the potential for a positive feedback between leaf warming and enhanced ABA production together with reduced stomatal conductance and transpiration. Finally, we propose a new modeling framework to capture these interactions. We conclude by discussing the importance of ABA in diverse tropical ecosystems through increases in the thermotolerance of photosynthesis to drought and heat stress, and the global importance of these mechanisms to carbon and water cycling under climate change scenarios.

Keywords: Abscisic acid; stomatal conductance; tropical forests; high temperature; drought; isohydric plants; anisohydric plants; isoprenoids; isoprene; monoterpenes

1. Introduction

1.1. Global increase of atmospheric CO₂ and surface warming trends

In January 2015, free troposphere observations by the National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA) in the northern hemisphere revealed that atmospheric carbon dioxide (CO₂) mixing ratios reached 400 ppm, for the first time in recorded history, and two years later (February, 2017), CO₂ levels had already climbed to 406.42 ppm (<http://www.esrl.noaa.gov/>). Direct observations of the radiative impact of increasing atmospheric CO₂ obtained using Atmospheric Emitted Radiance Interferometer (AERI) spectra revealed that the 22 ppm increase in atmospheric CO₂ between 2000 and 2010 resulted in an increase in CO₂ surface radiative forcing by +0.2 W m⁻² per decade [1]. Also evident in the NOAA and AERI time series are the strong temporal variations due to surface biological processes including photosynthesis and respiration, which in turn affects the surface energy balance. Instead of accumulating in the atmosphere, an estimated half of the current anthropogenic CO₂ emissions are absorbed by oceans and terrestrial ecosystems [2], demonstrating a large mitigating effect of anthropogenic warming, in part by surface biological processes. In particular, tropical forests, with their rich biodiversity, play a central role in Earth's climate system by cycling more water and CO₂ than any other biome [3].

1.2. Tropical forest CO₂ and water fluxes during warming and drought conditions

Tropical forests absorb large amounts of atmospheric CO₂, accounting for ~34% (42 PgC year⁻¹) [4] of total global terrestrial gross primary production (GPP). Part of this assimilated carbon in the tropics is lost to the atmosphere during autotrophic respiration (R_a) with the remaining flux (net primary production, NPP) accounting for ~35% of the total global NPP (22 PgC year⁻¹) [5,6]. Most NPP is stored as biomass with tropical forests accounting for 66% (~262 PgC) of the global total [5]; equivalent to ~1.7 times the terrestrial carbon sink since 1850 [7,8]. One of the largest terrestrial carbon sinks on Earth is the Amazon rainforest, with a total stock estimated around 120 Pg C, in aboveground biomass and soils [9,10]. In addition, the Amazon cycles a large amount of carbon in the form of CO₂ with the atmosphere via photosynthesis and respiration with an estimated annual flux of 18 Pg C, which exceeds the rate of anthropogenic fossil fuel emissions [11]. However, a high drought sensitivity of this large terrestrial carbon sink has been increasingly documented, including reductions in net primary productivity (NPP), decreases in biomass gains, and increased vegetation mortality during the widespread 2005, 2010, and 2015 Amazonian droughts [2,9,12-14]. Moreover, climate models consistently predict warmer conditions in the Amazon basin by the end of the 21st century [15] and a higher frequency (e.g., every 5 yr) and intensity of large-scale Amazonian droughts [2,16]. Therefore, climate change factors, including warming trends and droughts threatens the ability of tropical ecosystems to maintain a net carbon sink throughout the 21st century, and consequently mitigate anthropogenic climate effects in the atmosphere. Thus, there is an urgent need to better understand the biochemical and physiological mechanisms underlying forest drought response [17,18], and in particular the combined impacts of high leaf temperatures/light and low moisture availability on net carbon assimilation rates [19,20]. However, the mechanisms by which tropical trees respond and are negatively affected by these factors is an area of intense research. High temperatures and droughts can result in extensive oxidative damage to sensitive plant components such as photosynthetic membranes [21,22]. Understanding how plants respond to oxidative stress is key to being able to predict and perhaps mitigate some of the resulting impacts on tropical forest biodiversity, structure, and function as a globally important net carbon sink.

1.3. Plants hydraulic strategies in response to warming and water deficit

Water transport from the soil to the plant to the atmosphere can be viewed as a soil-plant-atmosphere continuum [23] with evaporative water vapor loss to the atmosphere in leaves driven by a water vapor pressure gradient between the sub-stomatal cavities and the atmosphere together with plant water replenishment via root water uptake driven by a gradient between soil and root water potential. Finally, transport of water via the xylem from roots to leaves is driven by a gradient

between root and leaf water potential. Thus, precipitation (which influences soil moisture availability to roots) and temperature (which controls the vapor pressure of water) have been described as the main meteorological variables influencing interannual diameter increment and tree growth in the Amazon Forest [24].

One of the key plant traits known to be involved in drought and high temperature adaptation is the regulation of leaf water potential (Ψ_l) [25]. Isohydic plants are able to regulate stomatal conductance (g_s) under high atmospheric demand for water vapor (Vapor Pressure Deficit, VPD) and therefore reduce declines in daily Ψ_l and transpiration, thereby reducing the likelihood of hydraulic failure. Hydraulic failure occurs when water tension in the xylem increases, enhancing the risk of xylem embolism, cavitation or collapse, and decrease or complete loss of transpiration [26]. In contrast, anisohydric plants show a reduced ability to regulate g_s under high VPD, and consequently can be exposed to high risks of hydraulic failure under drought and high temperatures. Anisohydric plants have been shown to diverge from isohydric plants by having a lower Ψ_l while maintaining high g_s , show a lower sensitivity of g_s to decreases in Ψ_l , and a higher variation in Ψ_l along the day [27].

1.4. Abscisic acid (ABA) and reactive oxygen species (ROS) signaling during warming and water deficit

Studies in the Amazon have found high mid-day leaf temperatures up to 42 °C resulting in large leaf-to-atmosphere water vapor pressure deficits, which drive high leaf transpiration rates and reductions in leaf water potentials [28]. To avoid excessive water loss and potential hydraulic failure, an afternoon reduction in stomatal conductance is often observed, resulting in an afternoon depression of leaf net photosynthesis rates [29,30] and ecosystem NPP [31,32].

One of the earliest processes in plant response to HT and drought stress is the rapid accumulation of the isoprenoid hormone abscisic acid (ABA) stimulating stomatal closure [33] and reactive oxygen species (ROS) that initially function as warning signals that activate defense responses before triggering programmed cell death under excessive ROS accumulation [34]. ABA signaling stimulates stomatal closure leading to reductions in transpiration and net photosynthesis [35], increases in hydraulic conductivities, in part through aquaporin activity [36,37], and activation of defense gene expression including the antioxidant enzymes catalase, ascorbate peroxidase, glutathione reductase, and superoxide dismutase [38] as well as other ABA-induced abiotic stress resistance genes [39]. A recent study using next generation sequencing technology found that exogenous application of ABA to tomato fruit revealed the crucial role of ABA in flavonoids synthesis and regulation of antioxidant systems [40]. The three major components of the ABA signaling network have been described including an ABA receptor (PYR/PYL/RCAR), a negative regulator (type 2C protein phosphatase, PP2C), and a positive regulator (SNF1-related protein kinase 2, SnRK2). Together they constitute a double negative regulatory system [41] which has been shown to modify the expression of 10,388 genes in tomato [40]. ABA signaling is intimately linked to ROS signaling. For example, stomatal closure by ABA is mediated by ROS signaling within guard cells [42] and increasing biochemical, genetic, and cell biological evidence points to the emerging view that ROS function as second messengers in ABA signaling [43].

Thus, through stomatal regulation and ABA-ROS stress signaling which alters water and carbon fluxes [44,45], it can be hypothesized that ABA lies at the heart of the Carbon-Water Nexus of plant response to HT and drought stress. A growing body of literature suggests that isoprenoids, including ABA, carotenoids, isoprene, and monoterpenes, play important roles in minimizing ROS accumulation in plants through antioxidant mechanisms including the consumption of excess photosynthetic energy during isoprenoid biosynthesis [46], direct ROS-isoprenoid antioxidant reactions [47,48], and signaling properties of oxidation products [49]. Therefore, ABA plays a central role in plant thermotolerance by increasing hydraulic conductivities and decreasing stomatal conductance to help replenish plant water reserves and mitigate oxidative stress resulting in enhanced cell membrane integrity and continued function carbon assimilation via photosynthesis. Because stomatal closure under HT and drought stress reduces plant uptake flux of atmospheric CO₂, continued efficient operation of carbon assimilation mechanisms is mediated by enhanced reassimilation of plant internally produced CO₂ generated by photorespiration, respiration, and various biosynthetic pathways including the isoprenoid and fatty acid pathways [50].

In contrast, if ROS production overwhelms the scavenging action of the antioxidant system, extensive cellular damage including membrane peroxidation and the reduction of ecosystem net primary productivity (NPP) **with a shift from terrestrial sinks to sources of atmospheric CO₂ [21]. Such a** shift in tropical forest carbon balance would eliminate a critical ecosystem service and accelerate global warming.

1.5. Biochemical mechanisms of isohydric and anisohydric strategies

Given its important role in inducing g_s reductions, ABA has been implicated in isohydric behavior. When leaves of isohydric angiosperms were exposed to reduced Ψ_l by modifying external atmospheric pressure, foliar ABA levels rapidly increased. In contrast, when leaves of anisohydric non-flowering plants were exposed to the same reductions in Ψ_l , significant increases in foliar ABA were not detected [51]. Therefore, it can be hypothesized that isohydric plants show a higher sensitivity of g_s to decreases in Ψ_l , and a lower variation in Ψ_l along the day due to foliar accumulation of ABA. In contrast, anisohydric plants may show a lower sensitivity of g_s to decreases in Ψ_l , and a higher variation in Ψ_l along the day due to the lack of a strong foliar ABA accumulation. Thus, leaf turgor loss provides an endogenous signal which appears to trigger ABA accumulation and that the high diversity of tropical tree species and their corresponding ecological niches may differ greatly in the turgor loss thresholds that trigger ABA accumulation. For example in the tropics, the classic Neotropical pioneer genera *Vismia* and *Cecropia* dominate large rainforest disturbance gaps in the Amazon Basin [52] where they help accelerate the regeneration of secondary forests by influencing forest successional pathways [53-55]. Their success in secondary forests is related to their ability to maintain high values of stomatal conductance and high corresponding rates of net photosynthesis, transpiration, and growth under conditions of full sunlight, high leaf temperatures, and low nutrient availability, often characteristic of tropical landscapes impacted by natural [52] and human [56] disturbances. In addition to high values of stomatal conductance, relative to climax species in mature forests, pioneer species in disturbed forests often have hydraulic characteristics to facilitate water transport including low height, low wood specific gravity (WSG), and large xylem vessel size [57,58].

A high diversity of hydraulic traits in the Amazon has been observed and associated with the large spatial scale of the Basin (7.5 million km²) which has a high environmental heterogeneity and range of plant traits and many hyper-diverse ecosystems with a recent estimate of 6,727 tree species across the Basin [59]. Changes in plant hydraulic functional traits are highly associated with local variations in soil type, forest structure, and moisture availability. For example, in the central Amazon, valleys (“baixios”) with predominant sandy soils are vertically close to the water table giving essentially unlimited access to water by roots [60]. In contrast, plateau tree roots may not have direct access to the water table which has been observed at more than 30 m depth [61]. In an effort to minimize water stress during the dry season, plateau trees have been documented to enhance surface water availability during the day by hydraulic redistribution at night where water is moved from moist to dry regions of the soil profile [62]. This leads to the hypothesis that trees in the valleys may be associated with anisohydric stomatal characteristics as they have been documented to have both higher soil water availability and facility of moving water from soils to leaves. One characteristic of isohydric species is the low sensitivity of stomatal conductance to increases in VPD. The higher efficient water transport systems in the valley trees are associated with lower heights [63] and wood specific gravity (WSG), larger xylem vessel diameter, and higher stem cross-sectional sapwood area relative to plateau species [60]. This increased water transport efficiency may come at the expense of hydraulic safety [60]. In contrast, trees associated with well drained plateaus areas, with predominant clay soil content, invest in a wider range of vessel diameters potentially reducing the number of vessels that cavitate, and therefore become non-functional, during severe drought [60]. Likewise, high stomatal sensitivities to increases in VPD and/or decreases in Ψ_l may be more common in plateau species, which is a characteristic of isohydric species. Therefore isohydric species may invest more heavily in hydraulic safety at the expense of high rates of net photosynthesis.

Thus, it can be hypothesized that tropical “pioneer species” and trees in the valleys (known as baixio areas in Portuguese), which may exhibit characteristics consistent with anisohydric hydraulic strategies, show a reduced foliar accumulation of ABA due to a reduced sensitivity of ABA

production and reductions in g_s to decreases in Ψ_l . Thus, the trees in the plateau show hydraulic traits commonly associated with hydraulic safety at the expense of fast growth rates whereas pioneer trees and those of the valleys show traits commonly associated with fast growth at the expense of reduced hydraulic safety.

