

**INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS DE FLORESTAS TROPICAIS**

**MECANISMOS ENVOLVIDOS NA QUEDA DA CAPACIDADE
FOTOSSINTÉTICA COM O AVANÇO DA IDADE FOLIAR EM
INDIVÍDUOS ARBÓREOS NA AMAZÔNIA CENTRAL.**

JULIANE CRISTINA GOMES MENEZES

Manaus, Amazonas

Abril, 2018

JULIANE CRISTINA GOMES MENEZES

MECANISMOS ENVOLVIDOS NA QUEDA DA CAPACIDADE
FOTOSSINTÉTICA COM O AVANÇO DA IDADE FOLIAR EM
INDIVÍDUOS ARBÓREOS NA AMAZÔNIA CENTRAL.

Dr. HENRIQUE EDUARDO MENDONÇA NASCIMENTO
Dra. Adriana Grandis
Dra. Sabrina Garcia

Dissertação apresentada ao
Instituto Nacional de Pesquisas da
Amazônia como parte dos
requisitos para obtenção do título
de Mestre em Ciências de
Florestas Tropicais.

Manaus, Amazonas

Abril, 2018

BANCA EXAMINADORA DA DEFESA ORAL PÚBLICA

Dr. Bruce Walker Nelson
Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA
Coordenação de Dinâmica Ambiental (CODAM)

Dr. Giordane Augusto Martins
Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA
Coordenação de Dinâmica Ambiental (CODAM)

Dr. Bart Kruijt
Wageningen University & Research (WUR)
Wageningen Environmental Research

FICHA CATALOGRÁFICA

N000 Menezes, Juliane Cristina Gomes
Mecanismos envolvidos na queda da capacidade fotossintética com o avanço da idade foliar em indivíduos arbóreos na Amazônia Central. / Juliane Cristina Gomes Menezes. --- Manaus: [s.n.], 2018.

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

Orientador: Dr. Henrique E. M. Nascimento.

Coorientadoras: Dra. Adriana Grandis e Dra. Sabrina Garcia

Área de concentração: Fisiologia Vegetal: Ciências de Florestas Tropicais.

1. Fisiologia vegetal. 2. Idade foliar 3. Floresta Tropical 5. Amazônia.

I. Mechanisms involved in the decline of the photosynthetic capacity with leaf ageing in trees of Central Amazon.

CDD

Sinopse:

A demografia foliar e o efeito da idade sobre a redução da capacidade fotossintética, assim como os mecanismos possivelmente envolvidos, foram estudados em indivíduos arbóreos em uma floresta de Terra Firme na Amazônia Central, próxima a Manaus /AM. Foram realizadas curvas resposta de fotossíntese à luz saturante e curvas de condutância estomática a mudanças no déficit de pressão de vapor em folhas de diferentes idades. Além disso, foram feitas análises destrutivas das folhas produzidas no início da estação seca (junho) em um mesmo gradiente de idades cronológicas. Ao todo, foram testados 13 parâmetros fisiológicos de forma a determinar qual destes explica melhor a redução de V_{cmax} em função do avanço da idade foliar.

Palavras-chave: Demografia foliar, capacidade fotossintética, idade foliar, nitrogênio, carboidratos não-estruturais.

AGRADECIMENTOS

A concretização deste mestrado não seria possível sem a presença de tantas pessoas tão importantes para mim, seja aqui em Manaus, São Paulo ou distante 3.423 km daqui, pois cada uma destas sempre me apoiou e me incentivou a dar o melhor de mim, mesmo quando eu já não acreditava em mim mesma. É emocionante dizer neste momento que aprendemos não somente a estudar, levantar hipóteses, coletar dados, ler centenas de artigos e realizar estatísticas, mas a trabalhar em equipe e ajudar o próximo como e quando for. Por isso, serei eternamente grata a todos que menciono nesta seção e a todos que fizeram parte desta trajetória.

Aos meus pais, Solange e Julio, que batalharam muito para me proporcionar sempre a melhor educação que podiam, que me ajudam e me apoiam sempre com muito amor, carinho, preocupação e apoio financeiro até hoje para que eu pudesse concretizar este objetivo de vida. Meus irmãos, Carol e Arthur, obrigada pela confiança e suporte emocional. À minha vó que sempre acreditou que eu tenho muita sorte na vida pelas coisas que conquisto, mas na verdade, tenho sorte de conhecer tantas pessoas maravilhosas que me ajudam a fazer as coisas acontecerem.

À minha segunda família, meus amados mestres, os quais tenho muito apreço, orgulho e sorte em pertencer a este grupo tão maravilhoso e especial, que fizeram deste mestrado a melhor experiência que alguém poderia querer. “Papi” Beto Quesada, muito obrigada por sempre acreditar em mim e aonde eu posso chegar, com seus olhares, abraços e palavras de carinho. Ao meu orientador, Henrique Nascimento “Mano Véio”, pelos inúmeros conhecimentos teóricos, científicos e pessoais que tive a honra de absorver e buscarei repassar aos outros sempre que puder. Às minhas jovens “mães” e co-orientadoras, Sabrina Garcia e Adriana Grandis, sem as quais nada disso seria feito. Não tenho palavras suficientes para agradecer a vocês por tudo o que vocês fizeram por mim ao longo de um ano e meio, me indagando, ensinando, acreditando e me preparando para todas as adversidades e futuras conquistas. Serei eternamente grata pela orientação de mestrado e de VIDA.

Aos colegas de trabalho e para sempre amigos Biogeoquímicos: Nathy, AmandaS (Longhi e Damasceno), JéssicaS (Rosa e Campos), AnaS (Carolina e Cláudia), FernandaS (Luz e Cunha), Karst, Sheila, Érick, Yago, Maquelle, Axa, Luciano, Lúcia, Florian, Oscar, Kelly, Tomás, Ana Paula, Raimundo, Alexandre, Laynara, Raphaello, Jackson. Não esquecerei o apoio, a amizade, as discussões bobas e científicas, os encontros biogeoquímicos e Pool parties. Cada um de vocês me ajudou MUITO a ter chegado aqui e terei gratidão eterna por tudo, em especial aos “homão da porra” Bruno Takeshi, Alacimar Guedes e Iokanam Salles que sempre fizeram o impossível para que tudo acontecesse.

Aos meus amigos Darksideers, Iokanam, Nathan, Leonardo, Noelia, Matheus, Marciel pela amizade sincera e descontraída que tornaram minha vida em Manaus a melhor possível. As discussões nos corredores do INPA, encontros aos finais de semana, cervejas e conversas fiadas e também sérias foram momentos especiais, por mais simples que fossem. Obrigada.

Em especial quero deixar meu agradecimento à Maíra Macedo por essa grande amizade e companheirismo desde os primeiros dias que nos conhecemos. A sua amizade é sincera, sem cobranças e interesses, maluca, compreensível e leal. Estivemos juntas em todos os momentos bons e ruins, sempre apoiando uma a outra em todas as etapas, e espero que a vida sempre nos mantenha unidas de coração e alma. Te amo.

Ao meu amor, melhor amigo, companheiro de todos os momentos, Renann Henrique por fazer Manaus meu lar e um lugar especial onde pude viver os melhores momentos da minha vida. Obrigada pelo seu amor incondicional, seus abraços apertados, seus sorrisos e suas palavras alegres e positivas que me deram muito conforto e força para vencer os obstáculos da vida e do mestrado.

Aos meus amigos da UnB e de Brasília que sempre me apoiaram, comemoraram as minhas conquistas e que compreendem a minha ausência para que eu possa seguir meu caminho e realizar meus sonhos: Larissa, Jaqueline, Emanuela, Luiza, Mariana, Marcos, Catherine, Ana Paula, Nayara, Millena, Victoria, Luana, Carol, Geórgia, Ana Clara, Isadora. Amo vocês!

A todos que dividiram o teto e a vida comigo, trocando ideias, fazendo companhia, cuidando e fazendo correrias, muito obrigada por me fazerem amadurecer a cada dia: Emily, Fernanda, Zura, Victor, Rafa, Zena, Marco, Cris, Hilana, Diego, Vinícius e Manu.

Aos Drs. David Lapola, Tomás Domingues, Bart Krujuit, Richard Norby, Jean Paul e demais membros do comitê científico do Programa AmazonFACE, deixo aqui meus sinceros agradecimentos pela oportunidade de fazer parte disso tudo e pela confiança creditada à mim em continuar desenvolvendo ciência na próxima fase que se inicia.

Aos Drs. Marcos Buckeridge (LAFIECO/USP) e Plínio Camargo (CENA/ESALQ) pelo apoio técnico e científico para a execução das análises laboratoriais de extração de carboidratos e C:N.

À todos os colegas de mestrado, corpo docente e técnico do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia INPA e Departamento de Pós-graduação em Ciências de Florestas Tropicais. Eu também agradeço pelo suporte técnico e emocional (“pelo amor de Deus, eu não aguento mais”) dos meus amigos do LBA Dona Gigi, Zezinho, França, Eliseu, Jorge e Weber.

Aos doutores e membros da banca de qualificação e defesa de mestrado que me guiaram a realizar o trabalho da melhor forma e precisão possíveis, além de me fazerem questionar e pensar todo momento.

À CAPES e o Ministério da Ciência, Tecnologia e Inovação pela concessão da bolsa.

EPÍGRAFE

“Vivemos todos sob o mesmo céu, mas nem todos temos os mesmos horizontes”
(Konrad Adenauer)

RESUMO

A renovação do estoque de folhas com melhores qualidades fotossintéticas, durante a estação seca na Amazônia Central (*green-up*), tem recebido destaque como um dos fatores que determinam a variação sazonal da capacidade fotossintética (CF) do ecossistema amazônico. A redução da CF de folhas em estágio de desenvolvimento avançado já foi estudada para uma variedade de espécies de florestas tropicais e temperadas, no entanto, ainda existem muitas incertezas quanto aos mecanismos fisiológicos que desencadeiam o declínio de CF em função da idade. Desse modo, este estudo teve como objetivos descrever a dinâmica etária do estoque folhas e investigar os efeitos da idade foliar sobre a capacidade fotossintética, bem como os possíveis mecanismos fisiológicos envolvidos. Para estes fins, foram realizados monitoramentos mensais de demografia foliar, medidas de fotossíntese por diferentes abordagens (fotossíntese pontual, medidas repetidas e cronossequência) e de condutância estomática com alterações no déficit de pressão de vapor, ao longo de campanhas bimensais em uma área de floresta de Terra Firme na Amazônia Central. Adicionalmente, foram realizadas coletas destrutivas de folhas para obtenção da massa foliar específica, índice SPAD, concentrações de carbono e nitrogênio, isótopos e carboidratos não-estruturais. Foi encontrada uma fraca relação entre a capacidade fotossintética (V_{cmax}) e idade foliar em nível de comunidade e, em nível de indivíduo, apenas dois indivíduos demonstraram a queda significativa de V_{cmax} em função da idade. Não foi encontrado, dentre os parâmetros testados, um mecanismo comum a todos os indivíduos que melhor explique a queda de CF com a progressão da idade. Entretanto, na análise de comunidade, o controle de abertura e fechamento estomáticos (C_{gs}) foi o mecanismo que melhor explicou a queda de V_{cmax} com a idade e o acúmulo de sacarose para os indivíduos que apresentaram o declínio significativo de V_{cmax} . A interação entre as variações na composição etária das folhas e na CF ao longo do tempo definiu a sazonalidade da capacidade fotossintética da comunidade estudada, em concordância com os resultados encontrados em trabalhos de sensoriamento remoto por torres de fluxo e índices de vegetação por satélites.

Palavras-chave: demografia foliar, capacidade fotossintética, idade foliar, nitrogênio, carboidratos não-estruturais.

ABSTRACT

The renewal of the leaf stock with higher photosynthetic capacity during the dry season in Central Amazon (green-up) has been highlighted as one of the factors that determine the seasonality of the photosynthetic capacity (PC) of the ecosystem. The decline of PC of leaves at an advanced stage of development has already been studied for a variety of tropical and temperate species, however there are still many uncertainties as to the physiological mechanisms that trigger the age-dependent reduction of PC. Thus, the main goals of the study were describe the leaf age canopy dynamics and investigate the effects of leaf-ageing on the PC as well as the possible physiological mechanisms involved. For these purposes, monthly leaf demography was carried out in order to obtain chronological age of leaves on selected branches, and leaf gas exchange measurements of photosynthesis and stomatal conductance curves were done by different approaches (one-point photosynthesis, repeated measurements, and chronosequence) by bi-monthly field campaigns in Central Amazon Terra Firme forest plots. In addition, destructive leaf analysis were done to obtain leaf dry mass per unit area, SPAD index, carbon and nitrogen concentrations, isotopes and non-structural carbohydrates. A weak relationship between photosynthetic capacity (V_{cmax}) and leaf age at community level was found, and for the individual level only two out of nine trees showed a significant negative regression slopes. It was not found a mechanism common to all trees, among all parameters tested, and regardless of the scale of observation, that explain better the PC with leaf-ageing. However, stomatal control and sucrose accumulation were the physiological mechanisms that better explained the decrease of V_{cmax} with age for the community studied and for both two individual trees, respectively. The interaction between leaf age canopy composition and the photosynthetic capacity changes defined the seasonality of this specific community, in agreement with the estimates found by remote sensing technologies of flux towers and satellite vegetation indices.

Keywords: leaf demography, photosynthetic capacity, leaf age, nitrogen, non-structural carbohydrates.

SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS	iv
EPÍGRAFE.....	vi
RESUMO	vii
ABSTRACT.....	viii
LISTA DE FIGURAS.....	11
LISTA DE ABREVIACÕES.....	12
1. INTRODUÇÃO	13
2. OBJETIVOS	16
2.1 OBJETIVO GERAL.....	16
2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS	16
3. MATERIAL E MÉTODOS	17
3.1. ÁREA DE ESTUDO	17
3.2. DELINEAMENTO AMOSTRAL	18
3.3. COLETA DE DADOS	20
3.3.1. DEMOGRAFIA FOLIAR.....	20
3.3.2. TROCAS GASOSAS	20
3.3.3. ANÁLISES DAS AMOSTRAS FOLIARES	24
3.4. ANÁLISE DE DADOS	26
4. RESULTADOS.....	28
4.1. DEMOGRAFIA FOLIAR E DINÂMICA ETÁRIA DA COMUNIDADE	28
4.2. EFEITO DA IDADE FOLIAR SOBRE A CAPACIDADE FOTOSSINTÉTICA	30
4.3. MECANISMOS FISIOLÓGICOS RELACIONADOS A QUEDA DA	
CAPACIDADE FOTOSSINTÉTICA	33
4.3.1. COMUNIDADE	33
4.3.2. INDIVÍDUOS	35
4.3.2.1. <i>Pourouma villosa</i> (Pv)	35
4.3.2.2. <i>Duguetia stelechantha</i> (Ds)	37
5 DISCUSSÃO	39
5.1. DEMOGRAFIA FOLIAR E DINÂMICA ETÁRIA DA COMUNIDADE	39
5.2. EFEITO DA IDADE FOLIAR SOBRE A CAPACIDADE FOTOSSINTÉTICA.....	40
5.3 MECANISMOS FISIOLÓGICOS RELACIONADOS A QUEDA DA	
CAPACIDADE FOTOSSINTÉTICA - COMUNIDADE.....	42
5.4 MECANISMOS FISIOLÓGICOS RELACIONADOS A QUEDA DA	
CAPACIDADE FOTOSSINTÉTICA (CF) – INDIVÍDUO (Pv e Ds).....	45
5.5 SCALING-UP	47
6 CONCLUSÕES.....	49
7 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	51
ANEXO A	66

ANEXO B	68
ANEXO C	70
ANEXO D	71
ANEXO E	72

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Campanhas de trocas gasosas e respectivos métodos nos meses de junho, setembro e novembro de 2017, realizadas na Estação Experimental de Silvicultura Tropical – INPA, Manaus, Brasil. O lançamento massivo de folhas novas (*flushing*) ocorreu entre as demografias dos meses de maio e junho.21
- Figura 2.** Dinâmica do estoque (■), lançamento (●) e perda (▲) de folhas das 22 espécies arbóreas amostradas entre os meses de setembro de 2016 e janeiro de 2018.29
- Figura 3.** Dinâmica do estoque para cada categoria etária de folhas das 22 espécies arbóreas amostradas entre os meses de setembro de 2016 e janeiro de 2018.30
- Figura 4.** Relação entre a capacidade fotossintética ($V_{\text{cmáx}}$ à 25° C) e idade foliar (dias) durante o desenvolvimento foliar para os 9 indivíduos arbóreos amostrados (n=192 folhas) em Floresta de Terra-Firme na Amazônia Central, Manaus, Brasil.31
- Figura 5.** Comportamento da capacidade fotossintética ($V_{\text{cmáx}}$) em função da idade da folha para os 9 indivíduos arbóreos amostrados em Floresta de Terra-Firme na Amazônia Central, Manaus, Brasil. NS= não significativo.32
- Figura 6.** Biplot da distribuição dos dados das 13 variáveis estudadas para a comunidade (n=5 ind.) no plano definido pelos eixos dos componentes principais PC1 e PC2 com respectivos valores de porcentagem da variância explicada por cada eixo. Os vetores marcados em vermelho são os que apresentaram os maiores loadings no eixo PC2 (significativo).34
- Figura 7.** Diagrama da ordenação por análise de componentes principais para a comunidade arbórea (n= 5 ind.) utilizando 13 parâmetros fisiológicos. A) Distribuição dos dados de acordo com as categorias de idade. B) Distribuição dos dados de acordo com o indivíduo arbóreo.35
- Figura 8.** Biplot da distribuição dos dados dos 13 parâmetros fisiológicos estudados para *P. villosa* (n=14) no plano definido pelos eixos dos componentes principais PC1 e PC2 com respectivos valores de porcentagem da variância explicada por cada eixo. Os vetores marcados em vermelho são os que apresentaram os maiores loadings no eixo PC1 (significativo).36
- Figura 9.** Diagrama de ordenação da análise de componentes principais para os 13 parâmetros fisiológicos de *P. villosa* (n=14).37
- Figura 10.** Biplot da distribuição dos dados dos 13 parâmetros fisiológicos estudados para *D. stelechantha* (n=12) no plano definido pelos eixos dos componentes principais PC1 e PC2 com respectivos valores de porcentagem da variância explicada por cada eixo. Os vetores marcados em vermelho são os que apresentaram os maiores loadings no eixo PC1 (significativo).38
- Figura 11.** Diagrama de ordenação da análise de componentes principais para os 13 parâmetros fisiológicos de *D. stelechantha* (n=12).38

LISTA DE ABREVIACÕES

- A_{\max} : taxa de assimilação de CO₂ líquida à luz saturante e CO₂ ambiente = [400ppm]
AST: açúcares solúveis totais – glicose, frutose, sacarose
ATP: adenosina tri-fosfato
C%: concentração de carbono total
¹³C: concentração do isótopo de carbono¹³
C_i: concentração interna (intercelular) de CO₂
C_a: concentração de CO₂ atmosférico
CF: capacidade fotossintética
C_{gs}: controle estomático (máximo gs - mínimo gs)
C:N: razão carbono:nitrogênio
DGVM: modelo de dinâmica global de vegetação
DPV: déficit de pressão de vapor
Ds: *Duguetia stelechantha*
EVI: Enhanced Vegetation Index
g_i: condutância difusiva interna de CO₂
g_m: condutância do mesófilo
g_s: condutância estomática
ICC: índice de conteúdo de clorofila ou índice SPAD
J_{max}: taxa máxima de transporte de elétrons à luz saturante e CO₂ ambiente
MFE: massa foliar específica (g/m²)
MODIS: *Moderate Resolution Imaging Spectro-Radiometer sensor*
n= tamanho amostral
N%: concentração de nitrogênio total
¹⁵N: concentração do isótopo nitrogênio¹⁵
PAR: radiação fotossinteticamente ativa
Pc: métrica de capacidade fotossintética em nível de ecossistema normalizada por unidade de PAR incidente, derivado da estimativa de PPB sob condições ambientais constantes de PAR, DPV, temperatura do ar e nebulosidade.
PCA: análise multivariada de ordenamento (análise de componentes principais)
Pi: ortofosfato inorgânico
PNUE: eficiência fotossintética do uso de nitrogênio
PPB: produtividade primária bruta
PPE: produtividade primária do ecossistema
PPL: produtividade primária líquida
Pv: *Pourouma villosa*
r: peso relativo (*loading*) da variável da análise de componentes principais (PCA)
RuBP: ribulose-1,5-bifosfato
Rubisco: ribulose-1,5-bifosfato-carboxilase-oxigenase
SPAD: índice de conteúdo de clorofila ou ICC
TSNC: carboidratos não-estruturais totais (amido e açúcares solúveis totais)
V_{cmax}: velocidade máxima de carboxilação da Rubisco ou capacidade fotossintética (este estudo)

1. INTRODUÇÃO

O ciclo global do carbono é influenciado pela dinâmica das florestas tropicais (Wang et al. 2014, Doughty et al. 2015). Entretanto, alterações climáticas como mudanças no regime hidrológico (Cox et al. 2008, Phillips et al. 2009, Gloor et al. 2013;2015, Doughty et al. 2015) e aumento da temperatura média (IPCC, 2014) assim como alterações ambientais na concentração do dióxido de carbono atmosférico (Dlugokencky e Tans 2015, Lé Queré et al. 2015; 2016), podem alterar significativamente o fluxo do carbono seja em direção ao seu estoque na forma de biomassa vegetal ou o seu lançamento para a atmosfera.

No entanto, incertezas nas previsões do clima global geradas por modelos superfície-atmosfera (Huntingford et al. 2009), criam divergências quanto aos resultados sobre a resiliência ou vulnerabilidade das florestas (IPCC 2014, Marengo e Espinoza 2015). Enquanto alguns estudos predizem alterações drásticas na composição florística em direção ao processo de “savanização” da floresta (Cramer et al. 2001, Nepstad et al. 2004, Lapola et al. 2009), assim como elevadas taxas de mortalidade de árvores (*diebacks*) e perda de biomassa (Cox et al. 2000;2008, Nepstad et al. 2008, Phillips et al. 2009), devido às mudanças climáticas e ambientais, outros trabalhos apontam resultados favoráveis como o aumento da taxa fotossintética e da eficiência no uso de água devido aos efeitos da fertilização do CO₂ (Melillo et al. 1993, Tian et al. 2000, Ainsworth e Long 2004, Ainsworth e Rogers 2007, Lapola et al. 2009, Huntingford et al. 2013). Segundo Field et al. (2007) e Huntingford et al. (2013), as maiores incertezas advêm da escassez de conhecimento nas respostas de processos e mecanismos fisiológicos das plantas.

Estudos relacionados à produtividade primária bruta (PPB) em florestas tropicais priorizavam relacionar a sazonalidade da fotossíntese com fatores abióticos do ecossistema, tais como: temperatura, radiação fotossinteticamente ativa (PAR) e precipitação (Xiao et al. 2005, Guan et al. 2015, Borchert et al. 2015, Bi et al. 2015). Em contrapartida, alguns trabalhos recentes de sensoriamento remoto na região amazônica indicam a variabilidade da PPB como resultado de mudanças, principalmente, na fenologia foliar da comunidade arbórea durante a estação seca (Huete et al. 2006;2016, Brando et al. 2010, Restrepo-Coupe et al. 2013, Bi et al. 2015, Lopes et al. 2016), corroborando com os resultados encontrados em estudos realizados em campo (Alencar et al. 1979, Haugaasen & Peres 2005, Brando et al. 2010).

Wu et al. (2016), ao avaliarem a importância dos fatores climáticos (e.g. temperatura do ar, demanda evaporativa do ar, radiação fotossinteticamente ativa e nebulosidade – radiação difusa) *versus* os fatores bióticos (desenvolvimento e demografia foliares) no controle da sazonalidade da PPB em quatro regiões da Amazônia demonstraram que a renovação foliar, mais especificamente a idade foliar, é o fator primário que indica que há sazonalidade da capacidade fotossintética nas regiões sem déficit hídrico. Outros trabalhos demonstram que os fatores bióticos da produtividade primária do ecossistema também se sobrepõem aos fatores abióticos na variação temporal do carbono fixado (Xiao et al. 2006; Doughty e Goulden 2008, Restrepo-Coupe et al. 2017).

A partir do momento que a folha se expande por completo, a taxa fotossintética alcança níveis máximos, que podem permanecer por algum tempo ou começar, em seguida, o processo descrito como monotônico e linear do declínio da capacidade fotossintética (CF), desde a sua maturidade até a senescência (Singh e Lal 1935, Hardwick et al. 1968, Kriedemann et al. 1970, Field e Mooney 1983, Šesták et al. 1985, Kikuzawa 1991, Ackerly e Bazzaz 1995, Kitajima et al. 1997;2002, Reich et al. 2009, Kikuzawa e Lechowicz 2011). O padrão do decaimento da CF das folhas no último estágio de desenvolvimento varia com a dinâmica da troca de folhas, a taxa fotossintética inicial e com a longevidade foliar específica de cada espécie (Kikuzawa, 1991). Kitajima et al. (2002) observaram o decaimento rápido e linear da CF para duas espécies arbóreas pioneiras no Panamá, cujas longevidades foliares eram curtas e apresentavam alto *turnover* de folhas. Entretanto, para espécies que apresentam maiores longevidades foliares, a taxa do declínio da fotossíntese com a idade foliar, dada pela inclinação negativa da reta gerada pela regressão entre estas, torna-se menos acentuada (Kitajima et al. 1997, Kikuzawa e Lechowicz 2011).

As principais hipóteses levantadas a respeito da queda da CF ao longo do desenvolvimento foliar estão relacionadas ao autossombreamento de folhas, durante o crescimento da planta (Field 1983, Ackerly e Bazzaz 1995, Reich et al. 1991; 2009, Ono et al. 2001, Niinemets et al. 2005) e/ou a degradação das organelas fotossintetizantes que refletem na diminuição das atividades metabólicas (Humbeck et al. 1996, Krupinska e Humbeck 2004, Hikosaka 2004, Kikuzawa e Lechowicz 2011).

Em relação à CF, seja descrita pela forma de fotossíntese à luz saturante (A_{max}) ou pela velocidade máxima da carboxilação da Rubisco (V_{cmax}), outros mecanismos que agem direta ou indiretamente no processo fotossintético foram levantados como possíveis causas do declínio de CF com a progressão da idade foliar. A título de exemplo: redução da taxa

transporte de elétrons (J_{max}) (Nilsen et al. 1988, Wilson et al. 2000, Niinemets et al. 2005), redução da condutância e controle estomáticos (Borchet 1979, Field 1987, Field e Mooney 1983, Reich e Borchet 1988, Zotz e Winter 1994), acúmulo de carboidratos não-estruturais (Neales e Incoll, 1968), redução do conteúdo e eficiência no uso de nitrogênio (Field e Mooney 1983, Niinemets et al. 2005, Reich et al. 2009), aumento da massa específica foliar e resistência difusa do carbono interno no mesófilo (Niinemets e Kull 1998, Niinemets et al. 2005;2006) e aumento da taxa de respiração no estágio mais avançado da senescência (Hardwick et al., 1968).

Apesar do decaimento da CF com o avanço da idade ter sido amplamente observado em espécies de florestas temperadas, tropicais e culturas agrícolas (Singh e Lal 1935, Freeland 1952, Hardwick et al. 1968, Koike et al. 1990, Kikuzawa 1991, Sobrado 1994, Ackerly e Bazzaz 1995, Kitajima et al. 1997;2002, Kikuzawa e Ackerly 1999, Escudero e Mediavilla 2003), muitas questões ainda não foram esclarecidas quanto aos seus prováveis agentes desencadeadores. Além disso, poucos trabalhos incluíram dados de demografia foliar (Kitajima et al., 1997), de forma a obter o maior controle dos efeitos da idade sobre a capacidade fotossintética. Quaisquer que sejam os possíveis fatores responsáveis, a senescência e a queda da capacidade fotossintética são processos de grande complexidade (Woo et al. 2018), posto que a degradação geneticamente regulada pode envolver mais de 800 tipos diferentes de genes (Lim et al., 2007).

O entendimento da regulação destes mecanismos ao longo do desenvolvimento foliar poderá auxiliar no aperfeiçoamento dos parâmetros utilizados em modelos globais de dinâmica de vegetação (Richardson et al., 2013) para se obter predições mais robustas sobre a vulnerabilidade ou resiliência das florestas às mudanças no clima regional e global (Guan et al. 2015) e aperfeiçoar as estimativas da capacidade fotossintética em nível de dossel e ecossistema (Warren, 2006). Além disso, ao conhecer a fenologia foliar, a demografia, a longevidade das folhas e o efeito da idade sobre as capacidades fotossintéticas das folhas ao longo da vida, é possível estimar, com maior precisão, o ganho de carbono total de uma folha/planta e as variações sazonais no desempenho fotossintético geral de uma comunidade pela distribuição das idades ao longo de um período determinado (Nilsen et al. 1988, Kitajima et al. 2002, Suárez 2010).

Diante deste cenário, o presente trabalho teve como questão principal: dentre a regulação da abertura e fechamento estomático, o conteúdo de nitrogênio e carbono totais e as concentrações de carboidratos não-estruturais nas folhas de diferentes idades dos indivíduos

estudados, qual destes mecanismos testados consegue explicar melhor a queda da capacidade fotossintética das folhas com o avanço da idade?

A hipótese que norteia este trabalho é que existe um ou mais mecanismos fisiológicos comuns às espécies arbóreas de uma mesma comunidade, independentes dos fatores abióticos de luz e sazonalidade da precipitação, que estão induzindo a redução da capacidade fotossintética. Diante deste contexto, hipotetizamos que a variação de alguns parâmetros fisiológicos, morfológicos e químicos que afetam a fotossíntese em consequência da idade induzem a redução da capacidade fotossintética.

Para testar a hipótese proposta, nós realizamos a coleta de trocas gasosas de fotossíntese, condutância estomática e amostras de folhas para análises químicas de nitrogênio, carbono e carboidratos não-estruturais ao longo de um gradiente de idade foliar, após *flushing* de folhas na estação seca, para 9 indivíduos arbóreos, acessados por uma torre micrometeorológica do Programa AmazonFACE instalada em uma Floresta de Terra-Firme na Amazônia Central (ZF-2, Manaus, Brasil).

2. OBJETIVOS

2.1 OBJETIVO GERAL

Investigar mecanismos fisiológicos potencialmente envolvidos na queda da capacidade fotossintética, com o avanço da idade foliar em indivíduos de diferentes espécies arbóreas em uma Floresta de Terra Firme na Amazônia Central, Brasil.