2. Metabolism of abscisic acid (ABA)

Understanding the metabolism of ABA is fundamental to the understanding of its role in the performance of the plant under stress environments including those associated with predictions in future climate including increases in surface temperatures. Abscisic acid biosynthesis begins in the plastids and ends in the cytosol (**Fig. 1**). As a plastidic isoprenoid, ABA derives from C_5 isoprene units produced in the 2-C-methyl-D-erythritol-4-phosphate (MEP) pathway [64] through the cleavage of C_{40} carotenoids [65]. In this route, ABA is synthesized by cleavage of the C_{40} carotenoid precursor, followed by a two-step conversion of intermediate xanthoxin to ABA via ABA-aldehyde, which will be oxidized to ABA [66]. ABA catabolism is carried out by either oxidative degradation or conjugation with glucose [39]. An emerging view in the literature is that ABA may be produced directly in leaves as the dominant source in plants [67] and here we highlight the possibility that production may occur in photosynthetic plastids (i.e. chloroplasts). Therefore, we hypothesize that the biosynthesis of ABA may have a strong direct connection to photosynthesis for carbon precursors generated as the primary output of the Calvin-Benson cycle reactions (e.g. glyceraldehyde-3-phosphate, GA3P) as well as reducing power (nicotinamide adenine dinucleotide phosphate, NADPH) and energy (adenosine triphosphate, ATP) requirements produced by the light reactions (**Fig. 1**).

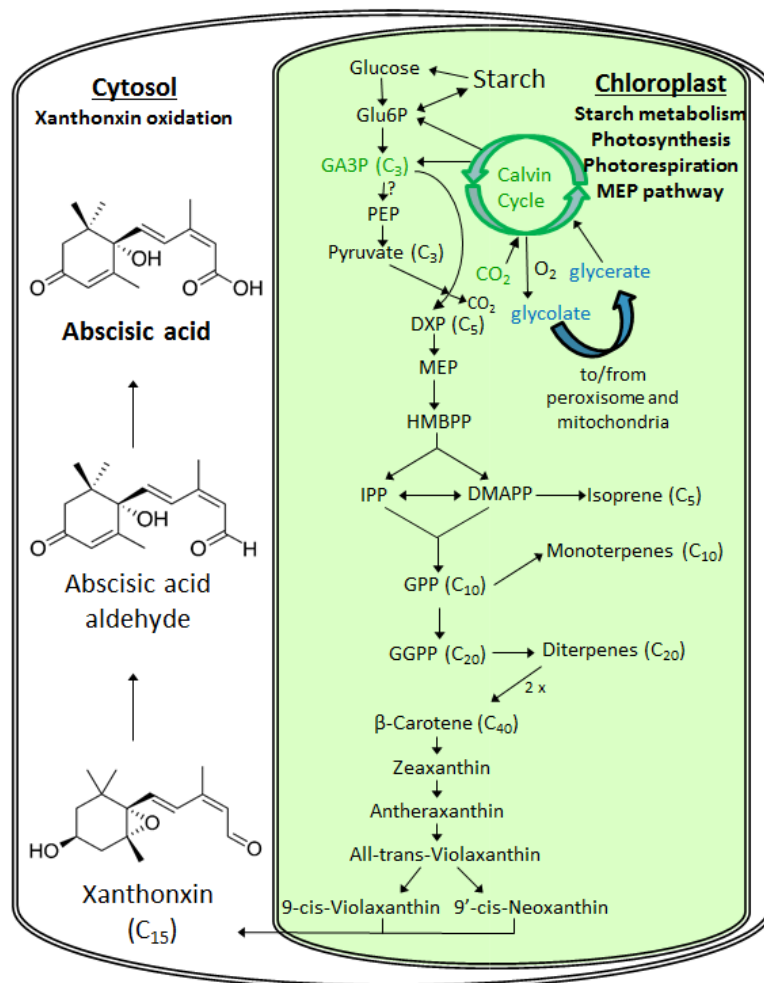


Figure 1. Simplified diagram of the MEP pathway for ABA biosynthesis. ABA is derived from C₄₀ epoxy-carotenoid precursors through an oxidative cleavage reaction in chloroplasts. The C₁₅ intermediate xanthoxin is converted to ABA by a two-step reaction via ABA-aldehyde in the cytosol.

2.1. Two scenarios of ABA biosynthesis with distinct environmental controls

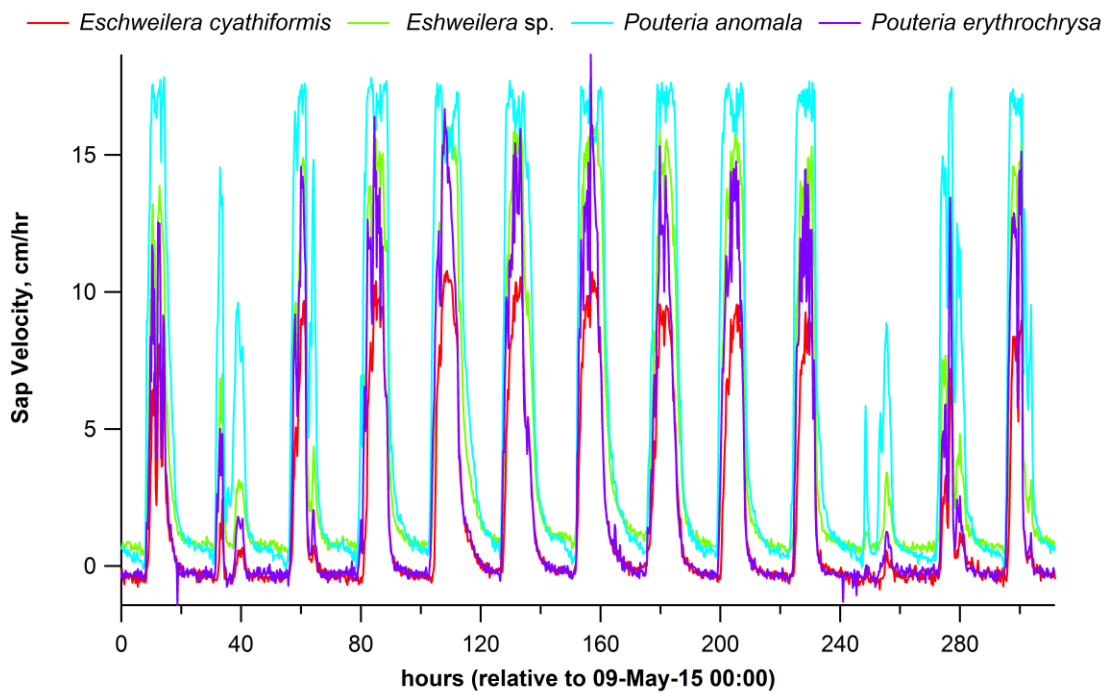
In the literature, two scenarios related to ABA biosynthesis have been described (**Fig. 1**). The increase in ABA content of root, xylem sap and leaves of drought-stressed plants has been extensively reported [68]. Although the majority of research to-date has focused on ABA production in roots followed by transport to leaves via the transpiration stream (**Scenario 1**), ABA production is now acknowledged to also occur in leaves (**Scenario 2**) [69]. Transgenic plants overexpressing key enzymes in the ABA biosynthetic pathway show elevated ABA tissue levels and reduced stomatal conductance [70] with an increased tolerance to drought [71]. Changes in stomatal conductance by guard cells are linked with ABA signaling arriving in the xylem [72], and numerous studies have reported negative correlations between concentrations of ABA in xylem sap and stomatal conductance [73]. However, girdling and decapitation experiments revealed ABA gradients were at least partially determined by local biosynthesis rather than root to leaf transport [74]. As reviewed previously [75], historical studies concluded that the primary plant source of ABA are roots [76] with this biochemical model propagated throughout the literature including its incorporation into widely used leaf gas-exchange models which allow root-derived ABA to be transported to leaves where it impacts stomatal conductance, and therefore fluxes of net photosynthesis and transpiration [77,78]. However, a series of recent studies using foliar application of labeled ABA, reciprocal grafting between ABA biosynthetic mutant and wild-type plants, and stem girdling to block basipetal phloem transport, it was concluded that foliage-derived ABA is readily transported to the roots where it is critical for maintaining normal roots ABA levels and determining root architecture and growth [79,80]. As summarized in the recent review article [75], the results of the two experimental studies concluded that not only is the majority of leaf ABA produced locally in the leaf tissues, leaf-sourced ABA followed by transport to roots dominates root sources of ABA. Thus, the emerging view is that ABA biosynthesis in roots is considered minimal. This conclusion is supported by a previous study which found that leaf response to limited soil water supply was not affected by the capacity to generate ABA in the root, but instead requires ABA biosynthesis and signaling within leaves [81]. Furthermore, these authors concluded that the long-distance communication signal between the roots and leaves is not ABA, but rather a hydraulic signal, which proceeds ABA signaling and stomatal closure.

Isohydric plants are able to rapidly respond to transient water shortages in leaves manifested by decreases in leaf water potential during the late morning to early afternoon by closing their stomata to reduce transpiration leading to a suppression of net photosynthesis [82]. Such a short-term control is difficult to reconcile with the long-distance transport of ABA in trees between roots and leaves and this difficulty is further amplified in the tropics due to low sap velocities (< 30 cm hr⁻¹) and large tree heights (up to 45 m). Using real-time observations, we present new theoretical estimates of transport times of ABA between roots and the upper canopy from 4 trees in an undisturbed mature tropical forest in the central Amazon during a 12-day dry season period (05-21 May 2015, **Fig. 2**). The results show that for tree heights of 19.8 to 31.0 m, the mean daily sap velocity ranged between 0.4 to 1.4 m/day with transport from roots to canopy between 22 and 49 days. These extremely long transport times make the scenario of fast stomatal regulation through root to canopy transport of root-derived ABA unlikely, but support instead the scenario of a direct leaf source of ABA (**Fig. 3**).

Therefore, these two scenarios (not mutually exclusive) describe plant sources of ABA and suggest distinct environmental controls (**Fig. 3**). In the first scenario (**Scenario 1**), ABA biosynthesis is carried out in the roots and transported to the leaves via the transpiration stream with ABA acting as a whole-plant messenger of low soil water potential and a leaf signal that the plant needs to save water by reducing g_s. In this classic scenario, root ABA biosynthesis is stimulated by a decrease in soil water potential. In the second scenario (**Scenario 2**), ABA is produced directly in the leaves in response to a number of physiological and environmental variables including leaf water potential, and VPD. In addition, it can be hypothesized that, due to the tight connection between the Calvin cycle and the MEP pathway (**Fig. 1**), variables influencing photosynthesis including leaf temperature,

photosynthetically active radiation (PAR) and leaf internal concentrations of CO₂ may also affect leaf ABA production. In addition, variables influencing leaf water status including leaf to atmosphere vapor pressure deficit (VPD) and leaf water potential are also expected to influence leaf ABA production.

Consistent with the second scenario, in response to high temperature stress, a large fraction of tropical plants synthesize a number of secondary defense metabolites via the isoprenoid pathway in chloroplasts (e.g. isoprene and monoterpenes), some of which have sufficient vapor pressures to be directly emitted into the atmosphere at high rates as volatile organic compounds (VOCs). Isoprene and monoterpene emissions generally account for 1-2 % of net photosynthesis at leaf temperatures below the optimum for photosynthesis, but 10 % or higher at temperatures above this optimum. A large fraction of tropical tree species emit isoprene and/or monoterpene to the atmosphere at high rates. ¹³CO₂ labeling experiments have shown that these volatile isoprenoid emissions derive from recently assimilated carbon rather than from stored reserves [14,45,83]. Moreover, net photosynthesis (P_{net}) and g_s generally shows a leaf temperature optimum between 31-33 °C [84], while emissions of isoprene and monoterpenes continue to increase up to 40 °C or beyond [14,83]. Observations at the leaf and ecosystem scales in the central Amazon demonstrate the highest isoprenoid emission fluxes during the hottest period of the day (13:00-14:00) when stomatal conductance is reduced [47,85-87] (Fig. 4). Therefore, as has been shown for isoprene and monoterpenes with de novo biosynthesis linked to photosynthesis for carbon and energy via the MEP pathway, it can be hypothesized that the rates of ABA production may continue to increase with leaf temperature, giving rise to a positive feedback of stomatal closure, the minimization of water loss, and the prevention of hydraulic failure and mortality.



Species	Tree Height (m)	Mean Daily Sap Velocity (m/day)	Transport time from roots to canopy (days)
<i>Eschweilera cyathiformis</i>	19.8	0.4	49
<i>Eschweilera sp.</i>	26.7	1.0	27
<i>Pouteria anomala</i>	31	1.4	22
<i>Pouteria erythrochrysa</i>	29.3	0.6	48

Figure 2. Real-time sap velocities of 4 trees in an undisturbed mature tropical forest in the central Amazon during a 12-day dry season period (05-21 May 2015). Also shown in the table below are calculated transport times required for root-derived ABA to reach the top of the canopy via the transpiration stream.

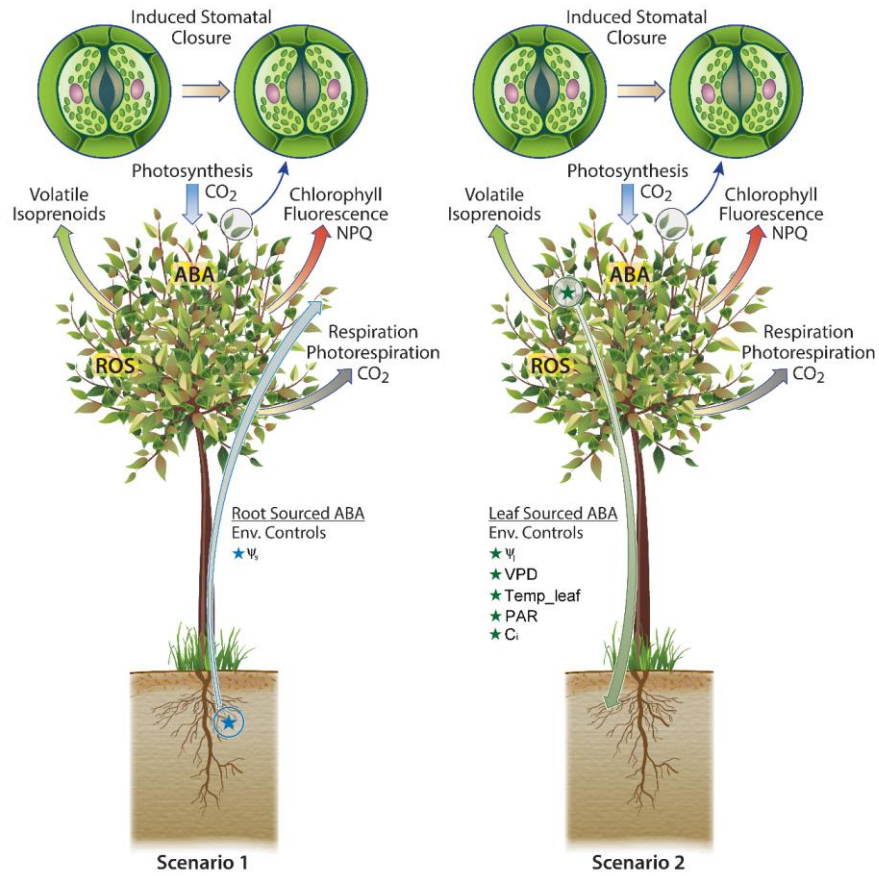


Figure 3. Schematic diagram of two scenarios where ABA mediated plant responses to warming and drought are driven primarily by subsurface processes with environmental controls primarily in soil water potential (Ψ_s) (**Scenario 1**) and above ground processes linked with photosynthesis with potential environmental controls including leaf water potential (Ψ_l), Vapor Pressure Deficit (VPD), leaf temperature (Temp_leaf), photosynthetically active radiation (PAR), and leaf internal CO_2 (C_i) (**Scenario 2**).

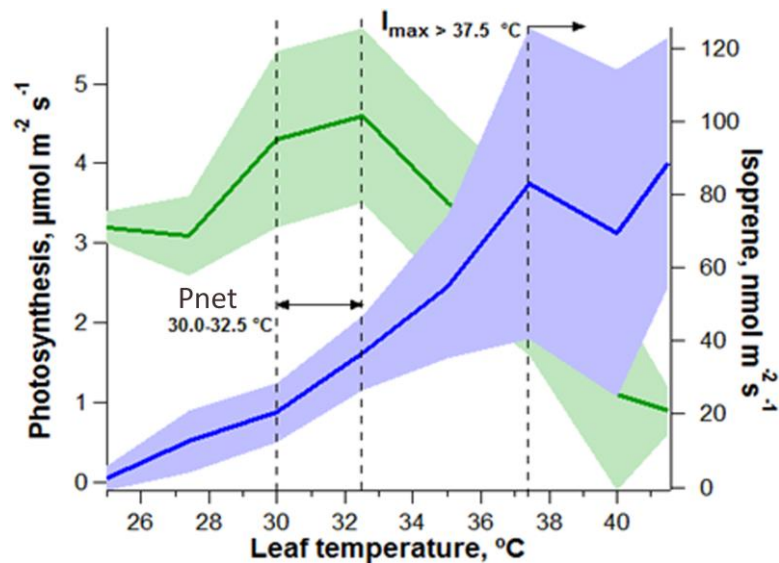


Figure 4. Uncoupling of P_{net} (green) from isoprene emissions (blue) at elevated leaf temperatures [83]. Similar uncoupling of P_{net} and monoterpene emissions at elevated leaf temperatures has also been observed [14]. Vertical dashed line represent optimum temperatures for leaf P_{net} and isoprene emissions (I_{max}).

3. Modeling of leaf and canopy conductance to water and CO₂ in a changing world.

The mechanistic representation of the main source(s) of ABA production in plants into physiological and global models are extremely important for the accurate simulation of the response of different Plant Functional Types (PFTs) widely used in Dynamic Global Vegetation Models (DGVMs) and their responses to climate variables including temperature and moisture availability. For example, approaches have been described that represent the impact of heritable traits on stress tolerance [88]. These efforts will improve the representation of forest structure and function including soil-plant-atmosphere exchange fluxes of H₂O and CO₂, which are critical to improve fully coupled Earth System Models (ESMs) aiming to quantify the interactions and feedbacks between terrestrial vegetation and climate. Towards this goal, the root sourced ABA biosynthesis **Scenario 1** (**Fig. 3**) has infiltrated the literature, forming the basis for widely used gas-exchange models of various complexity with considerations to include them in large scale land surface models [78,89-92]. However, with new experimental results demonstrating that the principle plant source of ABA is local production in leaves [67,75,79,80], a new modeling framework based on a **Scenario 2** is required (**Fig. 3**).

Many ESMs employ the empirical Ball-Berry type models which predicts stomatal conductance based on net photosynthesis rates and environmental conditions including relative humidity and CO₂ concentrations at the leaf surface [93]. Net photosynthesis rates can be calculated by a Farquhar-Berry type model using stomatal conductance (to derive leaf internal CO₂) and environmental variables (light, temperature, CO₂) as input together with kinetic properties of the Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase enzyme (V_{cmax}), electron transport (J_{max}), and triosphosphate utilization [94]. Thus, sequential operation of the Ball-Berry-Farquhar models in ESMs enables predictions of the response of plant physiological variables including stomatal conductance, transpiration, and net photosynthesis to changes in environmental variables including light, temperature, CO₂ concentrations, relative humidity, and soil moisture [95]. Here, we propose the development of a photosynthetic energy-linked isoprenoid component, which produces ABA locally within leaves. The integration with an ABA-stomatal conductance model with a conventional Ball-Berry model may lead to improved predictions of stomatal conductance, especially if parameterized across different PFTs including isohydric and anisohydric plants. Thus, by integrating these models, a combined mechanistic representation of environmental, biochemical, and physiological controls over stomatal conductance could be achieved (**Fig. 5**).

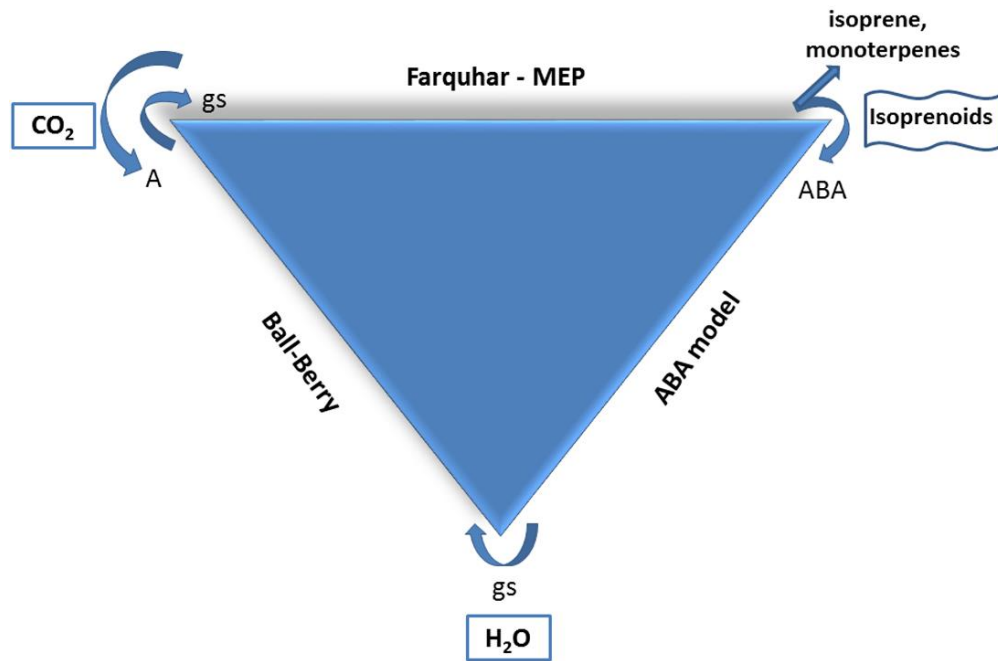


Figure 5. Simplified diagram showing proposed model interactions between a Ball-Berry (stomatal conductance), Farquhar-MEP (photosynthesis-isoprenoid), and isoprenoid emissions and ABA (stomatal conductance) models.

4. Future experiments and studies

4.1. Demonstration of recent photosynthesis in leaves as a principal carbon source for ABA

A GC-MS based method [96] could be used with ¹³CO₂-labeling to provide the first demonstration of photosynthetic carbon sources for ABA. Alternatively, liquid Chromatography - Mass Spectrometry (LC-MS) could allow for the simultaneous quantification and isotopic analysis of ABA, carotenoids, and other low molecular weight antioxidants and their oxidation products [97]. Thus, ¹³C-isotopic analysis of leaf ABA during ¹³CO₂-labeling experiments would enable the first estimate of the relative importance of local photosynthetic ABA production versus transported root-derived ABA.

Novel stable carbon isotope techniques that integrate leaf gas-exchange systems with advanced analytics including Gas Chromatography-Mass Spectrometry (GC-MS), Proton Transfer Reaction-Mass Spectrometry (PTR-MS), and Cavity Ringdown Spectrometry (CRDS) could be applied [83]. This configuration allows for the simultaneous quantification of photosynthesis via ¹³CO₂ uptake and ¹³C-labeling analysis of volatile (isoprene and monoterpenes) together with offline analysis of ¹³C-ABA labeling using GC-MS and/or LC-MS (Fig. 6).



Figure 6. Example of a potential experimental instrumentation configuration for the quantification of ^{13}C -labeling analysis of volatile isoprenoids (isoprene and monoterpenes) and non-volatile isoprenoids (e.g. ABA and carotenoids) during photosynthesis under a $^{13}\text{CO}_2$ atmosphere.

4.2. Leaf ABA biosynthesis as a function of leaf temperature (VPD constant) and VPD (leaf temperature constant)

Due to their influence over physical (e.g. transpiration and leaf water potential) and biochemical (enzyme activity) leaf properties, the influences of leaf temperature and VPD on leaf ABA biosynthesis/concentrations and g_s should be explored independently. However, changes in leaf temperature are often associated with changes in VPD. To decouple these effects on g_s , leaf temperature g_s response curves could be carried out under constant VPD (by also varying relative humidity). In addition, leaf VPD g_s response curves could be carried out under constant leaf temperature by only varying relative humidity.

4.3. Evaluating the role of ABA biosynthesis on stomatal control in distinct plant functional types

Understanding the biochemical mechanisms underlying the different physiological strategies of isohydric and anisohydric stomatal behavior is important for quantifying carbon and water fluxes in terrestrial ecosystems. This is also essential for predicting which species succumb to future climate warming and drought and which species are resistant and survive. Given the potential role of leaf ABA production in regulating g_s and activating defenses including antioxidants systems, its role in isohydric/anisohydric and pioneer/climax stomatal behavior in tropical forests deserves attention. For example, new observations of diurnal leaf water potential, g_s , transpiration, net photosynthesis, and leaf ABA concentrations are needed in the topographic gradient from the valleys to plateaus in response to changing environmental variables including solar radiation, leaf temperature, VPD, ambient CO_2 concentrations, and soil water content. Similar observations are suggested in disturbed secondary forests dominated by fast-growing pioneer species. While many species only exist in the valley or the plateau, there are many generalist species that occur in both the plateaus and valleys including *Eschweilera coriacea*, *Protium hebetatum*, *Swartzia tomentifera*, *Gustavia hexapetala* and *Pseudolmedia laevis* [98]. Although the isohydric/anisohydric behaviors of these generalist species are unclear, it could be hypothesized that they demonstrate high phenotypic plasticity of functional hydraulic traits. For example, functional plasticity in the hydraulic architecture and specific leaf area (SLA) has been observed in a perennial herb in response to changes in water availability [99]. Finally, little is known about the role of seasonal variations and leaf phenology on isohydric/anisohydric stomatal behavior in tropical forests and the role of ABA in these interactions.

4.4. Quantification tissue concentration of ABA, ROS, antioxidant capacity, membrane peroxidation biomarkers

In order to evaluate the interactions between ABA and ROS signaling under HT and drought stress in the tropics and their roles in membrane stability and thermotolerance of photosynthesis, a suite of leaf metabolites are recommended to be simultaneously quantified. This includes quantification of ABA, ROS, antioxidant capacity, and membrane peroxidation biomarkers. Experimental kits for the quantification of these metabolites are available based on colorimetric and/or fluorescence detection such as the Enzyme-Linked Immuno Sorbent Assay (ELISA) for ABA [100].