2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

2.2.1. Descrever a dinâmica etária e os eventos de lançamento e queda de folhas da comunidade arbórea;

2.2.2. Avaliar a amplitude entre a abertura e o fechamento estomáticos das folhas, quando submetidas ao aumento do déficit de pressão de vapor ao longo do gradiente de idade foliar;

2.2.3. Analisar as mudanças nos conteúdos de carboidratos não-estruturais totais (glicose, frutose, sacarose e amido), assim como no conteúdo de carbono, nitrogênio e respectivos isótopos nas diferentes idades foliares.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. ÁREA DE ESTUDO

O experimento foi realizado na Estação Experimental de Silvicultura Tropical (Núcleo ZF-2), localizada 60 km a noroeste de Manaus, pertencente ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) (Araújo et al. 2002, Andreae et al. 2002). A estação se localiza no km 34 da estrada vicinal (ZF-2), com acesso pelo km 50 à oeste da rodovia BR-174 (Manaus-Caracas).

O clima da região, segundo a classificação atualizada de Köppen-Geiger, é “Am” Tropical de Monção (Peel et al., 2007), caracterizado por chuvas abundantes, bem distribuídas ao longo do ano e isotermia (amplitude térmica de até 3°C), designado como clima equatorial quente e úmido (Ferreira et al., 2005). A ausência de sazonalidade da temperatura é confirmada pela pequena amplitude entre as temperaturas médias mensais que variam entre 24 e 27°C (Araújo et al. 2002, Ferreira et al. 2005, da Rocha et al. 2009). A precipitação anual média, de 1999 a 2006, foi de 2.286 mm.ano⁻¹ (da Rocha et al., 2009), com a presença de curta estação seca definida pela precipitação mensal inferior a 150 mm nos meses de julho a setembro e nos demais nove meses com médias mensais superiores a este valor (Marques Filho et al., 2005). A umidade relativa do ar varia anualmente entre 75 a 92%, equivalentes aos mínimos e máximos das estações seca e chuvosa, respectivamente (Araújo et al. 2002). 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), quando a nebulosidade é menor.

A topografia é levemente ondulada e os solos do tipo Oxissols ricos em argila, ácidos, de baixa capacidade de troca catiônica, altos teores de hidróxido de alumínio e pobres em nitrogênio, cálcio e potássio (Chauvel et al. 1987; Vieira et al. 2004).

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). A densidade média arbórea é de 626 ind.ha⁻¹, a biomassa lenhosa média acima do solo é de 360 Mg C ha⁻¹ (DAP ≥ 10 cm), com taxa média anual de incremento de carbono de 1,9 Mg C ha⁻¹.ano⁻¹ (Vieira et al., 2004). O dossel atinge altura máxima de 35,5 ± 3 m (Rosa, 2016), apresentando copas globosas, próximas umas das outras, o que resulta em reduzida incidência de radiação de ondas curtas nos estratos

inferiores e no solo (Jardim e Hosokawa 1987, Oliveira et al. 2008). As famílias botânicas mais representativas do local estudado são Lecythidaceae, Sapotaceae, Burseraceae, Fabaceae, Chrysobalanaceae e Euphorbiaceae (Vieira et al. 2004, Carneiro et al. 2005, Oliveira et al. 2008).

3.2. DELINEAMENTO AMOSTRAL

O projeto foi desenvolvido nas parcelas experimentais do Programa AmazonFACE (*Free-Air CO₂ Enrichment*). O AmazonFACE é um experimento-modelo integrado com esforço multi-institucional, que visa avaliar os efeitos das concentrações elevadas de dióxido de carbono na atmosfera sobre a ecologia e resiliência da Floresta Amazônica (AmazonFACE, 2016).

Neste experimento foram estudadas duas das oito parcelas experimentais em uma área de platô, distribuídas ao longo do transecto norte-sul de parcelas permanentes (20 x 2500 m) do Projeto Jacaranda (INPA e *Japan International Cooperation Agency* - JICA). No centro das parcelas selecionadas estão localizadas duas torres micrometeorológicas de 35 m de altura que permitiram o acesso às copas de 22 indivíduos arbóreos, sendo 15 árvores na torre 1 (2°35'42,9" S e 60°12'28,7" W) e 7 árvores na torre 2 (2°35'46,4" S e 60°12'27,6" W). A amostragem compreendeu indivíduos arbóreos (DAP \geq 5 cm) de diferentes espécies e perfis de luminosidade, desde sub-bosque (> 5 m) até emergentes (> 30 m) (Tabela 1).

Tabela 1. Espécies, família botânica, número de ramos monitorados, estrato florestal e altura da copa dos 22 indivíduos arbóreos circundantes às torres 1 e 2 do Programa AmazonFACE. Os nove indivíduos marcados com asterisco foram selecionados para a coleta de trocas gasosas nas campanhas de junho, setembro e novembro de 2017.

Torre	Espécie	Família	N	Estrato	Altura copa (m)
1	<i>Micropholis cylindrocarpa</i> *	Sapotaceae	20	Dossel	28,6
1	<i>Licania coriacea</i>	Chrysobalanaceae	20	Dossel	26,8
1	<i>Pteranda arborea</i> *	Malpighiaceae	15	Dossel	26,8
1	<i>Vantanea micranta</i> *	Humiriaceae	20	Dossel	26,8
1	<i>Pouteria pallens</i>	Sapotaceae	10	Dossel	25
1	<i>Mabea speciosa</i>	Euphorbiaceae	10	Subdossel	15,8
1	<i>Mabea speciosa</i> *	Euphorbiaceae	16	Subdossel	14
1	<i>Pouteria caimito</i> *	Sapotaceae	17	Subdossel	12,1
1	<i>Protium aff. ferrugineum</i>	Burseraceae	10	Subdossel	10,3
1	<i>Erythroxylum macrophyllum</i>	Erythroxylaceae	10	Sub-bosque	7
1	<i>Eschweilera grandiflora</i>	Lecythidaceae	10	Sub-bosque	6,6
1	<i>Pouteria platyphylla</i> *	Sapotaceae	10	Sub-bosque	6,6
1	<i>Papayrola grandifolia</i>	Violaceae	10	Sub-bosque	5
1	<i>Eschweilera sp.</i>	Lecythidaceae	10	Sub-bosque	4,8
1	<i>Swartzia arborescens</i>	Fabaceae	10	Sub-bosque	3,5
2	<i>Ocotea sp</i>	Lauraceae	20	Dossel	23,2
2	<i>Matayba sp</i>	Sapindaceae	16	Dossel	17,7
2	<i>Pourouma villosa</i> *	Urticaceae	7	Dossel	17,7
2	<i>Duguetia stelechantha</i> *	Annonaceae	17	Subdossel	14,1
2	<i>Pouteria guianensis</i> *	Sapotaceae	10	Subdossel	11
2	<i>Protium sp</i>	Burseraceae	12	Subdossel	11
2	<i>Tachigali sp</i>	Fabaceae	1	Sub-bosque	6,7

3.3. COLETA DE DADOS

3.3.1. DEMOGRAFIA FOLIAR

A demografia foliar consiste no acompanhamento da dinâmica de lançamento e abscisão das folhas de um mesmo ramo monitorado em intervalos repetidos, por um período de tempo determinado. A demografia e idade foram monitoradas em ramos (de 1 a 20 ramos, dependendo da árvore e do acesso às copas) dos 22 indivíduos estudados (Tabela 1). As folhas destes ramos selecionados foram acompanhadas mensalmente, desde setembro de 2016. Para este estudo, foram utilizados os dados entre setembro de 2016 e janeiro de 2018 (16 meses).

Os ramos selecionados foram identificados com placas de alumínio e fitas plásticas coloridas, para o controle das remedições, e amostrados segundo a metodologia de Reich et al. (2004) adaptada por Martins (2015), a qual refere-se ao controle do estoque, datas de lançamento e abscisão de folhas individuais para cada mês, utilizando uma planilha de dados que define o posicionamento das folhas ao longo do ramo.

Na primeira coleta de dados, foram identificadas com fitas plásticas adesivas as folhas presentes em duas posições extremas dentro de cada ramo, ou seja, as folhas nas extremidades apical e basal. Assim, a cada campanha, foram acompanhadas as perdas e lançamentos de folhas de cada ramo, obtendo-se a idade de cada folha que surgia a partir daquele momento em dias corridos. Aquelas que já se encontravam no galho antes da marcação apresentavam idades desconhecidas (Martins, 2015). A cada coleta de dados, as novas folhas que nasceram no período de 30 dias foram marcadas com fitas plásticas e inseridas na planilha, sendo a data de nascimento o dia da coleta. Ao morrerem, eram anotadas as datas de abscisão. Ramos de todas as posições da copa foram amostrados para a melhor representação do comportamento da árvore como um todo.

3.3.2. TROCAS GASOSAS

Medidas de curvas-resposta da fotossíntese à concentração de CO₂ ambiente (A-C_a) e da condutância estomática relativa ao déficit de pressão de vapor – DPV (gs-DPV) foram realizadas em 9 dos 22 indivíduos amostrados para demografia foliar (listados na Tabela 1), entre 08:00 às 14:00h. Dois métodos foram aplicados para a coleta de trocas gasosas, referente à idade das folhas (Figura 1).

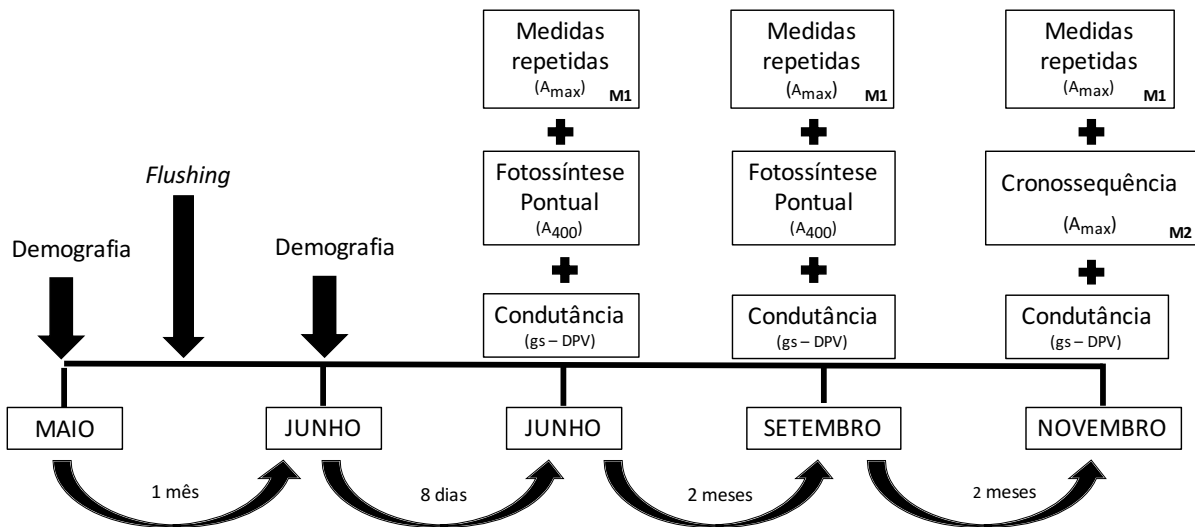


Figura 1. Campanhas de trocas gasosas e respectivos métodos nos meses de junho, setembro e novembro de 2017, realizadas na Estação Experimental de Silvicultura Tropical – INPA, Manaus, Brasil. O lançamento massivo de folhas novas (*flushing*) ocorreu entre as demografias dos meses de maio e junho.

O primeiro método consiste na abordagem de medidas repetidas (M1- Figura 1) onde, em cada indivíduo, 3 folhas-alvo de diferentes galhos foram monitoradas e medidas repetidamente ao longo do tempo desde seus lançamentos, para determinar os padrões de decaimento da fotossíntese com a idade para cada folha individual (Kitajima et al. 2002, Osada et al. 2015). Neste método, foram realizadas trocas gasosas de A-C_a e g_s-DPV nas mesmas folhas em 3 campanhas ao longo do ano de 2017, com intervalo de dois meses (julho, setembro, novembro). A primeira campanha iniciou-se 8 dias após o primeiro aparecimento massivo de folhas novas (*flushing*) na demografia do mês de junho, nascidas entre os meses de maio e junho (Figura 1).

Pela restrição imposta por este método em realizar coletas destrutivas nas mesmas folhas nas quais seriam coletadas as medidas das curvas de CO₂ e DPV, outras folhas também monitoradas pela demografia foliar e que apresentavam as mesmas características de idade e posição na copa foram selecionadas para essas coletas destrutivas. Nestas folhas, foram feitas medidas pontuais de fotossíntese à luz saturante e [CO₂] = 400 μmol.m⁻².s⁻¹ (A₄₀₀) e desprendidas do ramo para as análises destrutivas de conteúdo de carboidratos não-estruturais, C:N e isótopos para as campanhas de julho e setembro. Desta forma, os dados obtidos nas análises destrutivas seriam atribuídos às folhas mensuradas pelo método de medidas repetidas, caso não houvesse diferenças significativas entre si. Na última campanha (novembro), as coletas não-destrutivas e destrutivas foram feitas usando a mesma folha que foi acompanhada nas coletas anteriores.

O segundo método de amostragem do efeito da idade sobre a capacidade fotossintética foi a cronossequência (M2-Figura 1), cuja abordagem consiste em monitorar e medir as trocas gasosas das folhas de diferentes idades presentes no mesmo ramo ou na copa, em um único intervalo de tempo (Kitajima et al. 2002, Osada et al. 2015). Neste método, folhas de idades mais avançadas daquelas mensuradas nas medidas repetidas, ainda presentes nos ramos monitorados, foram mensuradas e coletadas na última campanha de trocas gasosas (novembro), cuja maioria tinha idades superiores a 400 dias.

Em cada folha, foram obtidos dados de fotossíntese à luz saturante (A_{\max}), a partir de curvas de assimilação de CO_2 ($A-C_a$) e de condutância, a partir de curvas gs-DPV. As coletas de trocas gasosas foram realizadas com analisador de gás infravermelho portátil (IRGA, modelos LI-6800 F e LI-6400 XT, LI-COR Inc., EUA). Para realizar as curvas $A-C_a$, foram utilizadas as seguintes concentrações de CO_2 na ordem: 400, 300, 200, 75, 50, 400, 600, 800, 1000, 1200 $\mu\text{mol.mol}^{-1}$. A taxa de fluxo de ar do equipamento foi definida em 400 $\mu\text{mol.s}^{-1}$ com concentrações de água à $20 \pm 3 \text{ mmol.mol}^{-1}$ ($\approx 50\%$ umidade relativa), temperatura foliar constante a $30 \pm 3 \text{ }^\circ\text{C}$, sob condições de luz saturante para cada espécie (PAR entre 400 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, para o indivíduo de sub-bosque, a 2000 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, para os indivíduos de dossel), determinada por curvas de luz feitas para cada indivíduo, previamente às coletas. Os parâmetros fotossintéticos J_{\max} e V_{cmax} foram calculados a partir da modelagem das curvas $A-C_a$, de acordo com a metodologia descrita por Sharkey et al. (2007), baseado no modelo bioquímico de Farquhar et al. (1980) com modificações (von Caemmerer e Farquhar 1981, Farquhar e von Caemmerer 1982, von Caemmerer 2000).