5. Conclusions

Under drought and HT stress, the phytohormone ABA has been well documented to induce stomatal closure leading to a reduction in transpiration and net photosynthesis, increase plant hydraulic conductivities, and activates defense gene expression including antioxidant systems. Therefore, ABA lies at the heart of the Carbon-Water-ROS Nexus of plant response to environment extremes and may be a critical plant endogenous factor that integrates hydraulics, carbon and energy metabolism, and defense mechanisms with environmental variables including moisture availability and temperature. Until recently, nearly all plant ABA experimental observations and models of ABA production, stomatal conductance, and gas exchange assumed a root source as the principal source of ABA in plants (Fig 1: Scenario 1). Here we show that the theoretical ABA transport time between the roots and main canopy leaves in the central Amazon is too long (> 3 weeks) to account for rapid changes in g_s throughout the day (e.g. mid-day suppression of g_s associated with high VPD). This is consistent with recent experimental evidence that suggests a leaf source as the principal source of ABA in plants (Fig 1: Scenario 2). As tropical leaf emissions of isoprene and monoterpenes derive from recent photosynthesis via the same biochemical pathway as ABA (MEP), the possibility of a direct energetic and carbon link between leaf ABA biosynthesis and photosynthesis exists. This possibility suggests the potential for a positive feedback between leaf warming and enhanced ABA production together with reduced stomatal conductance and transpiration. Moreover, variations in stomatal sensitivities to increases in VPD and decreases in Ψ_l across diverse hydraulic functional traits maybe partially attributed to variations in ABA biosynthesis sensitivities to VPD and Ψ_l . Thus, species-specific variations in ABA biosynthesis sensitivities to VPD and Ψ_l may help explain isohydric stomatal behavior in Amazon forest plateaus and anisohydric stomatal behavior in valleys and secondary forests. Given the predictions of increasing mean surface temperatures and frequency and duration of widespread droughts in the tropics, an accurate representation of stomatal conductance behavior in ESMs is critical for predicting future carbon and water fluxes between terrestrial ecosystems and the atmosphere. For example, a reduced stomatal sensitivity to VPD in valley ecosystems relative to plateau ecosystems may potentially buffer overall decreases in ecosystem NPP during HT stress. This knowledge is also essential for predicting which species succumb to future climate warming and drought and which species are resistant and thrive. If a photosynthetic source of ABA is verified, an integrated gas exchange model could be developed linking photosynthesis and ABA production to stomatal conductance. Such an integrated model could be incorporated into modern ESMs to potentially improve predictions of the interactions and feedbacks between terrestrial ecosystems and the atmosphere under a changing climate.

Acknowledgments: This material is based upon work supported as part of the Next Generation Ecosystem Experiments-Tropics (NGEE-Tropics) funded by the U.S. Department of Energy, Office of Science, Office of Biological and Environmental Research through contract No. DE-AC02-05CH11231 to LBNL, as part of DOE's Terrestrial Ecosystem Science Program. Additional funding for this research was provided by the Coordination for the Improvement of Higher Education Personal (CAPES) in Brazil. Logistical and scientific support is acknowledged by the Forest Management (MF), Climate and Environment (CLIAMB), and Large Scale Biosphere-Atmosphere (LBA) programs at the National Institute for Amazon Research (INPA).

Author Contributions: I.J.S.F, K.J.J. and R.C.A.O. conceived of the study, analyzed the data, generated the graphics, and wrote the manuscript. K.J.J and B.O.G. collected the field data. L.O.C. and L.R.O.P. edited the manuscript, L.A.C., N.H., and J.Q.C. acquired the research funding, assisted with logistics, and edited the paper.

Conflicts of Interest: The authors have no conflict of interest to declare.

References

1. Feldman, D.; Collins, W.; Gero, P.; Torn, M.; Mlawer, E.; Shippert, T. Observational determination of surface radiative forcing by CO₂ from 2000 to 2010. *Nature* **2015**, *519*, 339-343.
2. Zeng, N.; Yoon, J.-H.; Marengo, J.A.; Subramaniam, A.; Nobre, C.A.; Mariotti, A.; Neelin, J.D. Causes and impacts of the 2005 Amazon drought. *Environmental Research Letters* **2008**, *3*, 014002.
3. Schimel, D.S. Terrestrial ecosystems and the carbon cycle. *Global Change Biology* **1995**, *1*, 77-91.
4. Beer, C.; Reichstein, M.; Tomelleri, E.; Ciais, P.; Jung, M.; Carvalhais, N.; Roedenbeck, C.; Arain, M.A.; Baldocchi, D.; Bonan, G.B., *et al.* Terrestrial gross carbon dioxide uptake: Global distribution and covariation with climate. *Science* **2010**, *329*, 834-838.
5. Pan, Y.; Birdsey, R.A.; Phillips, O.L.; Jackson, R.B. The structure, distribution, and biomass of the world's forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, Vol 44 **2013**, *44*, 593-622.
6. Fernandez-Martinez, M.; Vicca, S.; Janssens, I.A.; Luysaert, S.; Campioli, M.; Sardans, J.; Estiarte, M.; Penuelas, J. Spatial variability and controls over biomass stocks, carbon fluxes, and resource-use efficiencies across forest ecosystems. *Trees-Structure and Function* **2014**, *28*, 597-611.
7. Boden, T.; Marland, G.; Andres, R.J. Global, regional, and national fossil-fuel CO₂ emissions. Carbon Dioxide Information Analysis Center, O.R.N.L., Ed. Oak Ridge, Tenn., U.S.A., 2010.
8. Le Quere, C.; Moriarty, R.; Andrew, R.M.; Canadell, J.G.; Sitch, S.; Korsbakken, J.I.; Friedlingstein, P.; Peters, G.P.; Andres, R.J.; Boden, T.A., *et al.* Global carbon budget 2015. *Earth System Science Data* **2015**, *7*, 349-396.
9. Phillips, O.L.; Aragão, L.E.; Lewis, S.L.; Fisher, J.B.; Lloyd, J.; López-González, G.; Malhi, Y.; Monteagudo, A.; Peacock, J.; Quesada, C.A. Drought sensitivity of the Amazon rainforest. *Science* **2009**, *323*, 1344-1347.
10. Malhi, Y.; Roberts, J.T.; Betts, R.A.; Killeen, T.J.; Li, W.; Nobre, C.A. Climate change, deforestation, and the fate of the Amazon. *Science* **2008**, *319*, 169-172.
11. Malhi, Y.; Grace, J. Tropical forests and atmospheric carbon dioxide. *Trends in Ecology & Evolution* **2000**, *15*, 332-337.
12. Laan-Luijkx, I.; Velde, I.; Krol, M.; Gatti, L.; Domingues, L.; Correia, C.; Miller, J.; Gloor, M.; Leeuwen, T.; Kaiser, J. Response of the Amazon carbon balance to the 2010 drought derived with carbontracker South America. *Global Biogeochemical Cycles* **2015**.
13. Lewis, S.L.; Brando, P.M.; Phillips, O.L.; van der Heijden, G.M.; Nepstad, D. The 2010 Amazon drought. *Science* **2011**, *331*, 554-554.
14. Jardine, K.J.; Jardine, A.B.; Holm, J.A.; Lombardozzi, D.L.; Negron-Juarez, R.I.; Martin, S.T.; Beller, H.R.; Gimenez, B.O.; Higuchi, N.; Chambers, J.Q. Monoterpene 'thermometer' of tropical forest-atmosphere response to climate warming. *Plant, Cell & Environment* **2017**, *40*, 441-452.
15. Olivares, I.; Svenning, J.-C.; van Bodegom, P.M.; Balslev, H. Effects of warming and drought on the vegetation and plant diversity in the Amazon basin. *The Botanical Review* **2015**, *81*, 42-69.
16. Nobre, C.A.; Borma, L.D.S. 'Tipping points' for the Amazon forest. *Current Opinion in Environmental Sustainability* **2009**, *1*, 28-36.
17. Brestic, M.; Zivcak, M.; Kalaji, H.M.; Carpentier, R.; Allakhverdiev, S.I. Photosystem II thermostability in situ: Environmentally induced acclimation and genotype-specific reactions in *Triticum aestivum* l. *Plant Physiology and Biochemistry* **2012**, *57*, 93-105.
18. Brestic, M.; Zivcak, M. PSII fluorescence techniques for measurement of drought and high temperature stress signal in crop plants: Protocols and applications. In *Molecular Stress Physiology of Plants*, Springer: 2013; pp 87-131.
19. Chen, D.; Neumann, K.; Friedel, S.; Kilian, B.; Chen, M.; Altmann, T.; Klukas, C. Dissecting the phenotypic components of crop plant growth and drought responses based on high-throughput image analysis. *The Plant Cell* **2014**, tpc. 114.129601.
20. Overdieck, D.; Ziche, D.; Böttcher-Jungclaus, K. Temperature responses of growth and wood anatomy in European beech saplings grown in different carbon dioxide concentrations. *Tree physiology* **2007**, *27*, 261-268.
21. Jardine, K.J.; Chambers, J.Q.; Holm, J.; Jardine, A.B.; Fontes, C.G.; Zorzanelli, R.F.; Meyers, K.T.; de Souza, V.F.; Garcia, S.; Gimenez, B.O. Green leaf volatile emissions during high temperature and drought stress in a central Amazon rainforest. *Plants* **2015**, *4*, 678-690.
22. Pšidová, E.; Živčák, M.; Stojnić, S.; Orlović, S.; Gömöry, D.; Kučerová, J.; Ditmarová, L.; Střelcová, K.; Brestič, M.; Kalaji, H.M. Altitude of origin influences the responses of PSII photochemistry to heat waves in European beech (*Fagus sylvatica* l.). *Environmental and Experimental Botany* **2017**.
23. Lambers, H.; Chapin, F.S.; Pons, T.L. Plant water relations. In *Plant Physiological Ecology*, Springer New York: New York, NY, 2008; pp 163-223.
24. Higuchi, N.; Santos, J.d.; Lima, A.J.N.; Higuchi, F.G.; Chambers, J.Q. A floresta Amazônica e a água da chuva. *Floresta* **2011**, *41*, 427-434.

25. Petrov, P.; Petrova, A.; Dimitrov, I.; Tashev, T.; Olsovska, K.; Brestic, M.; Misheva, S. Relationships between leaf morpho-anatomy, water status and cell membrane stability in leaves of wheat seedlings subjected to severe soil drought. *Journal of Agronomy and Crop Science* **2018**, *204*, 219-227.
26. Brodribb, T.J.; Cochard, H. Hydraulic failure defines the recovery and point of death in water-stressed conifers. *Plant Physiology* **2009**, *149*, 575-584.
27. Klein, T. The variability of stomatal sensitivity to leaf water potential across tree species indicates a continuum between isohydric and anisohydric behaviours. *Functional Ecology* **2014**, *28*, 1313-1320.
28. Gimenez, B.O.; Jardine, K.J.; Higuchi, N.; Negron-Juarez, R.; Sampaio-Filho, I.; Cobello, L.; Fontes, C.G.; Dawson, T.E.; Varadharajan, C.; Christianson, D.S., *et al.* Hysteresis patterns as a proxy for leaf temperature and ecophysiological interactions during the 2015-2016 El Niño event in the amazon forest. *Functional Ecology* **2018**, *in review*.
29. Koch, G.W.; Amthor, J.S.; Goulden, M.L. Diurnal patterns of leaf photosynthesis, conductance and water potential at the top of a lowland rain forest canopy in Cameroon: Measurements from the Radeau des Cimes. *Tree Physiology* **1994**, *14*, 347-360.
30. Chambers, J.Q.; Silver, W.L. Some aspects of ecophysiological and biogeochemical responses of tropical forests to atmospheric change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **2004**, *359*, 463-476.
31. Piedade, M.T.F.; Long, S.; Junk, W.J. Leaf and canopy photosynthetic CO₂ uptake of a stand of *Echinochloa polystachya* on the central amazon floodplain. *Oecologia* **1994**, *97*, 193-201.
32. Goulden, M.L.; Miller, S.D.; Da Rocha, H.R.; Menton, M.C.; de Freitas, H.C.; e Silva Figueira, A.M.; de Sousa, C.A.D. Diel and seasonal patterns of tropical forest CO₂ exchange. *Ecological Applications* **2004**, *14*, 42-54.
33. Bright, J.; Desikan, R.; Hancock, J.T.; Weir, I.S.; Neill, S.J. ABA-induced NO generation and stomatal closure in Arabidopsis are dependent on H₂O₂ synthesis. *The Plant Journal* **2006**, *45*, 113-122.
34. Mittler, R.; Vanderauwera, S.; Suzuki, N.; Miller, G.; Tognetti, V.B.; Vandepoele, K.; Gollery, M.; Shulaev, V.; Van Breusegem, F. ROS signaling: The new wave? *Trends in Plant Science* **2011**, *16*, 300-309.
35. Downton, W.; Loveys, B.; Grant, W. Stomatal closure fully accounts for the inhibition of photosynthesis by abscisic acid. *New Phytologist* **1988**, *108*, 263-266.
36. Hose, E.; Steudle, E.; Hartung, W. Abscisic acid and hydraulic conductivity of maize roots: A study using cell-and root-pressure probes. *Planta* **2000**, *211*, 874-882.
37. Parent, B.; Hachez, C.; Redondo, E.; Simonneau, T.; Chaumont, F.; Tardieu, F. Drought and abscisic acid effects on aquaporin content translate into changes in hydraulic conductivity and leaf growth rate: A trans-scale approach. *Plant Physiology* **2009**, *149*, 2000-2012.
38. Zhang, A.; Jiang, M.; Zhang, J.; Tan, M.; Hu, X. Mitogen-activated protein kinase is involved in abscisic acid-induced antioxidant defense and acts downstream of reactive oxygen species production in leaves of maize plants. *Plant Physiology* **2006**, *141*, 475-487.
39. Hauser, F.; Li, Z.; Waadt, R.; Schroeder, J.I. Snapshot: Abscisic acid signaling. *Cell* **2017**, *171*, 1708-1708. e1700.
40. Mou, W.; Li, D.; Luo, Z.; Mao, L.; Ying, T. Transcriptomic analysis reveals possible influences of ABA on secondary metabolism of pigments, flavonoids and antioxidants in tomato fruit during ripening. *Plos One* **2015**, *10*, e0129598.
41. Umezawa, T.; Nakashima, K.; Miyakawa, T.; Kuromori, T.; Tanokura, M.; Shinozaki, K.; Yamaguchi-Shinozaki, K. Molecular basis of the core regulatory network in ABA responses: Sensing, signaling and transport. *Plant and Cell Physiology* **2010**, *51*, 1821-1839.
42. Jammes, F.; Song, C.; Shin, D.; Munemasa, S.; Takeda, K.; Gu, D.; Cho, D.; Lee, S.; Giordo, R.; Sritubtim, S. Map kinases MPK9 and MPK12 are preferentially expressed in guard cells and positively regulate ROS-mediated ABA signaling. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **2009**, *106*, 20520-20525.
43. Kwak, J.M.; Mori, I.C.; Pei, Z.M.; Leonhardt, N.; Torres, M.A.; Dangl, J.L.; Bloom, R.E.; Bodde, S.; Jones, J.D.; Schroeder, J.I. NADPH oxidase AtrbohD and AtrbohF genes function in ROS-dependent ABA signaling in Arabidopsis. *The EMBO Journal* **2003**, *22*, 2623-2633.
44. Hubbard, K.E.; Nishimura, N.; Hitomi, K.; Getzoff, E.D.; Schroeder, J.I. Early abscisic acid signal transduction mechanisms: Newly discovered components and newly emerging questions. *Genes & Development* **2010**, *24*, 1695-1708.
45. Jardine, A.; Jardine, K.; Fuentes, J.; Martin, S.; Martins, G.; Durgante, F.; Carneiro, V.; Higuchi, N.; Manzi, A.; Chambers, J. Highly reactive light-dependent monoterpenes in the Amazon. *Geophysical Research Letters* **2015**, *42*, 1576-1583.

46. Jardine, K.J.; Jardine, A.B.; Souza, V.F.; Carneiro, V.; Ceron, J.V.; Gimenez, B.O.; Soares, C.P.; Durgante, F.M.; Higuchi, N.; Manzi, A.O., *et al.* Methanol and isoprene emissions from the fast growing tropical pioneer species *Vismia guianensis* (aubl.) pers. (Hypericaceae) in the central Amazon forest. *Atmospheric Chemistry and Physics* **2016**, *2016*, 1-26.
47. Jardine, K.J.; Abrell, L.; Jardine, A.; Huxman, T.; Saleska, S.; Arneth, A.; Monson, R.; Karl, T.; Fares, S.; Loreto, F., *et al.* Within-plant isoprene oxidation confirmed by direct emissions of oxidation products methyl vinyl ketone and methacrolein. *Global Change Biology* **2012**, *18*, 973–984.
48. Jardine, K.J.; Meyers, K.; Abrell, L.; Alves, E.G.; Serrano, A.M.; Kesselmeier, J.; Karl, T.; Guenther, A.; Chambers, J.Q.; Vickers, C. Emissions of putative isoprene oxidation products from mango branches under abiotic stress. *Journal of Experimental Botany* **2013**, *64*, 3697-3709.
49. Karl, T.; Harley, P.; Emmons, L.; Thornton, B.; Guenther, A.; Basu, C.; Turnipseed, A.; Jardine, K. Efficient atmospheric cleansing of oxidized organic trace gases by vegetation. *Science* **2010**, *330*, 816-819.
50. Voss, I.; Sunil, B.; Scheibe, R.; Raghavendra, A. Emerging concept for the role of photorespiration as an important part of abiotic stress response. *Plant Biology* **2013**, *15*, 713-722.
51. McAdam, S.A.; Brodribb, T.J. Linking turgor with ABA biosynthesis: Implications for stomatal responses to vapour pressure deficit across land plants. *Plant Physiology* **2016**, pp. 00380.02016.
52. Chambers, J.Q.; Robertson, A.L.; Carneiro, V.M.; Lima, A.J.; Smith, M.-L.; Plourde, L.C.; Higuchi, N. Hyperspectral remote detection of niche partitioning among canopy trees driven by blowdown gap disturbances in the central Amazon. *Oecologia* **2009**, *160*, 107-117.
53. Uhl, C.; Buschbacher, R.; Serrao, E. Abandoned pastures in eastern Amazonia. I. Patterns of plant succession. *The Journal of Ecology* **1988**, 663-681.
54. Vieira, I.C.G.; de Almeida, A.S.; Davidson, E.A.; Stone, T.A.; de Carvalho, C.J.R.; Guerrero, J.B. Classifying successional forests using Landsat spectral properties and ecological characteristics in eastern Amazonia. *Remote Sensing of Environment* **2003**, *87*, 470-481.
55. Zalamea, P.-C.; Stevenson, P.R.; Madriñán, S.; Aubert, P.-M.; Heuret, P. Growth pattern and age determination for *Cecropia sciadophylla* (Urticaceae). *American Journal of Botany* **2008**, *95*, 263-271.
56. Mesquita, R.C.; Ickes, K.; Ganade, G.; Williamson, G.B. Alternative successional pathways in the Amazon basin. *Journal of Ecology* **2001**, *89*, 528-537.
57. McCulloh, K.A.; Johnson, D.M.; Meinzer, F.C.; Voelker, S.L.; Lachenbruch, B.; DOMEQ, J.C. Hydraulic architecture of two species differing in wood density: Opposing strategies in co-occurring tropical pioneer trees. *Plant, Cell & Environment* **2012**, *35*, 116-125.
58. Poorter, L.; McDonald, I.; Alarcón, A.; Fichtler, E.; Licona, J.C.; Peña-Claros, M.; Sterck, F.; Villegas, Z.; Sass-Klaassen, U. The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. *New Phytologist* **2010**, *185*, 481-492.
59. Cardoso, D.; Särkinen, T.; Alexander, S.; Amorim, A.M.; Bittrich, V.; Celis, M.; Daly, D.C.; Fiaschi, P.; Funk, V.A.; Giacomini, L.L. Amazon plant diversity revealed by a taxonomically verified species list. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **2017**, *114*, 10695-10700.
60. Cosme, L.H.; Schiatti, J.; Costa, F.R.; Oliveira, R.S. The importance of hydraulic architecture to the distribution patterns of trees in a central Amazonian forest. *New Phytologist* **2017**.
61. Nobre, A.D.; Cuartas, L.A.; Hodnett, M.; Rennó, C.D.; Rodrigues, G.; Silveira, A.; Waterloo, M.; Saleska, S. Height above the nearest drainage – a hydrologically relevant new terrain model. *Journal of Hydrology* **2011**, *404*, 13-29.
62. Oliveira, R.S.; Dawson, T.E.; Burgess, S.S.; Nepstad, D.C. Hydraulic redistribution in three Amazonian trees. *Oecologia* **2005**, *145*, 354-363.
63. Suwa, R.; Sakai, T.; dos SANTOS, J.; da SILVA, R.P.; Kajimoto, T.; Ishizuka, M.; Higuchi, N. Significance of topographic gradient in stem diameter-height allometry for precise biomass estimation of a tropical moist forest in the central Amazon. *Japan Agricultural Research Quarterly: JARQ* **2013**, *47*, 109-114.
64. Sharkey, T.D.; Yeh, S.; Wiberley, A.E.; Falbel, T.G.; Gong, D.M.; Fernandez, D.E. Evolution of the isoprene biosynthetic pathway in Kudzu. *Plant Physiology* **2005**, *137*, 700-712.
65. Parry, A.D.; Horgan, R. Carotenoids and abscisic acid (ABA) biosynthesis in higher plants. *Physiologia Plantarum* **1991**, *82*, 320-326.
66. Sah, S.K.; Reddy, K.R.; Li, J. Abscisic acid and abiotic stress tolerance in crop plants. *Frontiers in Plant Science* **2016**, *7*, 571.
67. Zhang, F.-P.; Susmilch, F.; Nichols, D.S.; Cardoso, A.A.; Brodribb, T.J.; McAdam, S.A. Leaves, not roots or floral tissue, are the main site of rapid, external pressure-induced ABA biosynthesis in Angiosperms. *Journal of Experimental Botany* **2018**.

68. Davies, W.J.; Zhang, J. Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. *Annual Review of Plant Biology* **1991**, *42*, 55-76.
69. Boursiac, Y.; Léran, S.; Corratgé-Faillie, C.; Gojon, A.; Krouk, G.; Lacombe, B. ABA transport and transporters. *Trends in Plant Science* **2013**, *18*, 325-333.
70. Thompson, A.J.; Jackson, A.C.; Symonds, R.C.; Mulholland, B.J.; Dadswell, A.R.; Blake, P.S.; Burbidge, A.; Taylor, I.B. Ectopic expression of a tomato 9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase gene causes over-production of abscisic acid. *The Plant Journal* **2000**, *23*, 363-374.
71. Ko, J.H.; Yang, S.H.; Han, K.H. Upregulation of an arabidopsis RING-H2 gene, XERICO, confers drought tolerance through increased abscisic acid biosynthesis. *The Plant Journal* **2006**, *47*, 343-355.
72. Correia, M.; Pereira, J.; Chaves, M.; Rodrigues, M.; Pacheco, C. ABA xylem concentrations determine maximum daily leaf conductance of field-grown *Vitis vinifera* l. Plants. *Plant, Cell & Environment* **1995**, *18*, 511-521.
73. Tardieu, F.; Katerji, N.; Bethenod, O.; Zhang, J.; Davies, W. Maize stomatal conductance in the field: Its relationship with soil and plant water potentials, mechanical constraints and ABA concentration in the xylem sap. *Plant, Cell & Environment* **1991**, *14*, 121-126.
74. Soar, C.J.; Speirs, J.; Maffei, S.M.; Loveys, B.R. Gradients in stomatal conductance, xylem sap ABA and bulk leaf ABA along canes of *vitis vinifera* cv. Shiraz: Molecular and physiological studies investigating their source. *Functional Plant Biology* **2004**, *31*, 659-669.
75. McAdam, S.A.; Manzi, M.; Ross, J.J.; Brodribb, T.J.; Gómez-Cadenas, A. Uprooting an abscisic acid paradigm: Shoots are the primary source. *Plant Signaling & Behavior* **2016**, *11*, 652-659.
76. Zhang, J.; Schurr, U.; Davies, W. Control of stomatal behaviour by abscisic acid which apparently originates in the roots. *Journal of Experimental Botany* **1987**, *38*, 1174-1181.
77. Zhang, J.; Davies, W. Abscisic acid produced in dehydrating roots may enable the plant to measure the water status of the soil. *Plant, Cell & Environment* **1989**, *12*, 73-81.
78. Tardieu, F.; Davies, W. Integration of hydraulic and chemical signalling in the control of stomatal conductance and water status of droughted plants. *Plant, Cell & Environment* **1993**, *16*, 341-349.
79. McAdam, S.A.; Brodribb, T.J.; Ross, J.J. Shoot-derived abscisic acid promotes root growth. *Plant, Cell & Environment* **2016**, *39*, 652-659.
80. Manzi, M.; Lado, J.; Rodrigo, M.J.; Zacarías, L.; Arbona, V.; Gómez-Cadenas, A. Root ABA accumulation in long-term water-stressed plants is sustained by hormone transport from aerial organs. *Plant and Cell Physiology* **2015**, *56*, 2457-2466.
81. Christmann, A.; Weiler, E.W.; Steudle, E.; Grill, E. A hydraulic signal in root-to-shoot signalling of water shortage. *The Plant Journal* **2007**, *52*, 167-174.
82. Schulze, E.-D.; Hall, A. Stomatal responses, water loss and CO₂ assimilation rates of plants in contrasting environments. In *Physiological Plant Ecology II*, Springer: 1982; pp 181-230.
83. Jardine, K.J.; Chambers, J.; Alves, E.G.; Teixeira, A.; Garcia, S.; Holm, J.; Higuchi, N.; Manzi, A.; Abrell, L.; Fuentes, J.D., *et al.* Dynamic balancing of isoprene carbon sources reflects photosynthetic and photorespiratory responses to temperature stress. *Plant Physiology* **2014**, *166*, 2051-2064.
84. Lloyd, J.; Farquhar, G.D. Effects of rising temperatures and [CO₂] on the physiology of tropical forest trees. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **2008**, *363*, 1811-1817.
85. Jardine, K.; Abrell, L.; Kurc, S.A.; Huxman, T.; Ortega, J.; Guenther, A. Volatile organic compound emissions from *Larrea tridentata* (Creosotebush). *Atmospheric Chemistry and Physics* **2010**, *10*, 12191-12206.
86. Jardine, K.; Abrell, L.; Yanez Serrano, A.M.; Arneth, A.; Alves, E.; Kesselmeier, J.; Huxman, T.; Saleska, S.; Jardine, A.; Taylor, T., *et al.* Ecosystem-scale compensation points of formic and acetic acid in the central Amazon. *Biogeosciences* **2011**, *8*, 3709-3720.
87. Alves, E.G.; Harley, P.; Gonçalves, J.F.d.C.; Moura, C.E.d.S.; Jardine, K. Effects of light and temperature on isoprene emission at different leaf developmental stages of *Eschweilera coriacea* in central Amazon. *Acta Amazonica* **2014**, *44*, 9-18.
88. Tardieu, F.; Tuberosa, R. Dissection and modelling of abiotic stress tolerance in plants. *Current Opinion in Plant Biology* **2010**, *13*, 206-212.
89. Tardieu, F.; Simonneau, T.; Parent, B. Modelling the coordination of the controls of stomatal aperture, transpiration, leaf growth, and abscisic acid: Update and extension of the Tardieu-Davies model. *Journal of Experimental Botany* **2015**, *66*, 2227-2237.
90. Huntingford, C.; Smith, D.M.; Davies, W.J.; Falk, R.; Sitch, S.; Mercado, L.M. Combining the [ABA] and net photosynthesis-based model equations of stomatal conductance. *Ecological Modelling* **2015**, *300*, 81-88.