Segundo este modelo, a taxa fotossintética líquida (A) é o mínimo entre a taxa de assimilação de CO_2 limitada pela enzima Ribulose-1,5-bifosfato carboxilase/oxigenase ou Rubisco (A_c) e a taxa de assimilação CO_2 limitada pelo transporte de elétrons (A_j) (Farquhar et al. 1980, von Caemmerer 2000).

$$A = \min (A_c, A_j) \quad (\text{Eq. 1})$$

Os valores de A_c foram calculados em função da capacidade máxima de carboxilação da Rubisco (V_{cmax}) pela equação:

$$A_c = ((C_c - \Gamma^*)V_{\text{cmax}} / C_c + K_c(1 + O_i / K_o)) - R_d \quad (\text{Eq. 2})$$

Onde C_c é a pressão parcial de CO_2 no sítio de carboxilação da Rubisco, K_c e K_o são as constantes de Michaelis-Menten da Rubisco para CO_2 e O_2 , respectivamente, Γ^* é o valor

de C_c em que a quantidade de CO_2 perdido pela atividade oxigenase (processo fotorrespiratório) é igual à quantidade de CO_2 fixada pela função carboxilase da Rubisco e R_d é a taxa de CO_2 liberada pela respiração mitocondrial na presença de luz (Farquhar et al. 1980).

Os valores de A_j foram definidos em função da taxa de transporte de elétrons no fotossistema II (PSII).

$$A_j = ((C_c - \Gamma^*) J / (4C_c + 8\Gamma^*)) - R_d \quad (\text{Eq. 3})$$

Onde J é a taxa de transporte de elétrons.

A capacidade fotossintética foi definida a partir da variável V_{cmax} , modelada para a temperatura padrão de 25 °C, uma vez que A_{max} é mais susceptível às condições ambientais, tais como a hora do dia em que foi feita a medida, umidade relativa e temperatura do ar, passível de variações na condutância estomática diária e sazonal (Mendes e Marengo 2014, Mendes et al. 2017). A partir dos dados de fotossíntese pontual (A_{400}), C_i e temperatura da folha, estimou-se o parâmetro V_{cmax} corrigido para 25 °C pelo “*one-point method*”, segundo metodologia descrita por De Kauwe et al. (2016), utilizando equações de K_c , K_o e Γ^* , segundo Bernacchi et al. (2001):

$$V_{cmax} = A_{max} ((C_i + K_m) / (C_i - \Gamma^*)) - 0,015 \quad (\text{Eq. 4})$$

Onde,

$$K_m = K_c (1 + (O_i / K_o)) \quad (\text{Eq. 5})$$

$$K_c = 404,9 * \exp ((79403(T_k - 298,15)) / (298,15 * R * T_k)) \quad (\text{Eq. 6})$$

$$K_o = 278,4 * \exp ((36380 (T_k - 298,15)) / (298,15 * R * T_k)) \quad (\text{Eq. 7})$$

Onde, R é constante universal dos gases ($8314 \text{ J} \cdot \text{mol}^{-1} \cdot \text{K}^{-1}$), T_k é temperatura da folha em graus Kelvin ($T \text{ } ^\circ\text{C} + 273,15$) e O_i é a concentração intercelular de O_2 ($210 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1}$).

Os dados de condutância estomática (g_s) foram obtidos pelas curvas de DPV x g_s , a partir das mudanças na umidade relativa e temperatura utilizando o mesmo equipamento das coletas de fotossíntese, iniciando com a umidade à 75% e 26 °C e reduzindo progressivamente a umidade e aumentando a temperatura foliar na seguinte ordem: 65% - 28 °C, 50% - 30 °C e

35% - 32 °C, sob condições constantes de concentração de CO₂ (400 μmol CO₂.mol⁻¹) e PAR saturante. O controle estomático (C_{gs}) foi calculado a partir da amplitude dos valores máximos e mínimos de condutância estomática gerados nas curvas de DPV x gs.

3.3.3. ANÁLISES DAS AMOSTRAS FOLIARES

As amostras de folhas das coletas destrutivas foram utilizadas para a obtenção do índice de conteúdo de clorofila (ICC), da massa foliar específica (MFE), para a realização das análises de carbono e nitrogênio, e seus respectivos isótopos (¹³C e ¹⁵N), e carboidratos não-estruturais (açúcares solúveis e amido).

3.3.3.1 *Índice de conteúdo de clorofila (ICC) e massa foliar específica (MFE)*

Após as medidas de trocas gasosas, o valor médio de ICC (índice de conteúdo de clorofila - SPAD) foi obtido a partir de 3 medidas em diferentes partes do limbo foliar ou mais, dependendo do tamanho da folha, e o índice calculado com base nas diferenças de comprimento de onda das absorvâncias espectrais do azul e vermelho pelo clorofilômetro portátil SPAD 52 (Konica, Minolta).

Para a obtenção da MFE (g massa seca de folha/m²), amostras de 1 a 5 discos foliares (dependendo do tamanho da folha), com área conhecida (1,131 cm²), foram retiradas das folhas frescas, evitando a nervura central, armazenadas em envelopes e colocadas em sílica. Os discos foram depois secos em estufa a 65° C durante 48 horas e pesados. Com isso foi obtida a média de massa seca dos discos para cada folha. O cálculo da MFE (g/m²) foi realizado a partir da razão entre a massa seca média (g) da folha pela área específica do disco (m²).

O restante das amostras de folhas foi inserido em sacos plásticos herméticos com sílica e levados ao congelador à temperatura de -20 °C. Após o total congelamento das folhas, as mesmas foram secas pelo processo de liofilização no Laboratório de Sementes - INPA pelo período de 72 horas, até a secagem completa das amostras. As folhas secas foram então pulverizadas, utilizando o moinho de bolas do Laboratório Temático de Plantas e Solos – INPA.

3.3.3.2 *Análise C/N e Isótopos*

O carbono total (C%), nitrogênio total (N%), a razão (C:N) e os isótopos de carbono (^{13}C) e nitrogênio (^{15}N) foram determinados no Laboratório de Ecologia Isotópica na Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz (Cena/ ESALQ), Piracicaba-SP, em colaboração com o Dr. Plínio Camargo. Amostras de 2,5 mg foram inseridas em cápsulas de estanho e processadas em analisador de elementos de combustão a seco, sob fluxo constante de hélio (Carlos Elba[®] CHN 1110), acoplado a espectrômetro de massa (Thermo Finnigan[®], Delta Plus). Os isótopos de carbono e nitrogênio foram expressos em notação delta (δ) ‰. O padrão utilizado para a quantificação dos componentes foi BBOT (2,5-Bis(5-tert-butil-benzoxazol-2-il) tiofeno) com a composição de C= 72,703% e N= 6,522%.

3.3.3.3 *Carboidratos não-estruturais*

Os açúcares solúveis (glicose, frutose e sacarose) e amido foram extraídos no Laboratório de Fisiologia Ecológica de Plantas da Universidade de São Paulo (LAFIECO-USP), São Paulo, em colaboração com o Dr. Marcos Buckeridge. A metodologia utilizada para a extração de açúcares solúveis totais (AST) foi descrita por Arenque et al. (2014). Os AST foram extraídos de 10 mg de material seco, realizando extrações exaustivas de 1,5 mL de etanol 80%, incubadas à 80 °C por 20 minutos, seguido de centrifugação à 12.000 rpm por 10 minutos, retirada do sobrenadante e armazenamento em microtubos plásticos e refrigeração. Este processo foi repetido 4 vezes para cada amostra de folhas, até que não houvessem mais açúcares restantes, totalizando 4 mL de extrato etanólico (sobrenadante).

Após retirado todo o açúcar das amostras, os sobrenadantes foram concentrados no Thermo Scientific SpeedVac - Savant[®] à temperatura ambiente. Quando secos, foram ressuspensos em 1 mL de água ultra-pura Mili-q e adicionado 0,5 mL de clorofórmio 99% para a remoção das clorofilas e outros compostos. Apenas 0,5 mL da fase superior da solução, contendo água e açúcares solubilizados, foram coletados para a determinação das concentrações. O conteúdo de AST foi qualificado utilizando padrões de concentrações conhecidas de glicose, frutose e sacarose por cromatografia líquida de alta performance (High-Performance Liquid Chromatography – HPLC, Thermo Fisher Scientific DIONEX). A coluna utilizada foi CARBOPAC PA1, eluída com NaOH 200 mM e água. O tempo de corrida para cada amostra foi de 25 minutos com fluxo de 1mL/min, sendo que a proporção aplicada foi de 50% de cada eluente durante os primeiros 15 minutos, 100% de NaOH

200mM por 5 minutos para a limpeza da coluna e finalizando com 5 minutos com 100% de água para a regeneração. O precipitado da extração etanólica foi seco em estufa à 50 °C por 24 horas, para que, em sequência, fosse feita a extração de amido.

A metodologia aplicada na extração de amido foi de acordo com Amaral et al. (2007). Subsequente à extração etanólica dos AST, os precipitados secos foram ressuspensos em 0,5 mL de 120 U.mL⁻¹ α -amilase de *Bacillus lincheniformis* (cód. E-ANAAM, Megaenzyme) diluída em solução-tampão MOPS 10 mM pH 6,5. A solução foi então incubada à 75 °C por 30 minutos. Esse procedimento foi repetido, adicionando mais 0,5 mL da solução α -amilase + MOPS. A solução foi incubada à 50 °C e foram adicionados 0,5 mL de 30 U.mL⁻¹ amiloglicosidase de *Aspergillus niger* (cód. E-AMGPU, Megaenzyme) diluído em acetato de sódio 100 mM pH 4,5. A solução foi incubada à 50 °C por 30 minutos. O mesmo procedimento foi repetido uma vez, totalizando 2 mL (1 mL α -amilase e 1 mL amiloglicosidase). Os tubos foram colocados no freezer a -20 °C por 8 horas, descongelados e novamente centrifugados para a quantificação de amido. Para isso, foram utilizados 50 μ L de cada amostra e adicionados a 250 μ L do reagente Glicose PAP Liqueforme oxidase (Centerlab, Brasil), peroxidase que reage com a glicose, em placa do tipo ELISA. Estas foram então incubadas à 30 °C por 15 minutos e levadas ao espectrofotômetro para a leitura no comprimento de onda 490 nm. Foi utilizada uma curva-padrão, utilizando solução de glicose comercial (Sigma) nas concentrações de 0; 2,5; 7,5 e 10 μ g.mL⁻¹, para o cálculo do conteúdo de amido pelo ajuste da curva padrão com a absorbância obtida nas amostras.

3.4. ANÁLISE DE DADOS

Todas as análises estatísticas foram realizadas nos programas SYSTAT v.12.0 (SYSTAT Software, Inc., Califórnia, Estados Unidos) e PAST v.3.18 (PAleontological STatistical, Universidade de Oslo, Noruega). Em razão da impossibilidade de realizar análises destrutivas nas folhas nas quais foram feitas as curvas-resposta de fotossíntese à luz saturante nas campanhas de julho e setembro (M1), foi feito teste de médias entre as taxas fotossintéticas das folhas da abordagem de medidas repetidas (A_{max}) e das medidas de fotossíntese pontuais (A_{400}), de forma a investigar se as folhas possuíam características fisiológicas semelhantes. Para isso, as taxas foram testadas por meio do teste de t-Student pareado para que os dados de carboidratos não-estruturais e de C:N fossem atribuídos às folhas medidas pelo primeiro método (M1). O teste de t não demonstrou diferenças

significativas entre as taxas A_{\max} e A_{400} ($p = 0,354$) e, portanto, os valores encontrados nas análises destrutivas foram atribuídos às folhas não coletadas.

Análise de regressão linear foi usada para testar o efeito da idade foliar sobre a capacidade fotossintética (V_{\max} à 25 °C) das folhas em todos os estágios de desenvolvimento da comunidade e para cada um dos 9 indivíduos amostrados, pertencentes a diferentes espécies. Para tal análise, foram utilizados todos os dados de V_{\max} estimados (medidas repetidas, cronossequência e fotossíntese pontual) de todas as campanhas realizadas.

A Análise de Componentes Principais (PCA) foi utilizada para reduzir a dimensionalidade dos dados dos 13 parâmetros morfo-fisiológicos, apenas para os indivíduos que demonstraram o decaimento de V_{\max} com a idade (chamados “decrecentes”, de agora em diante), de maneira a explorar simultaneamente as múltiplas variáveis independentes que possam estar associadas à queda da capacidade fotossintética das folhas. As variáveis utilizadas nesse estudo foram: C_{gs} ($\mu\text{mol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), J_{\max} ($\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), nitrogênio total (%), ^{15}N (‰), carbono total (%), ^{13}C (‰), C:N, ICC, MFE (g/m^2), glicose (mg/g), frutose (mg/g), sacarose (mg/g) e amido (mg/g). Anteriormente à PCA, as matrizes de dados foram padronizadas usando os valores máximos de cada parâmetro utilizado neste estudo, de forma a reduzir a variabilidade da natureza dos dados, provenientes de unidades e escalas diferentes para a escala entre 0 e 1. Os escores dos dois componentes principais (PC1 e PC2) foram usados como a variável dependente nas análises de regressão linear com o objetivo de testar o efeito da idade, que, indiretamente, avalia qual o mecanismo explica melhor o decaimento de V_{\max} com a idade.

Entre os indivíduos estudados, *Pourouma villosa* (Pv) e *Duguetia stelechantha* (Ds), cujas inclinações da curva entre V_{\max} e idade foram as únicas significativas, foram selecionados para as mesmas análises em conjunto (13 parâmetros), com o objetivo de investigar se haveria um ou mais mecanismos que determinam a queda de V_{\max} com a idade destes indivíduos.

4. RESULTADOS

4.1. DEMOGRAFIA FOLIAR E DINÂMICA ETÁRIA DA COMUNIDADE

Os eventos de lançamento de folhas foram concentrados nos meses de menor precipitação na Amazônia Central (junho a outubro – Tanaka et al., 2014). Pelo menos 90% das árvores lançaram folhas novas durante os 16 meses de monitoramento, sendo que 30% destas apresentaram dois eventos de lançamento, um por estação seca (Anexo C). *Swartzia arborescens* e *Eschweilera grandiflora*, ambas pertencentes ao estrato sub-bosque, não lançaram nenhuma folha durante esse período. Duas outras espécies de sub-bosque, *Eschweilera sp.* e *Papayrola grandifolia*, lançaram até 5 folhas nos ramos monitorados, durante todo acompanhamento demográfico. Por outro lado, duas espécies, *Pourouma villosa* e *Tachigali sp.*, demonstraram o padrão de lançamento de folhas contínuo, com eventos mensais de lançamento e queda de poucas folhas durante todo monitoramento. *Pterandra arborea* foi a única espécie que apresentou o hábito brevidecídulo, o qual foram observadas trocas de todas as folhas em setembro de 2016 e junho/julho de 2017.

A dinâmica foliar da comunidade demonstrou um padrão oscilatório entre os anos de 2016 e 2017 (Figura 2). Após o lançamento de folhas novas, em setembro de 2016 e/ou meses anteriores, o estoque de folhas da amostra da comunidade decresce gradualmente até que, em julho e julho de 2017, ocorre o novo evento de lançamento massivo de folhas novas (438) até o patamar do ano anterior e, em seguida, ocorre novamente a queda contínua de folhas. A variação máxima na quantidade de folhas nas copas foi de 20%, cujo valor mínimo foi observado em maio de 2017 (1425) e o máximo no mês de julho de 2017 (1797).