91. Sauter, A.; Davies, W.J.; Hartung, W. The long-distance abscisic acid signal in the droughted plant: The fate of the hormone on its way from root to shoot. *Journal of Experimental Botany* **2001**, *52*, 1991-1997.
92. Dewar, R.C. The Ball–Berry–Leuning and Tardieu–Davies stomatal models: Synthesis and extension within a spatially aggregated picture of guard cell function. *Plant, Cell & Environment* **2002**, *25*, 1383-1398.
93. Ball, J.T.; Woodrow, I.E.; Berry, J.A. A model predicting stomatal conductance and its contribution to the control of photosynthesis under different environmental conditions. In *Progress in Photosynthesis Research*, Springer: 1987; pp 221-224.
94. Farquhar, G.; von Caemmerer, S.v.; Berry, J. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta* **1980**, *149*, 78-90.
95. Ju, W.; Wang, S.; Yu, G.; Zhou, Y.; Wang, H. Modeling the impact of drought on canopy carbon and water fluxes for a subtropical evergreen coniferous plantation in southern China through parameter optimization using an ensemble Kalman filter. *Biogeosciences* **2010**, *7*, 845-857.
96. Schmelz, E.A.; Engelberth, J.; Alborn, H.T.; O'donnell, P.; Sammons, M.; Toshima, H.; Tumlinson, J.H. Simultaneous analysis of phytohormones, phytotoxins, and volatile organic compounds in plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **2003**, *100*, 10552-10557.
97. Perin, E.C.; Crizel, R.L.; Galli, V.; da Silva Messias, R.; Rombaldi, C.V.; Chaves, F.C. Extraction and quantification of abscisic acid and derivatives in Strawberry by LC-MS. *Food Analytical Methods* **2018**, 1-6.
98. Souza, F.C.d. Dinâmica de uma floresta de terra firme na estação experimental de silvicultura tropical, Manaus, Amazonas. Doctoral thesis, **2011**.
99. Von Arx, G.; Archer, S.R.; Hughes, M.K. Long-term functional plasticity in plant hydraulic architecture in response to supplemental moisture. *Annals of Botany* **2012**, *109*, 1091-1100.
100. Daie, J.; Wyse, R. Adaptation of the enzyme-linked immunosorbent assay (ELISA) to the quantitative analysis of abscisic acid. *Analytical Biochemistry* **1982**, *119*, 365-371.



© 2018 by the authors; licensee MDPI, Basel, Switzerland. This article is an open access article distributed under the terms and conditions of the Creative Commons Attribution (CC BY) license (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>).

8 Síntese

Como observado neste trabalho os maiores valores de g_s coincidiram com os horários de maior luminosidade, maior temperatura foliar e maior DPV, o que sugere que alguns ou todos esses fatores, podem de alguma forma ter papel importante na modulação do movimento estomático durante o dia e períodos sazonais de precipitação. Porém, tais fatores por si só não explicam a variação diurna no movimento estomático. Assim, é provável que fatores endógenos tenham também contribuído para a variação diurna sazonal no movimento estomático. A produção do fitohormônio ácido abscísico pode ser um forte indicador de controle estomático quando relacionado ao mecanismo de feed back a temperatura e condições de estresse hídrico.

Embora exista necessidade de confirmações, os resultados dessa pesquisa, apontam que a sensibilidade das árvores de dossel aos eventos de seca extrema, pode afetar em maior magnitude as árvores de grande porte e em particular as espécies que coabitam ambientes de baixo. Provavelmente, levando grandes impactos relevantes a produtividade primária líquida do ecossistema tropical, influenciando a capacidade de mitigação dos impactos causados pelas ações antropogênicas e ameaçando sobremaneira esse grande sumidouro frente às mudanças climáticas.

9 REFERÊNCIAS

ALVES, E. G. et al. Effects of light and temperature on isoprene emission at different leaf developmental stages of *eschweilera coriacea* in central Amazon. **Acta Amazonica**, v. 44, n. 1, p. 9-18, 2014. ISSN 0044-5967.

ARAÚJO, A. et al. Comparative measurements of carbon dioxide fluxes from two nearby towers in a central Amazonian rainforest: The Manaus LBA site. **Journal of Geophysical Research: Atmospheres**, v. 107, n. D20, 2002. ISSN 2156-2202.

ASSMANN, S. The cellular basis of guard cell sensing of rising CO₂. **Plant, Cell & Environment**, v. 22, n. 6, p. 629-637, 1999. ISSN 1365-3040.

BALL, J. T.; WOODROW, I. E.; BERRY, J. A. A model predicting stomatal conductance and its contribution to the control of photosynthesis under different environmental conditions. In: (Ed.). **Progress in photosynthesis research**: Springer, 1987. p.221-224. ISBN 9401705216.

BEER, C. et al. Terrestrial gross carbon dioxide uptake: global distribution and covariation with climate. **Science**, v. 329, n. 5993, p. 834-838, 2010. ISSN 0036-8075.

BEER, C. et al. Terrestrial Gross Carbon Dioxide Uptake: Global Distribution and Covariation with Climate. **Science**, v. 329, n. 5993, p. 834-838, Aug 13 2010. ISSN 0036-8075. Disponível em: <<Go to ISI>://WOS:000280809900049 >.

BODEN, T.; MARLAND, G.; ANDRES, R. Global, Regional, and National Fossil-Fuel CO₂ Emissions (1751–2008) Carbon Dioxide Information Analysis Center. **Environmental Sciences Division, Oak Ridge National Laboratory, Oak Ridge, TN**, p. 37831-6290, 2010.

BODEN, T.; MARLAND, G.; ANDRES, R. J. **Global, Regional, and National Fossil-Fuel CO₂ Emissions**. CARBON DIOXIDE INFORMATION ANALYSIS CENTER, O. R. N. L. Oak Ridge, Tenn., U.S.A. 2010.

BOURSIAC, Y. et al. ABA transport and transporters. **Trends in plant science**, v. 18, n. 6, p. 325-333, 2013. ISSN 1360-1385.

BRIGHT, J. et al. ABA-induced NO generation and stomatal closure in *Arabidopsis* are dependent on H₂O₂ synthesis. **The Plant Journal**, v. 45, n. 1, p. 113-122, 2006. ISSN 1365-313X.

BRODRIBB, T. J.; COCHARD, H. Hydraulic failure defines the recovery and point of death in water-stressed conifers. **Plant physiology**, v. 149, n. 1, p. 575-584, 2009. ISSN 0032-0889.

CAEMMERER, S.; EVANS, J. R. Temperature responses of mesophyll conductance differ greatly between species. **Plant, Cell & Environment**, v. 38, n. 4, p. 629-637, 2015. ISSN 1365-3040.

CARDOSO, D. et al. Amazon plant diversity revealed by a taxonomically verified species list. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 114, n. 40, p. 10695-10700, 2017. ISSN 0027-8424.

CARNEIRO, V. et al. Composição Florística e Análise Estrutural da Floresta de terra firme na região de Manaus, Estado do Amazonas, Brasil. Actas das Comunicações-Inventário, Modelação e Gestão. Viso, Portugal: V Congresso Florestal Nacional A Floresta e as Gentes. Available: <http://www.esac.pt/cernas/cfn5/docs/T2-40.pdf>, 2005.

CARNICER, J. et al. Contrasting trait syndromes in angiosperms and conifers are associated with different responses of tree growth to temperature on a large scale. **Frontiers in Plant Science**, v. 4, p. 409, 2013. ISSN 1664-462X.

CASCARDO, J. D. M.; OLIVEIRA, L. D.; SOARES, A. Disponibilidade de água e doses de gesso agrícola nas relações hídricas da seringueira. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v. 5, n. 1, p. 31-34, 1993.

CHAMBERS, J. Q. et al. Hyperspectral remote detection of niche partitioning among canopy trees driven by blowdown gap disturbances in the Central Amazon. **Oecologia**, v. 160, n. 1, p. 107-117, 2009. ISSN 0029-8549.

CHAMBERS, J. Q.; SILVER, W. L. Some aspects of ecophysiological and biogeochemical responses of tropical forests to atmospheric change. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 359, n. 1443, p. 463-476, 2004. ISSN 0962-8436.

CHRISTMANN, A. et al. A hydraulic signal in root-to-shoot signalling of water shortage. **The Plant Journal**, v. 52, n. 1, p. 167-174, 2007. ISSN 1365-313X.

CLARK, D. A. Sources or sinks? The responses of tropical forests to current and future climate and atmospheric composition. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 359, n. 1443, p. 477-491, 2004. ISSN 0962-8436.

CORREIA, M. et al. ABA xylem concentrations determine maximum daily leaf conductance of field-grown *Vitis vinifera* L. plants. **Plant, Cell & Environment**, v. 18, n. 5, p. 511-521, 1995. ISSN 1365-3040.

COSME, L. H. et al. The importance of hydraulic architecture to the distribution patterns of trees in a central Amazonian forest. **New Phytologist**, 2017a. ISSN 1469-8137.

DA COSTA, G. F.; MARENCO, R. A. Fotossíntese, condutância estomática e potencial hídrico foliar em árvores jovens de andiroba (*Carapa guianensis*). 2007. ISSN 0044-5967.

DA ROCHA, H. R. et al. Patterns of water and heat flux across a biome gradient from tropical forest to savanna in Brazil. **Journal of Geophysical Research: Biogeosciences**, v. 114, n. G1, 2009. ISSN 2156-2202.

DAIE, J.; WYSE, R. Adaptation of the enzyme-linked immunosorbent assay (ELISA) to the quantitative analysis of abscisic acid. **Analytical biochemistry**, v. 119, n. 2, p. 365-371, 1982. ISSN 0003-2697.

DAVIES, W. J.; ZHANG, J. Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. **Annual review of plant biology**, v. 42, n. 1, p. 55-76, 1991. ISSN 1040-2519.

DE CASTILHO, C. V. et al. Variation in aboveground tree live biomass in a central Amazonian Forest: Effects of soil and topography. **Forest ecology and management**, v. 234, n. 1-3, p. 85-96, 2006. ISSN 0378-1127.

DEWAR, R. C. The Ball–Berry–Leuning and Tardieu–Davies stomatal models: synthesis and extension within a spatially aggregated picture of guard cell function. **Plant, Cell & Environment**, v. 25, n. 11, p. 1383-1398, 2002. ISSN 1365-3040.

DOWNTON, W.; LOVEYS, B.; GRANT, W. Stomatal closure fully accounts for the inhibition of photosynthesis by abscisic acid. **New Phytologist**, v. 108, n. 3, p. 263-266, 1988. ISSN 1469-8137.

FARQUHAR, G.; VON CAEMMERER, S. V.; BERRY, J. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. **Planta**, v. 149, n. 1, p. 78-90, 1980. ISSN 0032-0935.

FAUSET, S. et al. Hyperdominance in Amazonian forest carbon cycling. **Nature communications**, v. 6, p. 6857, 2015. ISSN 2041-1723.

FELDMAN, D. et al. Observational determination of surface radiative forcing by CO₂ from 2000 to 2010. **Nature**, v. 519, n. 7543, p. 339-343, 2015. ISSN 0028-0836.

FERNANDEZ-MARTINEZ, M. et al. Spatial variability and controls over biomass stocks, carbon fluxes, and resource-use efficiencies across forest ecosystems. **Trees-Structure and**

Function, v. 28, n. 2, p. 597-611, Apr 2014. ISSN 0931-1890; 1432-2285. Disponível em: <Go to ISI>://WOS:000333121500024 >.

FERNÁNDEZ-MARTÍNEZ, M. et al. Spatial variability and controls over biomass stocks, carbon fluxes, and resource-use efficiencies across forest ecosystems. **Trees**, v. 28, n. 2, p. 597-611, 2014. ISSN 0931-1890.

FERRAZ, J.; OHTA, S.; SALES, P. D. Distribuição dos solos ao longo de dois transectos em floresta primária ao norte de Manaus (AM). **Higuchi, N., Campos, MAA, Sampaio, PTB, and dos Santos, J., Espaço Comunicação Ltda., Manaus, Brazil**, v. 264, 1998.

FERREIRA, S. J. F.; LUIZÃO, F. J.; DALLAROSA, R. G. Precipitação interna e interceptação da chuva em floresta de terra firme submetida à extração seletiva de madeira na Amazônia Central. 2005. ISSN 0044-5967.

FONTES, C. et al. The Effect of the 2015/16 El Niño on Hydraulic Characteristics of Central Amazonian Trees. AGU Fall Meeting Abstracts, 2016.

FREDEEN, A.; SAGE, R. Temperature and humidity effects on branchlet gas-exchange in white spruce: an explanation for the increase in transpiration with branchlet temperature. **Trees**, v. 14, n. 3, p. 161-168, 1999. ISSN 0931-1890.

GIMENEZ, B. O. et al. Hysteresis patterns as a proxy for leaf temperature and ecophysiological interactions during the 2015-2016 El Niño event in the Amazon forest. **Functional Ecology**, v. in review, 2018.

GOULDEN, M. L. et al. Diel and seasonal patterns of tropical forest CO₂ exchange. **Ecological Applications**, v. 14, n. sp4, p. 42-54, 2004. ISSN 1939-5582.

HALLÉ, F.; OLDEMAN, R. A.; TOMLINSON, P. B. **Tropical trees and forests: an architectural analysis**. Springer Science & Business Media, 2012. ISBN 3642811906.

HAUSER, F. et al. SnapShot: Abscisic Acid Signaling. **Cell**, v. 171, n. 7, p. 1708-1708. e0, 2017. ISSN 0092-8674.

HIGUCHI, N. et al. A floresta amazônica e a água da chuva. **Floresta**, v. 41, n. 3, 2011. ISSN 1982-4688.

HIGUCHI, N. et al. A floresta Amazonica e a agua da chuva. **Floresta**, v. 41, n. 3, p. 427-434, 2011.

HIGUCHI, N. et al. Crescimento e incremento de uma floresta amazônica de terra-firme manejada experimentalmente. **MCT-INPA. Biomassa e nutrientes florestais–Relatório Final do Projeto Bionte. Manaus**, p. 89-131, 1997.

HOSE, E.; STEUDLE, E.; HARTUNG, W. Abscisic acid and hydraulic conductivity of maize roots: a study using cell-and root-pressure probes. **Planta**, v. 211, n. 6, p. 874-882, 2000. ISSN 0032-0935.

HSIAO, T. C. Plant responses to water stress. **Annual review of plant physiology**, v. 24, n. 1, p. 519-570, 1973. ISSN 0066-4294.

HUBBARD, K. E. et al. Early abscisic acid signal transduction mechanisms: newly discovered components and newly emerging questions. **Genes & Development**, v. 24, n. 16, p. 1695-1708, 2010. ISSN 0890-9369.

HUNTINGFORD, C. et al. Combining the [ABA] and net photosynthesis-based model equations of stomatal conductance. **Ecological modelling**, v. 300, p. 81-88, 2015. ISSN 0304-3800.

ISHIDA, A.; TOMA, T. Limitation of leaf carbon gain by stomatal and photochemical processes in the top canopy of *Macaranga conifera*, a tropical pioneer tree. **Tree Physiology**, v. 19, n. 7, p. 467-473, 1999. ISSN 1758-4469.

JAMMES, F. et al. MAP kinases MPK9 and MPK12 are preferentially expressed in guard cells and positively regulate ROS-mediated ABA signaling. **Proceedings of the National Academy of sciences**, v. 106, n. 48, p. 20520-20525, 2009. ISSN 0027-8424.

JARDINE, A. et al. Highly reactive light-dependent monoterpenes in the Amazon. **Geophysical Research Letters**, v. 42, n. 5, p. 1576-1583, 2015. ISSN 1944-8007.

JARDINE, K. et al. Volatile organic compound emissions from *Larrea tridentata* (creosotebush). **Atmospheric Chemistry and Physics**, v. 10, n. 24, p. 12191-12206, 2010. ISSN 1680-7316. Disponível em: <<Go to ISI>://000285581000011 >.

JARDINE, K. et al. Ecosystem-scale compensation points of formic and acetic acid in the central Amazon. **Biogeosciences**, v. 8, p. 3709-3720, 2011.

JARDINE, K. et al. Dynamic balancing of isoprene carbon sources reflects photosynthetic and photorespiratory responses to temperature stress. **Plant physiology**, v. 166, n. 4, p. 2051-2064, 2014. ISSN 0032-0889.

JARDINE, K. J. et al. Within-plant isoprene oxidation confirmed by direct emissions of oxidation products methyl vinyl ketone and methacrolein. **Global Change Biology**, v. 18, p. 973-984, 2012.

JARDINE, K. J. et al. Dynamic balancing of isoprene carbon sources reflects photosynthetic and photorespiratory responses to temperature stress. **Plant Physiol**, v. 166, n. 4, p. 2051-64, Dec 2014. ISSN 1532-2548 (Electronic)

0032-0889 (Linking). Disponível em: < <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/25318937> >.

JARDINE, K. J. et al. Green leaf volatile emissions during high temperature and drought stress in a central amazon rainforest. **Plants**, v. 4, n. 3, p. 678-690, 2015.

JARDINE, K. J. et al. Monoterpene ‘thermometer’ of tropical forest-atmosphere response to climate warming. **Plant, cell & environment**, v. 40, n. 3, p. 441-452, 2017. ISSN 1365-3040.

JARDINE, K. J. et al. Methanol and Isoprene Emissions from the Fast Growing Tropical Pioneer Species *Vismia guianensis* (Aubl.) Pers. (Hypericaceae) in the central Amazon Forest. **Atmos. Chem. Phys. Discuss.**, v. 2016, p. 1-26, 2016. ISSN 1680-7375. Disponível em: < <http://www.atmos-chem-phys-discuss.net/acp-2016-53/> >.

JARDINE, K. J. et al. Emissions of putative isoprene oxidation products from mango branches under abiotic stress. **Journal of Experimental Botany**, v. 64, n. 12, p. 3697-3709, Sep 2013. ISSN 0022-0957. Disponível em: < <Go to ISI>://WOS:000323578700012

<http://jxb.oxfordjournals.org/content/64/12/3669.1.full.pdf> >.

JONES, A. M. A new look at stress: abscisic acid patterns and dynamics at high-resolution. **New Phytologist**, v. 210, n. 1, p. 38-44, 2016. ISSN 1469-8137.

JU, W. et al. Modeling the impact of drought on canopy carbon and water fluxes for a subtropical evergreen coniferous plantation in southern China through parameter optimization using an ensemble Kalman filter. **Biogeosciences**, v. 7, n. 3, p. 845-857, 2010. ISSN 1726-4170.

KAISER, H.; KAPPEN, L. In situ observation of stomatal movements and gas exchange of *Aegopodium podagraria* L. in the understory. **Journal of Experimental Botany**, v. 51, n. 351, p. 1741-1749, 2000. ISSN 1460-2431.

KARL, T. et al. Efficient atmospheric cleansing of oxidized organic trace gases by vegetation. **Science**, v. 330, n. 6005, p. 816-9, Nov 5 2010. ISSN 1095-9203 (Electronic)

0036-8075 (Linking). Disponível em: <

http://www.ncbi.nlm.nih.gov/entrez/query.fcgi?cmd=Retrieve&db=PubMed&dopt=Citation&list_uids=20966216 >.

KIM, J.; MALLADI, A.; VAN IERSEL, M. W. Physiological and molecular responses to drought in *Petunia*: the importance of stress severity. **Journal of experimental botany**, v. 63, n. 18, p. 6335-6345, 2012. ISSN 1460-2431.

KLEIN, T. The variability of stomatal sensitivity to leaf water potential across tree species indicates a continuum between isohydric and anisohydric behaviours. **Functional Ecology**, v. 28, n. 6, p. 1313-1320, 2014. ISSN 1365-2435.

KO, J. H.; YANG, S. H.; HAN, K. H. Upregulation of an *Arabidopsis* RING-H2 gene, XERICO, confers drought tolerance through increased abscisic acid biosynthesis. **The Plant Journal**, v. 47, n. 3, p. 343-355, 2006. ISSN 1365-313X.

KOCH, G. W.; AMTHOR, J. S.; GOULDEN, M. L. Diurnal patterns of leaf photosynthesis, conductance and water potential at the top of a lowland rain forest canopy in Cameroon: measurements from the Radeau des Cimes. **Tree physiology**, v. 14, n. 4, p. 347-360, 1994. ISSN 1758-4469.

KWAK, J. M. et al. NADPH oxidase AtrbohD and AtrbohF genes function in ROS-dependent ABA signaling in *Arabidopsis*. **The EMBO journal**, v. 22, n. 11, p. 2623-2633, 2003. ISSN 0261-4189.

LAAN-LUIJKX, I. et al. Response of the Amazon carbon balance to the 2010 drought derived with CarbonTracker South America. **Global Biogeochemical Cycles**, 2015a. ISSN 1944-9224.

LALOI, C.; APEL, K.; DANON, A. Reactive oxygen signalling: the latest news. **Current opinion in plant biology**, v. 7, n. 3, p. 323-328, 2004. ISSN 1369-5266.

LAMBERS, H.; CHAPIN, F. S.; PONS, T. L. Plant Water Relations. In: (Ed.). **Plant Physiological Ecology**. New York, NY: Springer New York, 2008. p.163-223. ISBN 978-0-387-78341-3.

LE QUERE, C. et al. Global Carbon Budget 2015. **Earth System Science Data**, v. 7, n. 2, p. 349-396, 2015. ISSN 1866-3508. Disponível em: <<Go to ISI>://WOS:000368632100016 >.

LEUNING, R. A critical appraisal of a combined stomatal-photosynthesis model for C3 plants. **Plant, Cell & Environment**, v. 18, n. 4, p. 339-355, 1995. ISSN 1365-3040.

LEWIS, S. L. et al. The 2010 amazon drought. **Science**, v. 331, n. 6017, p. 554-554, 2011. ISSN 0036-8075.

- LLOYD, J.; FARQUHAR, G. D. Effects of rising temperatures and [CO₂] on the physiology of tropical forest trees. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 363, n. 1498, p. 1811-1817, 2008. ISSN 0962-8436.
- MALHI, Y.; GRACE, J. Tropical forests and atmospheric carbon dioxide. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 15, n. 8, p. 332-337, 2000. ISSN 0169-5347.
- MALHI, Y. et al. Climate change, deforestation, and the fate of the Amazon. **science**, v. 319, n. 5860, p. 169-172, 2008. ISSN 0036-8075.
- MANZI, M. et al. Root ABA accumulation in long-term water-stressed plants is sustained by hormone transport from aerial organs. **Plant and Cell Physiology**, v. 56, n. 12, p. 2457-2466, 2015. ISSN 1471-9053.
- MARENCO MENDOZA, R.; LOPES, N. F. **Fisiologia vegetal: fotossíntese respiracao relacoes hidricas nutricao mineral**. UFV, 2005. ISBN 8572691936.
- MARENCO, R. A. et al. Fotoinibição dinâmica da fotossíntese em árvores de dossel da Amazônia Central. 2007. ISSN 1679-2343.
- MARENCO, R. A. et al. Hydraulically based stomatal oscillations and stomatal patchiness in *Gossypium hirsutum*. **Functional Plant Biology**, v. 33, n. 12, p. 1103-1113, 2006. ISSN 1445-4416.
- MARUYAMA, Y. et al. Photosynthetic traits of seedlings of several tree species in an Amazonian forest. **Tropics**, v. 14, n. 3, p. 211-219, 2005. ISSN 0917-415X.
- MCADAM, S. A.; BRODRIBB, T. J. The evolution of mechanisms driving the stomatal response to vapor pressure deficit. **Plant Physiology**, v. 167, n. 3, p. 833-843, 2015. ISSN 0032-0889.
- MCADAM, S. A.; BRODRIBB, T. J. Linking turgor with ABA biosynthesis: implications for stomatal responses to vapour pressure deficit across land plants. **Plant Physiology**, p. pp. 00380.2016, 2016. ISSN 0032-0889.
- MCADAM, S. A.; BRODRIBB, T. J.; ROSS, J. J. Shoot-derived abscisic acid promotes root growth. **Plant, cell & environment**, v. 39, n. 3, p. 652-659, 2016. ISSN 1365-3040.
- MCADAM, S. A. et al. Uprooting an abscisic acid paradigm: Shoots are the primary source. **Plant signaling & behavior**, v. 11, n. 6, p. 652-659, 2016. ISSN 1559-2324.

MCCULLOH, K. A. et al. Hydraulic architecture of two species differing in wood density: Opposing strategies in co-occurring tropical pioneer trees. **Plant, Cell & Environment**, v. 35, n. 1, p. 116-125, 2012. ISSN 1365-3040.

MEINZER, F. C. et al. Xylem hydraulic safety margins in woody plants: coordination of stomatal control of xylem tension with hydraulic capacitance. **Functional Ecology**, v. 23, n. 5, p. 922-930, 2009. ISSN 1365-2435.

MEIR, P. et al. The fate of assimilated carbon during drought: impacts on respiration in Amazon rainforests. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, v. 363, n. 1498, p. 1849-1855, 2008. ISSN 0962-8436.

MENDES, K.; MARENCO, R. Is stomatal conductance of Central Amazonian saplings influenced by circadian rhythms under natural conditions? **Theoretical and Experimental Plant Physiology**, v. 26, n. 2, p. 115-125, 2014. ISSN 2197-0025.

MESQUITA, R. C. et al. Alternative successional pathways in the Amazon Basin. **Journal of Ecology**, v. 89, n. 4, p. 528-537, 2001. ISSN 1365-2745.

MITTLER, R. et al. ROS signaling: the new wave? **Trends in plant science**, v. 16, n. 6, p. 300-309, 2011. ISSN 1360-1385.

MOTT, K.; PARKHURST, D. Stomatal responses to humidity in air and helox. **Plant, Cell & Environment**, v. 14, n. 5, p. 509-515, 1991. ISSN 1365-3040.

MOTT, K. A.; PEAK, D. Testing a vapour-phase model of stomatal responses to humidity. **Plant, cell & environment**, v. 36, n. 5, p. 936-944, 2013. ISSN 1365-3040.