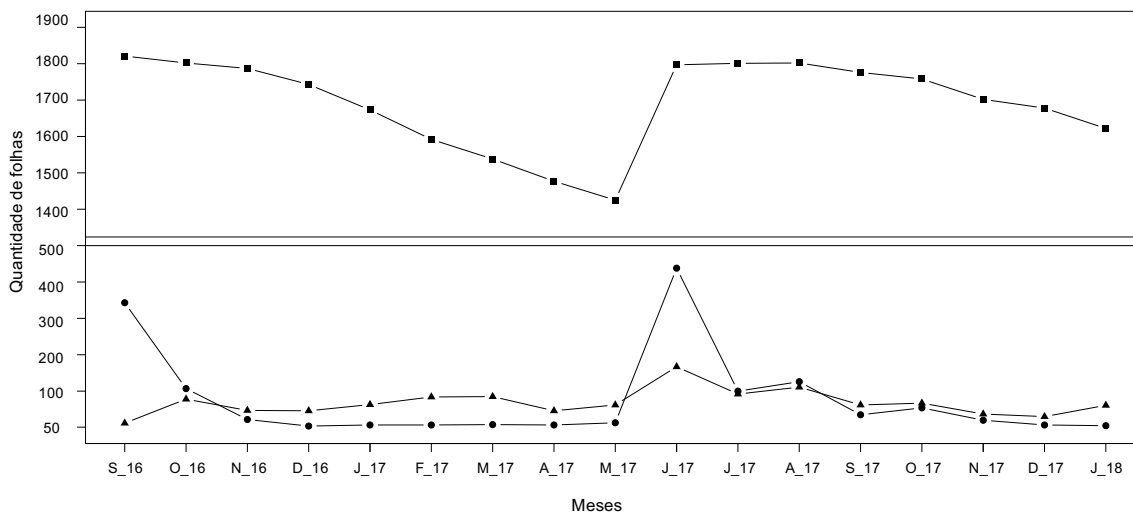


Figura 2. Dinâmica do estoque (■), lançamento (●) e perda (▲) de folhas das 22 espécies arbóreas amostradas entre os meses de setembro de 2016 e janeiro de 2018.

A quantidade de folhas de idades desconhecidas na primeira campanha de demografia foliar chegava a 80% do total de folhas amostradas e, ao final de janeiro de 2018, este número caiu pela metade (Figura 3), resultando no comportamento de decaimento do estoque de folhas ao longo de todo acompanhamento. Portanto, pelo menos 40% das folhas da comunidade possuem longevidade superior a 500 dias, com o número de dias contabilizado a partir de agosto de 2016. Em consequência de o início do monitoramento ter iniciado em agosto/setembro, não se pode inferir com segurança sobre o comportamento do lançamento de folhas em 2016 e compará-lo ao evento de 2017.

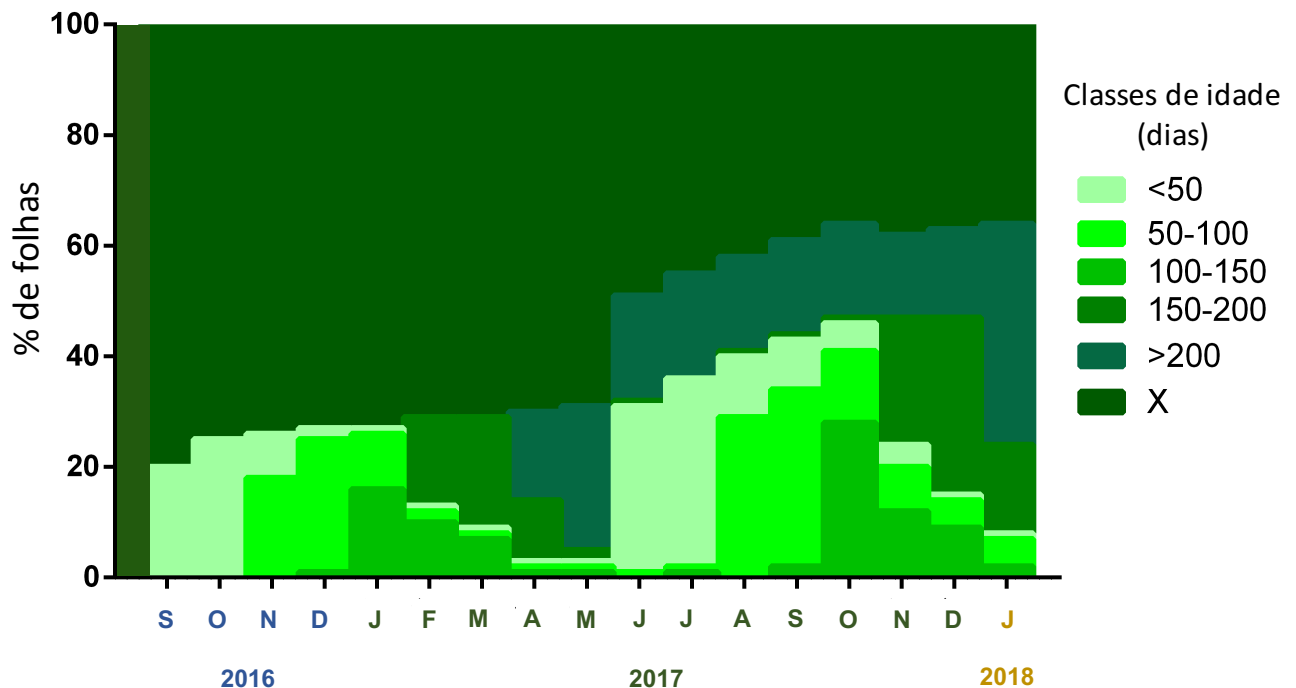


Figura 3. Dinâmica do estoque para cada categoria etária de folhas das 22 espécies arbóreas amostradas entre os meses de setembro de 2016 e janeiro de 2018.

A maior dinâmica de troca de folhas ocorreu entre os meses de maio e junho, quando foi observado o maior número de lançamento (+30%) e queda de folhas (-12%) relativo ao estoque do mês anterior, sendo a maioria de folhas de idades desconhecidas (70%). No monitoramento de junho, metade das árvores lançaram folhas novas completamente expandidas em grande quantidade, principalmente nos estratos de dossel e sub-dossel. O máximo de folhas novas (<100 dias) nas copas de todas as árvores foi alcançado em setembro de 2017, pois 5 árvores lançaram folhas entre os meses de agosto e setembro. *Ocotea sp.* e *Matayba sp.* foram as únicas que lançaram grande quantidade de folhas novas no mês de transição entre as estações seca e chuvosa (outubro). Os indivíduos que produziram folhas de forma descontínua apresentaram diferentes tempos de lançamento de folhas em meses seguidos, entre 1 (e.g. *Micropholis cylindrocarpa*) a 3 meses de duração (e.g. *Mabea speciosa*).

4.2. EFEITO DA IDADE FOLIAR SOBRE A CAPACIDADE FOTOSSINTÉTICA

Houve efeito significativo da idade foliar sobre a capacidade fotossintética ($F_{1,192} = 13,90$; $p < 0,001$; $R^2 = 0,06$), quando todos os indivíduos foram considerados em conjunto

(Figura 4). Entretanto, apesar de significativa, a idade explicou apenas 6,8% do decaimento da

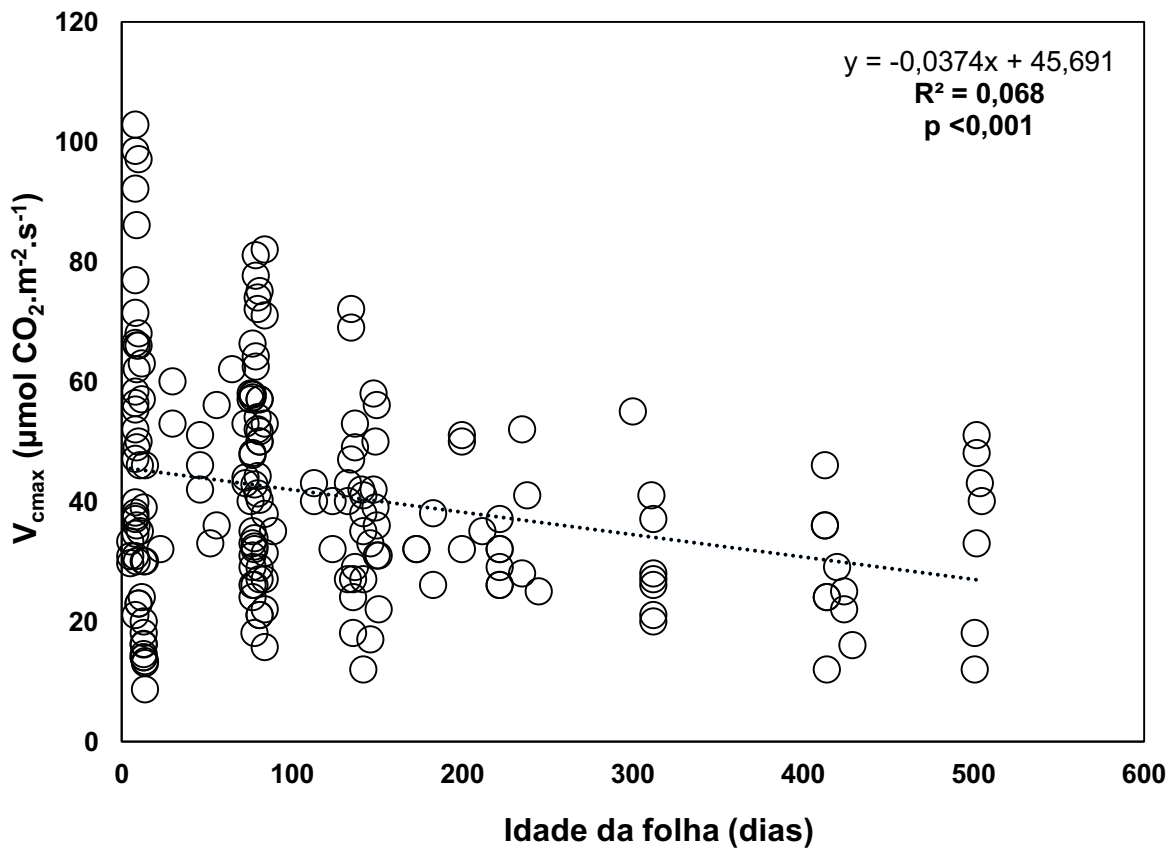


Figura 4. Relação entre a capacidade fotossintética (V_{cmax} à 25° C) e idade foliar (dias) de todas as folhas (n=192) dos 9 indivíduos arbóreos amostrados em Floresta de Terra-Firme na Amazônia Central, Manaus, Brasil.

capacidade fotossintética de toda a comunidade.

Por outro lado, ao analisar os indivíduos separadamente (Figura 5), observam-se efeitos diferenciados da idade sobre V_{cmax} . De todos os indivíduos estudados, apenas as taxas fotossintéticas máximas de *Pourouma villosa* e *Duguetia stelechantha* foram relacionadas negativamente com a idade ($F_{1,34}=30,07$; $p < 0,001$; $R^2 = 0,48$ / $F_{1,31}=4,57$; $p=0,04$; $R^2 = 0,13$, respectivamente), ao passo que nenhuma relação foi encontrada para *Micropholis cylindrocarpa* ($F_{1,18}=0,05$; $p= 0,82$; $R^2 < 0,001$) e *Pouteria platyphylla* ($F_{1,18}= 0,07$; $p=0,79$; $R^2 < 0,001$). *Pterandra arborea* demonstrou relação positiva significativa entre as variáveis ($F_{1,20}=6,60$; $p= 0,02$; $R^2= 0,27$). Para os demais indivíduos, todavia, não foi possível inferir sobre o real efeito da idade sobre a capacidade fotossintética, em virtude de não serem estatisticamente significativas ou do pequeno tamanho amostral (e.g *Pouteria caimito* e *Vantanea.micrantha*).

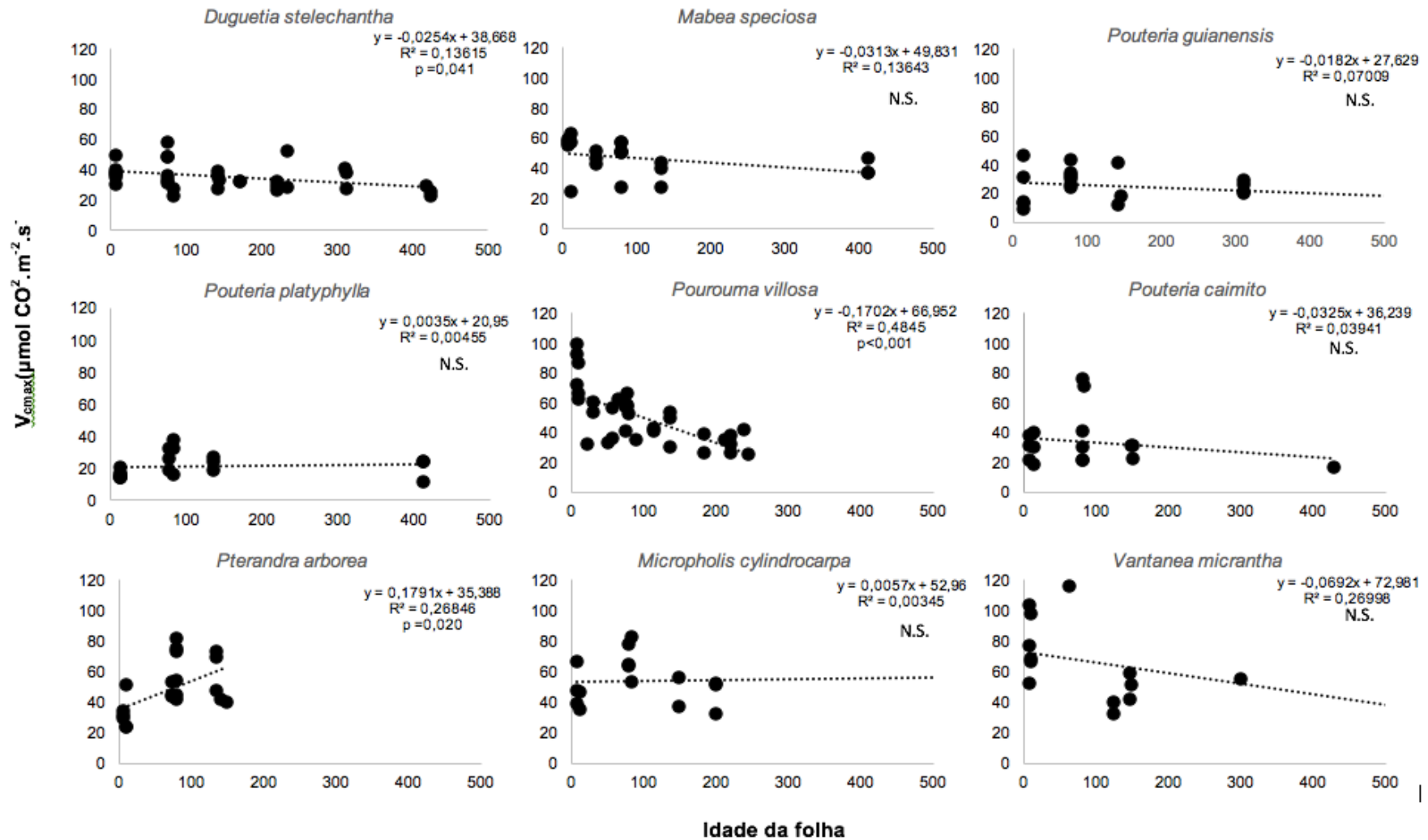


Figura 5. Relação entre a capacidade fotossintética (V_{cmax} à 25 °C) e idade foliar (dias) dos diferentes indivíduos arbóreos amostrados (n=9) em Floresta de Terra-Firme na Amazônia Central, Manaus, Brasil. NS= não significativo.

4.3. MECANISMOS FISIOLÓGICOS RELACIONADOS A QUEDA DA CAPACIDADE FOTOSSINTÉTICA

4.3.1. COMUNIDADE

Para o nível de comunidade, apenas os indivíduos decrescentes (*i.e.* que apresentaram relação linear negativa entre $V_{c_{max}}$ e idade) foram considerados para as análises (*Vantanea micrantha*, *Mabea speciosa*, *Pourouma villosa*, *Duguetia stelechantha* e *Pouteria guianensis*). O eixo principal das abcissas (PC1) e das ordenadas (PC2), que sumarizaram as variáveis fisiológicas, morfológicas e químicas explicaram, respectivamente, 38,6% e 23,9% da variação total do conjunto de dados dos 5 indivíduos (Figura 6). O componente PC1 não foi significativamente relacionado com a idade das folhas da comunidade ($F_{1,69} = 1,96$; $p = 0,166$; $R^2 = 0,028$) e definiu um gradiente positivo de folhas com elevadas concentrações de todos os carboidratos não-estruturais (frutose, glicose, amido e sacarose), MFE e J_{max} ao longo do eixo das abcissas (PC1) (Figura 6).

O componente PC2 foi negativamente correlacionado com a idade ($F_{1,58} = 13,05$; $p < 0,001$; $R^2 = 0,19$) e definiu um gradiente positivamente correlacionado com C_{gs} ($r = 0,46$) e nitrogênio ($r = 0,39$) e negativamente relacionado com C:N ($r = -0,39$), MFE ($r = -0,36$) e sacarose ($r = -0,35$) (Figura 6), indicando que folhas mais novas (valores positivos do eixo PC2) apresentaram maiores C_{gs} e N% e menores C:N, MFE e sacarose, enquanto que o oposto é encontrado para folhas mais velhas (valores negativos do PC2) (Figura 7).

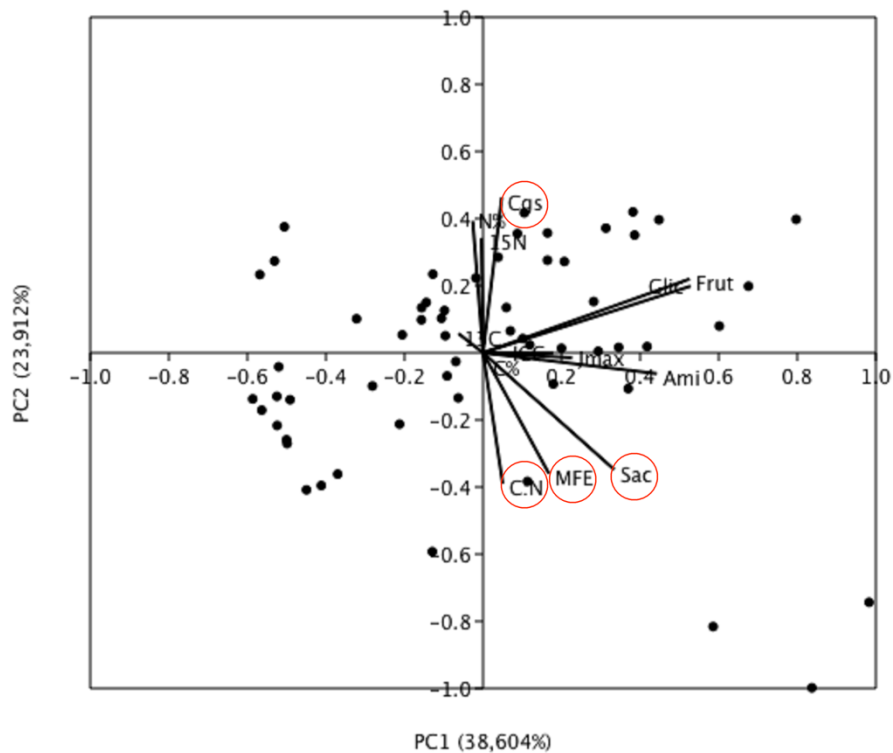


Figura 6. Biplot da distribuição dos dados das 13 variáveis estudadas para a comunidade (n=5 ind., 58 folhas) no plano definido pelos eixos dos componentes principais PC1 e PC2 com respectivos valores de porcentagem da variância explicada por cada eixo. Os vetores marcados em vermelho são os que apresentaram os maiores *loadings* no eixo PC2 (significativo).

O diagrama bidimensional, formado pelos dois eixos da PCA, mostra a separação das folhas em diferentes categorias de idade (Figura 7A), porém a diferença fica mais clara quando os dados são apresentados para os indivíduos (Figura 7B). As folhas mais jovens dispostas na porção superior do gradiente formado pela PC2, seja analisando todos os dados dos indivíduos juntos ou a distribuição dos dados dentro das espécies, tenderam a apresentar maiores C_{gs} e nitrogênio total e menores C:N e MFE.

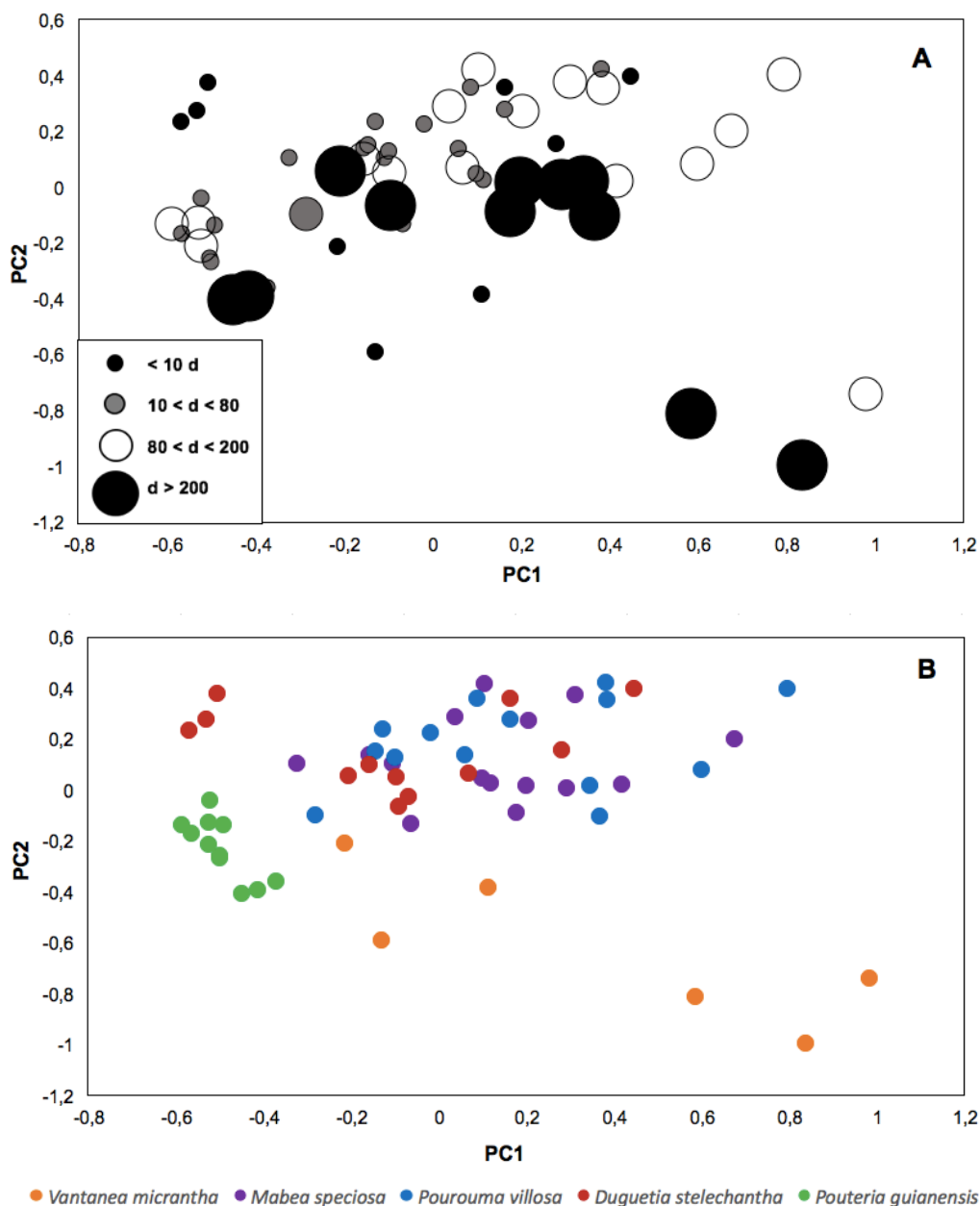


Figura 7. Diagrama da ordenação por análise de componentes principais para a comunidade arbórea (n= 5 ind., 58 folhas) utilizando 13 parâmetros fisiológicos. A) Distribuição dos dados de acordo com as categorias de idade. B) Distribuição dos dados de acordo com o indivíduo arbóreo.

4.3.2. INDIVÍDUOS

4.3.2.1. *Pourouma villosa* (Pv)

O primeiro (PC1) e o segundo eixo (PC2) da PCA explicaram, respectivamente, 52,34% e 17,61% da variação total dos dados coletados de Pv (Figura 8). O PC1 descreveu um gradiente positivamente correlacionado com folhas com elevado teor dos três açúcares (sacarose: $r = 0,70$, frutose: $r = 0,45$ e glicose: $r = 0,44$) e negativamente correlacionado com

J_{max} ($r = -0,24$) (Figuras 7 e 8). O PC2 não foi significativamente relacionado com a idade das folhas de *P. villosa* ($F_{1,14} = 2,88$; $p = 0,115$; $R^2 = 0,19$) e foi positivamente relacionado com C_{gs} , glicose e frutose ($r = 0,88$; $r = 0,20$; $r = 0,18$, respectivamente) e negativamente relacionado com sacarose ($r = -0,29$).

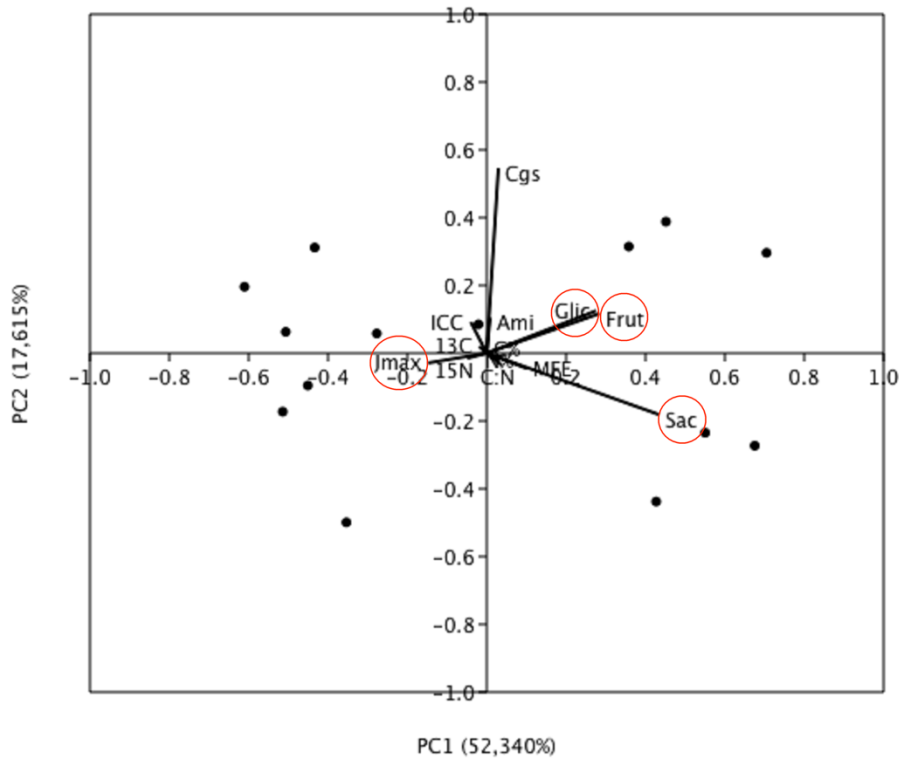


Figura 8. Biplot da distribuição dos dados dos 13 parâmetros fisiológicos estudados para *P. villosa* (n=14 folhas) no plano definido pelos eixos dos componentes principais PC1 e PC2 com respectivos valores de porcentagem da variância explicada por cada eixo. Os vetores marcados em vermelho são os que apresentaram os maiores *loadings* no eixo PC1 (significativo).

Quando as 14 folhas de *Pv* foram dispostas no espaço bidimensional da PCA formado pelos dois eixos, observa-se a separação mais pronunciada de folhas, de acordo com a idade, ao longo do gradiente formado pela PC1 (Figura 9). De fato, PC1 foi significativamente relacionado com a idade ($F_{1,14} = 8,03$, $p < 0,001$, $R^2 = 0,40$). Neste sentido, folhas mais velhas, posicionadas no lado direito do gradiente do PC1, tenderam a apresentar maiores teores de açúcares e menores valores de J_{max} e, de modo oposto, folhas mais jovens tenderam a apresentar menores teores de açúcares e maiores valores de J_{max} .

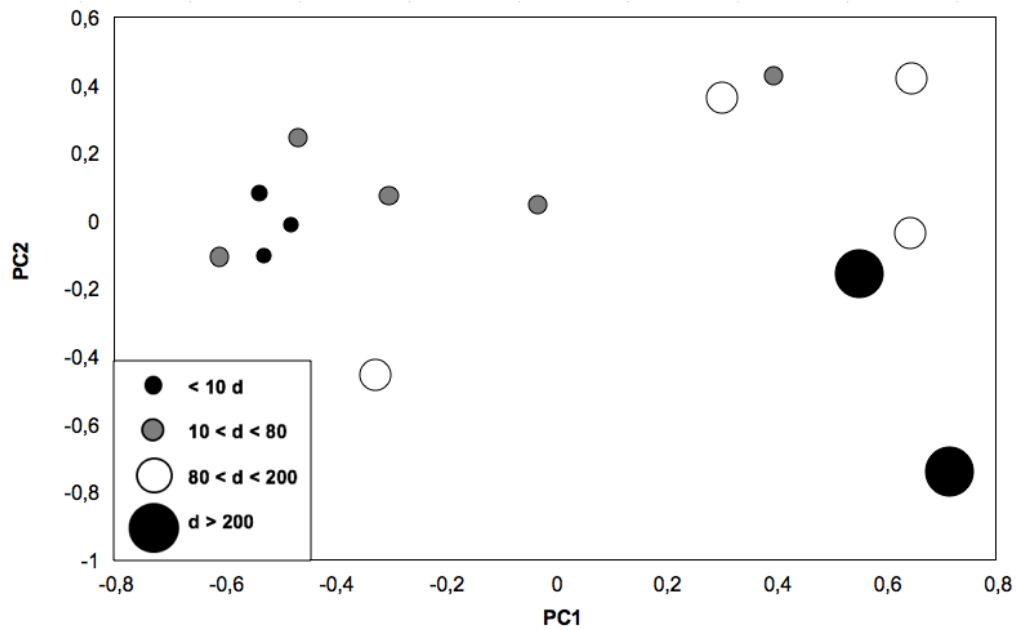


Figura 9. Diagrama de ordenação da análise de componentes principais para os 13 parâmetros fisiológicos de *P. villosa* (n=14 folhas).