MOU, W. et al. Transcriptomic analysis reveals possible influences of ABA on secondary metabolism of pigments, flavonoids and antioxidants in tomato fruit during ripening. **PLoS one**, v. 10, n. 6, p. e0129598, 2015. ISSN 1932-6203.

NAVES-BARBIERO, C. C. et al. Fluxo de seiva e condutância estomática de duas espécies lenhosas sempre-verdes no campo sujo e cerradão. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v. 12, n. 2, p. 119-134, 2000.

NOBRE, A. D. et al. Height Above the Nearest Drainage—a hydrologically relevant new terrain model. **Journal of Hydrology**, v. 404, n. 1-2, p. 13-29, 2011. ISSN 0022-1694.

NOBRE, C. A.; BORMA, L. D. S. 'Tipping points' for the Amazon forest. **Current Opinion in Environmental Sustainability**, v. 1, n. 1, p. 28-36, 2009. ISSN 1877-3435.

OLIVARES, I. et al. Effects of warming and drought on the vegetation and plant diversity in the Amazon basin. **The Botanical Review**, v. 81, n. 1, p. 42-69, 2015. ISSN 0006-8101.

OLIVEIRA, A. D. et al. Composição e diversidade florístico-estrutural de um hectare de floresta densa de terra firme na Amazônia Central, Amazonas, Brasil. **Acta Amazonica**, v. 38, n. 4, p. 627-642, 2008.

OLIVEIRA, R. S. et al. Hydraulic redistribution in three Amazonian trees. **Oecologia**, v. 145, n. 3, p. 354-363, 2005. ISSN 0029-8549.

OZANNE, C. et al. Biodiversity meets the atmosphere: a global view of forest canopies. **Science**, v. 301, n. 5630, p. 183-186, 2003. ISSN 0036-8075.

PAN, Y. et al. The structure, distribution, and biomass of the world's forests. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 44, p. 593-622, 2013a. ISSN 1543-592X.

PAN, Y. et al. The Structure, Distribution, and Biomass of the World's Forests. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, Vol 44**, v. 44, p. 593-622, 2013 2013b. ISSN 1543-592X. Disponível em: <<Go to ISI>://WOS:000329821800027 >.

PARENT, B. et al. Drought and abscisic acid effects on aquaporin content translate into changes in hydraulic conductivity and leaf growth rate: a trans-scale approach. **Plant physiology**, v. 149, n. 4, p. 2000-2012, 2009. ISSN 0032-0889.

PARRY, A. D.; HORGAN, R. Carotenoids and abscisic acid (ABA) biosynthesis in higher plants. **Physiologia Plantarum**, v. 82, n. 2, p. 320-326, 1991. ISSN 1399-3054.

PEEL, M. C.; FINLAYSON, B. L.; MCMAHON, T. A. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. **Hydrology and earth system sciences discussions**, v. 4, n. 2, p. 439-473, 2007.

PERIN, E. C. et al. Extraction and Quantification of Abscisic Acid and Derivatives in Strawberry by LC-MS. **Food Analytical Methods**, p. 1-6, 2018. ISSN 1936-9751.

PHILLIPS, O. L. et al. Drought sensitivity of the Amazon rainforest. **Science**, v. 323, n. 5919, p. 1344-1347, 2009. ISSN 0036-8075.

PIEPADE, M. T. F.; LONG, S.; JUNK, W. J. Leaf and canopy photosynthetic CO₂ uptake of a stand of *Echinochloa polystachya* on the central Amazon floodplain. **Oecologia**, v. 97, n. 2, p. 193-201, 1994a. ISSN 0029-8549.

- POORTER, L. et al. The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. **New phytologist**, v. 185, n. 2, p. 481-492, 2010. ISSN 1469-8137.
- QUÉRÉ, C. L. et al. Global carbon budget 2015. **Earth System Science Data**, v. 7, n. 2, p. 349-396, 2015. ISSN 1866-3508.
- RASCHKE, K. Stomatal action. **Annual Review of Plant Physiology**, v. 26, n. 1, p. 309-340, 1975. ISSN 0066-4294.
- RENNÓ, C. D. et al. HAND, a new terrain descriptor using SRTM-DEM: Mapping terra-firme rainforest environments in Amazonia. **Remote Sensing of Environment**, v. 112, n. 9, p. 3469-3481, 2008. ISSN 0034-4257.
- RIBEIRO, J. et al. Flora da reserva Ducke: Flora da reserva Ducke: Flora da reserva Ducke: guia de identificação de plantas vasculares de uma floresta de terra-firme na Amazônia Central. **Manaus: INPA**, 1999.
- ROGERS, A. et al. A roadmap for improving the representation of photosynthesis in Earth system models. **New Phytologist**, v. 213, n. 1, p. 22-42, 2017. ISSN 1469-8137.
- SAGE, R. F.; KUBIEN, D. S. The temperature response of C3 and C4 photosynthesis. **Plant, cell & environment**, v. 30, n. 9, p. 1086-1106, 2007. ISSN 1365-3040.
- SAH, S. K.; REDDY, K. R.; LI, J. Abscisic acid and abiotic stress tolerance in crop plants. **Frontiers in plant science**, v. 7, p. 571, 2016. ISSN 1664-462X.
- SALISBURY, F. B.; ROSS, C. W. Plant physiology. 4th. **Edn. Belmont, CA. Wadsworth**, p. 23-52, 1992.
- SAMPAIO-FILHO, I. D. J. et al. Below versus above ground plant sources of abscisic acid (ABA) at the heart of tropical forest response to warming. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 19, n. Em revisão, 2018.
- SANTOS JUNIOR, U. M. D. Fisiologia e indicadores de estresse em árvores crescendo em ambientes alagados pela hidroelétrica de Balbina na Amazônia central. 2008.
- SAUTER, A.; DAVIES, W. J.; HARTUNG, W. The long-distance abscisic acid signal in the droughted plant: the fate of the hormone on its way from root to shoot. **Journal of Experimental Botany**, v. 52, n. 363, p. 1991-1997, 2001. ISSN 1460-2431.
- SCHIMMEL, D. S. Terrestrial ecosystems and the carbon cycle. **Global change biology**, v. 1, n. 1, p. 77-91, 1995. ISSN 1365-2486.

- SCHMELZ, E. A. et al. Simultaneous analysis of phytohormones, phytotoxins, and volatile organic compounds in plants. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 100, n. 18, p. 10552-10557, 2003. ISSN 0027-8424.
- SCHOLANDER, P. F. et al. Sap pressure in vascular plants: negative hydrostatic pressure can be measured in plants. **Science**, v. 148, n. 3668, p. 339-346, 1965. ISSN 0036-8075.
- SCHULZE, E.-D.; HALL, A. Stomatal responses, water loss and CO₂ assimilation rates of plants in contrasting environments. In: (Ed.). **Physiological plant ecology II**: Springer, 1982. p.181-230.
- SHARKEY, T. D. et al. Evolution of the isoprene biosynthetic pathway in Kudzu. **Plant Physiology**, v. 137, n. 2, p. 700-712, Feb 2005. ISSN 0032-0889. Disponível em: <<Go to ISI>://000227116900026 >.
- SOAR, C. J. et al. Gradients in stomatal conductance, xylem sap ABA and bulk leaf ABA along canes of *Vitis vinifera* cv. Shiraz: molecular and physiological studies investigating their source. **Functional Plant Biology**, v. 31, n. 6, p. 659-669, 2004. ISSN 1445-4416.
- SOUZA, F. C. D. Dinâmica de uma floresta de terra firme na Estação Experimental de Silvicultura Tropical, Manaus, Amazonas. 2011.
- SUWA, R. et al. Significance of topographic gradient in stem diameter-height allometry for precise biomass estimation of a tropical moist forest in the central Amazon. **Japan Agricultural Research Quarterly: JARQ**, v. 47, n. 1, p. 109-114, 2013. ISSN 0021-3551.
- TAN, S. et al. The regulation of reactive oxygen species production during programmed cell death. **The Journal of cell biology**, v. 141, n. 6, p. 1423-1432, 1998. ISSN 0021-9525.
- TARDIEU, F.; DAVIES, W. Integration of hydraulic and chemical signalling in the control of stomatal conductance and water status of droughted plants. **Plant, Cell & Environment**, v. 16, n. 4, p. 341-349, 1993. ISSN 1365-3040.
- TARDIEU, F. et al. Maize stomatal conductance in the field: its relationship with soil and plant water potentials, mechanical constraints and ABA concentration in the xylem sap. **Plant, Cell & Environment**, v. 14, n. 1, p. 121-126, 1991. ISSN 1365-3040.
- TARDIEU, F.; SIMONNEAU, T.; PARENT, B. Modelling the coordination of the controls of stomatal aperture, transpiration, leaf growth, and abscisic acid: update and extension of the Tardieu–Davies model. **Journal of experimental botany**, v. 66, n. 8, p. 2227-2237, 2015. ISSN 1460-2431.

TETENS, O. Uber einige meteorologische Begriffe. **Zeitschrift fur Geophysik**, v. 6, p. 297-309, 1930.

THIMIJJAN, R. W.; HEINS, R. D. Photometric, radiometric, and quantum light units of measure: a review of procedures for interconversion. **HortScience**, v. 18, n. 6, p. 818-822, 1983.

THOMPSON, A. J. et al. Ectopic expression of a tomato 9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase gene causes over-production of abscisic acid. **The Plant Journal**, v. 23, n. 3, p. 363-374, 2000. ISSN 1365-313X.

TRIBUZY, E. **Variação da temperatura foliar do dossel e o seu efeito na taxa assimilatória de CO₂ na Amazônia Central**. 2005. Tese doutorado, Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz. Piracicaba, SP. 84p

TURNER, N. C. Techniques and experimental approaches for the measurement of plant water status. **Plant and soil**, v. 58, n. 1-3, p. 339-366, 1981. ISSN 0032-079X.

UHL, C.; BUSCHBACHER, R.; SERRAO, E. Abandoned pastures in eastern Amazonia. I. Patterns of plant succession. **The Journal of Ecology**, p. 663-681, 1988. ISSN 0022-0477.

UMEZAWA, T. et al. Molecular basis of the core regulatory network in ABA responses: sensing, signaling and transport. **Plant and cell physiology**, v. 51, n. 11, p. 1821-1839, 2010. ISSN 0032-0781.

URBAN, J. et al. Increase in leaf temperature opens stomata and decouples net photosynthesis from stomatal conductance in *Pinus taeda* and *Populus deltoides* x *nigra*. **Journal of experimental botany**, v. 68, n. 7, p. 1757-1767, 2017. ISSN 0022-0957.

VIALET-CHABRAND, S.; DREYER, E.; BRENDEL, O. Performance of a new dynamic model for predicting diurnal time courses of stomatal conductance at the leaf level. **Plant, cell & environment**, v. 36, n. 8, p. 1529-1546, 2013. ISSN 1365-3040.

VIEIRA, I. C. G. et al. Classifying successional forests using Landsat spectral properties and ecological characteristics in eastern Amazonia. **Remote Sensing of Environment**, v. 87, n. 4, p. 470-481, 2003. ISSN 0034-4257.

VON ARX, G.; ARCHER, S. R.; HUGHES, M. K. Long-term functional plasticity in plant hydraulic architecture in response to supplemental moisture. **Annals of botany**, v. 109, n. 6, p. 1091-1100, 2012. ISSN 1095-8290.

VOSS, I. et al. Emerging concept for the role of photorespiration as an important part of abiotic stress response. **Plant biology**, v. 15, n. 4, p. 713-722, 2013. ISSN 1438-8677.

WALTERS, R. G. Towards an understanding of photosynthetic acclimation. **Journal of experimental botany**, v. 56, n. 411, p. 435-447, 2005. ISSN 1460-2431.

WOLF, A.; ANDEREGG, W. R.; PACALA, S. W. Optimal stomatal behavior with competition for water and risk of hydraulic impairment. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 113, n. 46, p. E7222-E7230, 2016. ISSN 0027-8424.

ZALAMEA, P.-C. et al. Growth pattern and age determination for *Cecropia sciadophylla* (Urticaceae). **American Journal of Botany**, v. 95, n. 3, p. 263-271, 2008. ISSN 0002-9122.

ZANNE, A. et al. Global wood density database. 2009.

ZENG, N. et al. Causes and impacts of the 2005 Amazon drought. **Environmental Research Letters**, v. 3, n. 1, p. 014002, 2008. ISSN 1748-9326.

ZHANG, A. et al. Mitogen-activated protein kinase is involved in abscisic acid-induced antioxidant defense and acts downstream of reactive oxygen species production in leaves of maize plants. **Plant Physiology**, v. 141, n. 2, p. 475-487, 2006. ISSN 0032-0889.

ZHANG, F.-P. et al. Leaves, not roots or floral tissue, are the main site of rapid, external pressure-induced ABA biosynthesis in angiosperms. **Journal of experimental botany**, 2018.

ZHANG, J.; DAVIES, W. Abscisic acid produced in dehydrating roots may enable the plant to measure the water status of the soil. **Plant, Cell & Environment**, v. 12, n. 1, p. 73-81, 1989. ISSN 1365-3040.

ZHANG, J.; SCHURR, U.; DAVIES, W. Control of stomatal behaviour by abscisic acid which apparently originates in the roots. **Journal of experimental botany**, v. 38, n. 7, p. 1174-1181, 1987. ISSN 1460-2431.