4.3.2.2. *Duguetia stelechantha* (Ds)

O PC1 explicou 53,7% da variação total de Ds e foi positivamente correlacionado com glicose ($r = 0,55$), frutose ($r = 0,55$) e amido ($r = 0,57$) (Figura 10). Esse eixo não foi relacionado com a idade ($F_{1,12} = 0,02$, $p = 0,879$, $R^2 < 0,01$). Por outro lado, o PC2, que explicou 33,4% da variação, foi positivamente correlacionado com sacarose ($r = 0,85$), MFE ($r = 0,24$) e ICC ($r = 0,15$); negativamente correlacionado com C_{gs} ($r = -0,34$) e amido ($r = -0,12$) e foi significativamente relacionado com a idade ($F_{1,12} = 13,18$; $p < 0,001$; $R^2 = 0,57$) (Figura 10 e 11). Folhas mais velhas encontram-se dispostas na parte superior do gradiente do PC2 (Figura 12), indicando que tais folhas apresentam elevados teores de sacarose, maiores massas foliares específicas e menores valores de C_{gs} e amido.

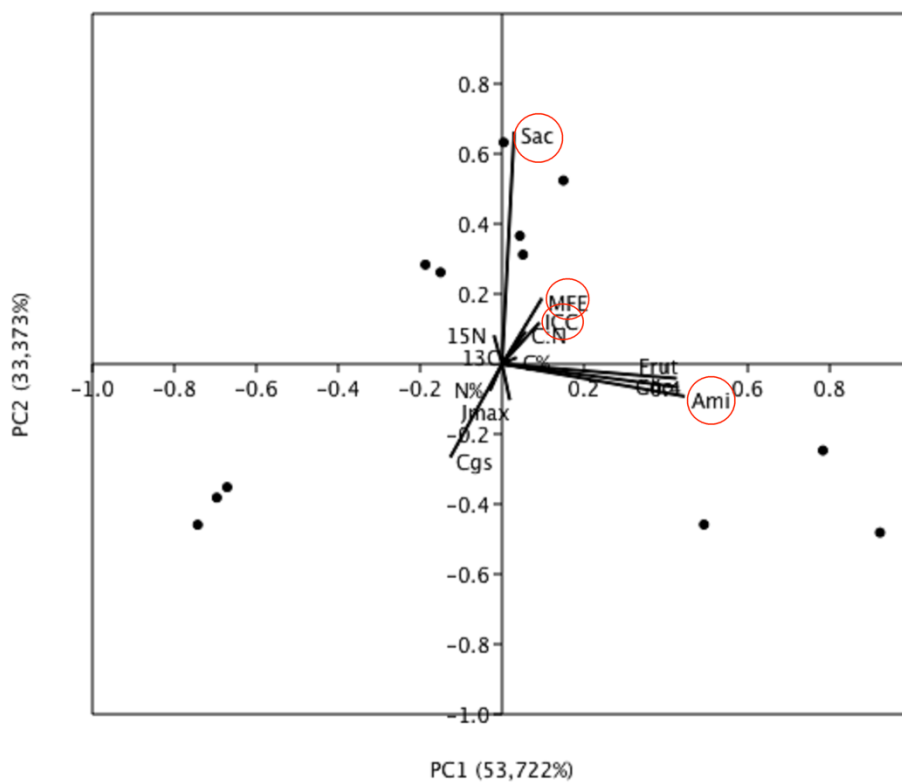


Figura 10. Biplot da distribuição dos dados dos 13 parâmetros fisiológicos estudados para *D. stelechantha* (n=12 folhas) no plano definido pelos eixos dos componentes principais PC1 e PC2 com respectivos valores de porcentagem da variância explicada por cada eixo. Os vetores marcados em vermelho são os que apresentaram os maiores loadings no eixo PC1 (significativo).

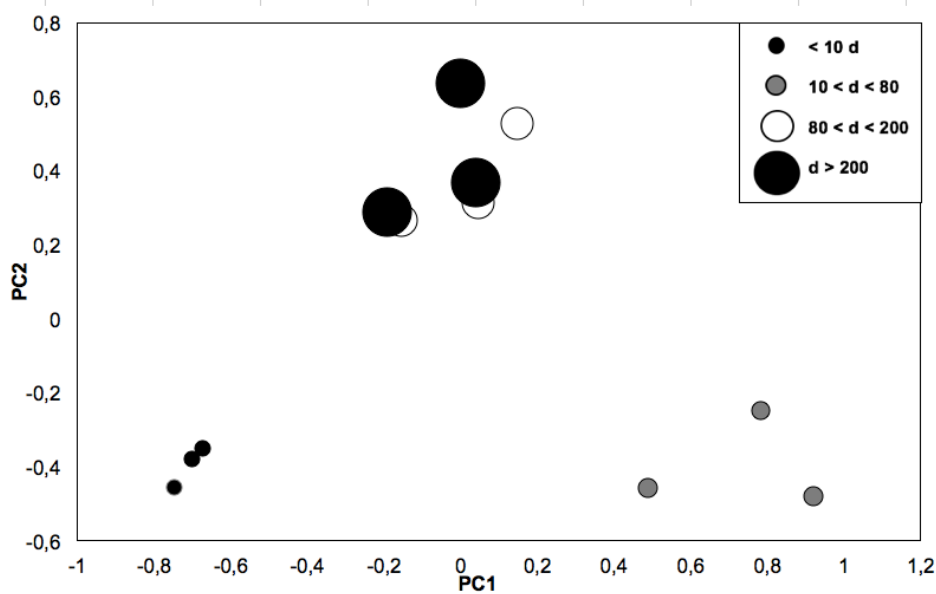


Figura 11. Diagrama de ordenação da análise de componentes principais para os 13 parâmetros fisiológicos de *D. stelechantha* (n=12 folhas).

5 DISCUSSÃO

5.1. DEMOGRAFIA FOLIAR E DINÂMICA ETÁRIA DA COMUNIDADE

Apesar da maior dinâmica observada nos meses da estação seca, as espécies estudadas apresentaram o hábito perene, cuja composição etária das copas, no ano de 2017, tendeu a apresentar folhas acima de 150 dias de idade, especialmente nos meses chuvosos, ou seja, de novembro de 2016 a maio de 2017 e de novembro de 2017 a janeiro de 2018 (Figura 3). A interação desses eventos resultou na renovação de parte das folhas das copas da comunidade estudada, pois apenas *P. arborea* demonstrou o tipo de hábito brevidecíduo, permanecendo completamente sem folhas pelo período de um mês em agosto de 2016, anterior à demografia, e em maio de 2017 (Anexo C). No entanto, o período estudado foi insuficiente para obter médias de longevidades foliares para as 22 espécies amostradas, em razão das longas expectativas de vida, visto que ainda restavam folhas com idades desconhecidas nas copas após 16 meses.

Os eventos de lançamento e queda de folhas nos períodos de menor precipitação já foram observados em trabalhos realizados na região da Amazônia Central, tanto por meio da quantificação de folhas em coletores de serapilheira (Luizão 1989, Luizão et al. 2004, Martius et al. 2004, Ourique et al. 2016) quanto pelo monitoramento por câmeras fenológicas instaladas em torres (Tavares 2013, Lopes et al. 2016). Em nível de ecossistema, tanto o aumento da PPB quanto a renovação de folhas no dossel (*green-up*) foram observados em diversos trabalhos utilizando as tecnologias de sensoriamento remoto de torres de fluxo (*eddy covariance*) (Saleska et al. 2003, Goulden et al. 2004, Restrepo-Coupe et al. 2013;2017, Wu et al. 2016) e de satélite com índices de vegetação – Enhanced Vegetation Index (EVI) – como proxy da fotossíntese pelo sensor MODIS (Xiao et al. 2005, Huete et al. 2006, Bi et al. 2015, Guan et al. 2015, Wagner et al., 2017, Wu et al. 2017), respectivamente. Apesar do *green-up* ser bastante contestado (Samanta et al. 2010, Galvão et al. 2011, Morton et al. 2014), diversos trabalhos em diferentes escalas de observação, inclusive o presente estudo, suportam as mudanças fenológicas observadas que estão relacionadas com a queda de folhas senescentes e lançamento de folhas novas ao longo da estação seca na região.

Os fatores que desencadeiam a produção de novas folhas para as diferentes espécies na Amazônia ainda não foram esclarecidos, refletindo nas incertezas das estimativas de produtividade primária líquida (PPL) em modelos de superfície-terrestre (Restrepo-Coupe et al. 2013, de Moura et al. 2017). A hipótese mais aceita para a produção de folhas novas na

estação seca é o aumento da irradiância, principalmente da radiação direta, pela menor interferência de nuvens durante o período em regiões onde não há limitação hídrica (Wright e van Schaik 1994, Tian et al. 2000, Xiao et al. 2005;2006, Bi et al. 2015, Borchert et al. 2015, Girardin et al. 2016, Wagner et al., 2017), não somente de árvores no dossel, mas também das árvores do subdossel e sub-bosque pela maior penetração da luz direta nos estratos inferiores (Chazdon e Fetcher 1984, Wright e van Schaik 1994, Senna et al. 2005, Santos 2016, Tang e Dubayah 2017). Outros autores propuseram que o aumento da irradiância pode induzir a queda de folhas, sincronizada com a produção de novas folhas (Martius et al. 2004, Chave et al. 2010, Girardin et al. 2016).

Outra hipótese relevante é a fuga da herbivoria, cuja estratégia evolutiva é a produção de novos órgãos vegetativos antes do período de maior abundância de insetos fitófagos (Field 1987, Aide 1992, Xiao et al. 2006). Os danos causados pelos herbívoros, dependendo da intensidade e estratégia de forrageio, podem afetar significativamente a CF pela perda de área foliar e, em longo prazo, comprometer o crescimento e sobrevivência da árvore inteira (Holland et al., 2017). Sendo assim, as espécies arbóreas com grande longevidade foliar poderiam investir em estruturas de defesa físico-químicas antes do pico de maior abundância de insetos (Coley et al. 1985), como resultado da pressão fenológica seletiva (Aide 1992, Araújo 2013), e garantir o crescimento e sobrevivência da planta por mais tempo (Holland et al., 2017).

Os resultados desse trabalho sugerem que a produção de folhas novas esteja mais fortemente relacionada ao aumento da irradiância nesse período, quando a capacidade fotossintética (V_{cmax}) e irradiância mensal são máximas e, portanto, as plantas poderiam se beneficiar deste período favorável para compensar os custos de construção da folha (Kikuzawa, 1991). A partir de observações em campo, folhas novas herbivoradas (e.g. *Licania coriacea* e *P. guianensis*) permaneceram nas copas das árvores até a produção de uma nova coorte (*cohort*) de folhas, inclusive com taxas fotossintéticas ainda consideráveis.

5.2. EFEITO DA IDADE FOLIAR SOBRE A CAPACIDADE FOTOSSINTÉTICA

A análise da queda da CF, determinada pelo parâmetro cinético velocidade máxima da carboxilação da Rubisco (V_{cmax}), com a progressão da idade foliar em nível de comunidade (n= 9) demonstrou efeito significativo da idade cronológica sobre a eficiência nas reações

bioquímicas da carboxilação na enzima. Entretanto, menos de 7% da variação total de V_{cmax} pode ser explicada pela variação na idade das folhas (Figura 4).

A mesma análise foi feita para A_{max} , resultando em um poder de explicação de apenas 13% (Anexo B-R). Todavia, existem alguns fatores que limitam a utilização de A_{max} em detrimento do V_{cmax} . Via de regra, A_{max} é susceptível às condições ambientais, tais como a hora do dia em que foi coletado, a umidade relativa e temperatura do ar, passível de variações na condutância estomática diária e sazonal (Wright et al. 2004), enquanto que a variável V_{cmax} é modelada e ajustada para a temperatura padrão de 25 °C, não estando sujeita a variações temporais na condutância estomática (Mendes e Marengo 2014, Mendes et al. 2017). Além do fator ambiental, outro fator também foi considerado para a escolha da variável CF: o tempo necessário para que as folhas atingissem as taxas máximas das variáveis. Ao utilizar A_{max} , o tempo variou entre 8 a 173 dias de idade (e.g. *P. villosa* e *D. stelechantha*, respectivamente) (Anexo B –A à Q), à medida que as folhas dos indivíduos decrescentes já apresentavam o máximo de V_{cmax} entre 8 a 14 dias de idade (Figura 5).

Ao avaliar o decaimento da CF das folhas com o avanço da idade foliar para cada espécie, percebem-se relações distintas que resultaram na grande variabilidade interespecífica da relação. Ao longo de todo o período estudado, apenas uma espécie encontrava-se no estágio onde as taxas fotossintéticas ainda aumentavam com a idade: *P. arborea*. O padrão fenológico desta espécie diferiu substancialmente das demais, cujo indivíduo apresentou dois eventos de perda e lançamento de todas as folhas da copa, ocasionando na amostragem de folhas de até 150 dias de idade, após o seu segundo *flushing*. Nesta idade, as folhas ainda não tinham alcançado as taxas fotossintéticas máximas.

A relação linear negativa mais pronunciada entre CF e a idade cronológica foliar foi encontrada para *P. villosa*, uma espécie pioneira com características de lançamento de folhas contínuo (*succeeding/successive type* – Kikuzawa 1983, Koike 1990) (Anexo C). A dinâmica de troca de folhas desta espécie facilitou a amostragem de muitas folhas ao longo de um gradiente de idades, além de permitir a melhor visualização do declínio da CF com a idade (Figura 5). Os demais indivíduos amostrados, que apresentaram padrões de lançamento descontínuos (*flush type* – Kikuzawa 1983, Koike 1990), tenderam a apresentar maiores longevidades foliares (apesar de não quantificado neste trabalho) e taxas de decaimento menos pronunciadas (Koike, 1990). É possível que não tenhamos amostrado folhas senescentes e, portanto, não observamos o decaimento abrupto da CF para este tipo fenológico (Koike, 1990).

Ao analisar apenas as espécies decrescentes, a relação V_{cmax} vs. idade torna-se um pouco mais significativa ($R^2 = 0,10$), mas a relação, aparentemente fraca, é resultante da grande variação intra e interespecífica nos valores de CF dentro de um pequeno intervalo de idades. Como pode ser observado na Figura 2, os valores de V_{cmax} no intervalo entre 8 e 14 dias variam de 9 (*P. guianensis*) a 103 (*V. micrantha*) $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (Domingues et al., 2005) e, para mesma idade e mesma espécie, a variabilidade pode chegar a 32% (*V. micrantha* – 10 dias). Uma série de fatores endógenos e exógenos pode influenciar nas diferenças das taxas de decaimento da CF. As diferenças no padrão de crescimento, na fenologia e morfologia foliar, na longevidade das folhas, na arquitetura da copa e microclima (luz, temperatura e umidade do ar) são levantadas como prováveis causas da variabilidade encontrada (Kitajima et al. 1997, Kikuzawa e Lechowicz, 2011). Diante do exposto, torna-se difícil obter conclusões acerca de padrões comportamentais da queda da capacidade fotossintética para uma comunidade, a partir de um conjunto heterogêneo de espécies, principalmente em florestas tropicais.

Em consequência da heterogeneidade da comunidade estudada, optou-se por não realizar nenhuma classificação *a priori* das folhas em classes de idade com intervalos fixos, pois uma folha de mesma idade cronológica pode ser considerada jovem para uma espécie, em virtude de não ter alcançado a maturidade fotossintética, porém considerada madura ou velha para uma outra espécie com desenvolvimento rápido. Outro exemplo seria classificar uma folha como velha, sem determinar o tempo de vida total que a folha permaneceu no galho. Além disso, a classificação mecânica das folhas em classes de idade, em qualquer estágio de vida da planta, pode não representar o correto ordenamento das eficiências fotossintéticas (Singh e Lal, 1935). Portanto, todas as análises foram realizadas, *a priori*, com a idade cronológica das folhas, e *a posteriori*, nas análises de componentes principais com a subdivisão em quatro classes de intervalos de idade.

5.3 MECANISMOS FISIOLÓGICOS RELACIONADOS A QUEDA DA CAPACIDADE FOTOSSINTÉTICA - COMUNIDADE

A despeito da importância e da influência dos fatores ambientais sobre a CF das árvores, buscou-se nesse trabalho dar enfoque apenas a alguns fatores bióticos que influenciam nos mecanismos da fotossíntese e que poderiam explicar a queda de V_{cmax} com o aumento da idade foliar.

No presente trabalho, não foi encontrado um único provável mecanismo fisiológico que explique a queda de V_{cmax} ao longo do gradiente de idades foliares para os indivíduos arbóreos da comunidade estudada, apesar das relações e pesos significativos dos parâmetros C_{gs} e conteúdo de sacarose para as escalas de comunidade e indivíduo, respectivamente. Fundamentado nas análises estatísticas dos 13 parâmetros coletados, cada indivíduo parece ter diferentes mecanismos desencadeadores da queda da CF, provavelmente ocasionados pelas diferentes estratégias de vida e de aquisição de recursos, longevidade foliar e dinâmica de troca de folhas. Outra explicação pode ser a combinação de vários mecanismos que atuem de forma ordenada e conjunta (Lim e Nam, 2007) ou, também, a interação destes mecanismos com fatores abióticos e de estresse, como a variação na incidência de luz no perfil da floresta e status nutricional do solo (Wingler et al. 2006, Lim et al. 2007, Lim e Nam 2007).

Na análise em nível de comunidade, C_{gs} , C:N, N% e MFE apresentaram os maiores pesos na discriminação entre folhas de diferentes idades, enquanto J_{max} , ICC, C%, ^{13}C e amido não influenciaram na explicação da redução da CF em nível de comunidade. Em nenhuma das escalas de análise realizadas (*i.e.* comunidade e indivíduo), as concentrações de carbono total e isotópica estiveram relacionadas com a idade foliar e, conseqüentemente com o V_{cmax} .

De fato, C_{gs} foi o parâmetro que melhor explicou a queda da CF. No entanto, a explicação veio diferentemente do esperado para o mecanismo relacionado com este parâmetro. De forma a manter a eficiência do uso da água, assim como evitar riscos de embolia no xilema ativo, é necessário, teoricamente, que os estômatos sejam capazes de regular o fechamento estomático para a menor abertura e tempo possíveis (Jones e Sutherland, 1991). No presente estudo, esperava-se que folhas mais velhas apresentassem menor controle estomático, ou seja, maiores amplitudes entre os valores máximos e mínimos de condutância durante a curva de DPV, em função da menor regulação no fechamento estomático. Todavia, estas apresentaram o melhor controle estomático por alta demanda evapotranspirativa, demonstrando menor amplitude de g_s . Esta resposta, em folhas com idades mais avançadas, pode indicar a ausência de deterioração específica na funcionalidade dos estômatos com a idade ou a diminuição da sensibilidade absoluta de g_s às alterações no DPV (Field e Mooney, 1983).

A menor abertura estomática, também observada em folhas mais velhas, pode ser consequência do mecanismo de auto-regulagem das células-guarda em equilibrar a abertura como resposta coordenada com a reduzida capacidade fotossintética (Either et al. 2006). Em

consequência disso, as folhas velhas desempenham as trocas gasosas em uma reduzida faixa de valores de condutância, logo, há limitação estomática para a fotossíntese nas diferentes condições microclimáticas, mesmo que o fator não tenha sido a perda da eficiência do movimento estomático por deterioração gradual com a idade.

Outros fatores que tiveram destaque nas análises e que influenciaram na queda de CF com a idade foram N% e MFE. No presente trabalho, foi verificado o comportamento da concentração de nitrogênio ao longo do gradiente de idade foliar, separadamente das análises dos 13 parâmetros fisiológicos (dados não mostrados), onde apenas dois dos cinco indivíduos demonstraram redução significativa de nitrogênio em base de massa ($N_{\text{massa}} - \text{mg.g}^{-1}$) com o avanço da idade (*D. stelechanta*: $F_{1,12} = 14,26$, $p = 0,003$, $R^2 = 0,58$; *P. guianensis*: $F_{1,11} = 9,82$, $p = 0,012$, $R^2 = 0,52$) (Reich e Walters 1994, Niinemets et al. 2005). No entanto, foi observado que a MFE também aumentou significativamente com a idade foliar para todos os indivíduos amostrados (Anexo D), seja em função do aumento da espessura e/ou da densidade dos tecidos (Field e Mooney 1983, Witkowski e Lamont 1991, Reich e Walters 1994, Wright et al. 2004, Niinemets et al. 2005; 2006, Hassiotou et al. 2010).

Ao normalizar a concentração de nitrogênio pela massa específica de cada folha ($N_{\text{norm}} = N_{\text{massa}}/\text{MFE}$), verificou-se a redução significativa do conteúdo de N_{norm} para a comunidade e todos os indivíduos que a compõe (Anexo E). Portanto, o aumento de MFE com a idade apresentou maior magnitude do que a redução de N_{massa} , mascarando o efeito da idade sobre o nutriente, como resultado da diluição de nitrogênio pela maior produção de tecidos foliares (Niinemets et al. 2005, 2006). Ambos os parâmetros, estrutura foliar e concentração de nitrogênio, influenciaram a queda da CF (Wright et al. 2004 e referências contidas neste).

O efeito da redução da concentração de nitrogênio, independente de MFE, sobre a CF deve-se à relevância deste nutriente na composição química das proteínas solúveis, tais como clorofila e Rubisco, e da célula vegetal como um todo (Evans 1989, Masclaux et al. 2000, Mae 2004). A redução do conteúdo de N% é um processo degenerativo e geneticamente programado das plantas (Noodén et al. 1997, Masclaux et al. 2000, Yoshida 2003), associado às mudanças no metabolismo celular, que se inicia pela redução da síntese e da atividade da Rubisco (Yoshida 2003) e progride gradualmente com a desintegração das membranas intercelulares dos cloroplastos (Thomas e Stoddart 1980, Hörtensteiner and Feller, 2002), desmantelamento dos tilacóides e produção de plastoglobulos (Krupinska e Humbeck 2004), hidrólise de clorofilas e Rubisco (Masclaux et al 2000), remobilização dos aminoácidos às

folhas jovens e outros órgãos (Yoshida 2003, Lim et al. 2007, Lim e Nam 2007) e, finalmente, o total colapso do vacúolo, mitocôndria e núcleo (Thomas e Stoddart 1980, Lim e Nam, 2007).

Alguns trabalhos observaram que o declínio das taxas fotossintéticas, em virtude da redução da concentração de nitrogênio foliar, é função da interação entre a idade da folha, longevidade foliar, disponibilidade de luz e de nitrogênio no solo (Hikosaka et al. 1994, Ackerly e Bazazz 1995). A redução gradual de nitrogênio com a idade da folha acontece mesmo em condições ótimas de radiação (Hikosaka et al. 1994), desmitificando o efeito exclusivo do autosombreamento sobre o ganho de carbono proposto pelo modelo de Ackerly (1999), porém é mais acentuada quando há limitação integrada por estes fatores (Hikosaka et al. 1994).

Apesar da grande variabilidade interespecífica quanto aos traços funcionais em espécies de diferentes biomas, a relação inversa entre MFE e capacidade fotossintética é apontada como universal, independente das diferenças ambientais e evolutiva das espécies (Reich et al., 1997). O efeito independente de MFE sobre a CF em folhas mais velhas da comunidade pode ser função do aumento da resistência difusiva de gases (*i.e.* CO₂, O₂ e H₂O) no mesófilo, gerada pelo formação e espessamento da camada de tecidos na folha (Niinemets et al. 2005, Flexas et al. 2008, Hassiotou et al. 2010). O carbono total se manteve constante nas diferentes idades, portanto, é possível que a maior MFE não tenha sido ocasionada pelo investimento em estrutura foliar, mas pelo espessamento dos tecidos parenquimáticos. Reich et al. (1991) observaram o aumento da MFE com a idade foliar até a senescência em espécies decíduas, quando esta decaiu gradualmente até a abscisão. É possível que não tenhamos amostrado folhas neste estágio mais avançado, onde a MFE é reduzida pela degradação dos tecidos e a reabsorção de água e nutrientes pela planta.

5.4 MECANISMOS FISIOLÓGICOS RELACIONADOS A QUEDA DA CAPACIDADE FOTOSSINTÉTICA (CF) – INDIVÍDUO (Pv e Ds)

Em nível de indivíduo (Pv e Ds), dentre os parâmetros estudados e, conseqüentemente, os mecanismos fisiológicos que melhor explicaram a queda da capacidade fotossintética com o avanço da idade foram diferentes daqueles observados na análise em nível de comunidade (Figuras 8 e 10). Para as duas árvores, o conteúdo de sacarose foi o parâmetro com maior poder de explicação em relação aos demais ($r=0,69$ e $0,85$, respectivamente). No caso de Ds, o peso relativo ao acúmulo de sacarose foi, no mínimo, 2

vezes superior a quaisquer outros parâmetros, enquanto que para Pv, sacarose foi ao menos 30% superior às hexoses (e.g. glicose e frutose).

A dinâmica da concentração de carboidratos não-estruturais totais (TNSC) parece ter forte influência sobre o metabolismo das folhas, principalmente no processo fotossintético, agindo como possível agente modulador da interação fonte-dreno nas folhas (Foyer 1988, Sheen 1990). A glicose é o produto principal da fotossíntese, podendo ser armazenada na forma de amido nos cloroplastos ou convertida em sacarose no citosol e ser transportada pela planta (Sheen 1990). Portanto, o acúmulo de sacarose, em associação com a pouca influência do amido na explicação da queda de V_{cmax} com a idade, sugere que as folhas de idades mais avançadas de Pv e Ds estejam atuando como fonte de açúcares para folhas jovens e/ou órgãos não fotossintetizantes, ou seja, transportando mais açúcares do que utilizando nas próprias atividades metabólicas da folha. Em experimentos nos quais os drenos foram removidos foram observados o aumento da concentração de açúcares e forte inibição da assimilação de carbono (Foyer, 1988).

Foi observado que no estágio de desenvolvimento foliar intermediário na relação de transição entre fonte-dreno há a maior concentração de carboidratos não-estruturais e reduzido conteúdo de nitrogênio orgânico e inorgânico, representando o “*break point*” para o início da senescência foliar (Masclaux et al. 2000). Portanto, é possível que a redução da CF em função do acúmulo de açúcares, eventualmente integrada com a redução de nitrogênio foliar, seja a primeira resposta da mudança das atividades metabólicas e *status* para folha-fonte (Sheen 1990, Masclaux et al. 2000, Ono et al. 2001).

O aumento da concentração de sacarose ao longo dos estágios de desenvolvimento das folhas de Pv e Ds se sobressaiu diante todos os outros fatores bióticos testados para estes indivíduos. A hipótese de que a maior concentração de fotoassimilados nas folhas pode influenciar na atividade fotossintética foi elaborada pelo francês Boussingault ainda no século XIX (Goldschmidt e Huber 1992, Paul e Foyer 2001). A redução da CF com o aumento da idade pode ter sido desencadeada pelo efeito indireto do acúmulo de produtos finais da fotossíntese (*i.e.* sacarose) no esgotamento de ortofosfato inorgânico (Pi) no estroma, necessário para a fosforilação do ATP (Neales e Incoll 1968, Foyer 1988, Sheen 1990, Paul e Foyer 2011) ou pela repressão da transcrição do gene responsável pela codificação das enzimas do metabolismo fotossintético (e.g. Rubisco e clorofila) (Sheen 1990, Jang and Sheen 1994, Krapp et al. 1991, Kilb et al 1996). Além disso, o acúmulo de carboidratos nas

folhas tende a acelerar o processo de senescência foliar (Paul e Foyer 2001), devido a grande quantidade de produtos finais nas células.

5.5 SCALING-UP

De forma a obter uma estimativa mais robusta da CF de toda planta, assim como o balanço de carbono para a comunidade, é necessário obter dados sobre a distribuição da quantidade e qualidade das folhas da copa (Nilsen et al. 1988, Kitajima et al. 1997;2002, Suárez 2010, Holland et al. 2017), esta definida pela variação das taxas fotossintéticas máximas com idade das folhas. As folhas recém-lançadas apresentaram as maiores CF, dadas pelos valores de V_{cmax} , com exceção de *P. arborea*. Além disso, nos meses de junho e julho, houve o aumento líquido do estoque de folhas em 20%, referente a maio, ou seja, as perdas de folhas foram compensadas pela produção de folhas novas, com melhor eficiência fotossintética (Martins, 2015, Wu et al. 2016). Em virtude das mudanças na distribuição etária de folhas da comunidade e da recuperação da quantidade de folhas nas copas, é possível sugerir que esses eventos contribuíram para o aumento da produtividade primária bruta da floresta na estação seca.

O maior turnover de folhas aconteceu para os indivíduos cujas copas estão localizadas nos estratos superiores da floresta, ou seja, dossel e subdossel, cerca de 87% e 85% maior que os indivíduos no sub-bosque, respectivamente. Estudos sobre a variação sazonal da capacidade fotossintética da floresta geralmente consideram apenas indivíduos de dossel, no entanto, elevada dinâmica de folhas e taxas fotossintéticas também foram observadas para os indivíduos de subdossel. Ao desconsiderar as árvores pertencentes a este estrato, é provável que haja subestimativa das mudanças da capacidade fotossintética do ecossistema, atribuindo as estimativas de fluxo de CO_2 apenas para as espécies de dossel.

De fato, *P. platyphylla*, pertencente ao estrato sub-bosque, apresentou umas das menores taxas de V_{cmax} da comunidade estudada, em todos os estágios de desenvolvimento (Figura 5). Entretanto, árvores de sub-bosque em florestas de platô na Amazônia Central podem corresponder a quase um terço do índice de área foliar total (1 a 11 metros de altura – 28% – Rosa, 2016) e da densidade de área foliar (0-10 metros – $\approx 35\%$ – Stark et al. 2012), obtidas pelo sistema de LIDAR terrestre. Portanto, podem contribuir significativamente para a PPB (Misson et al. 2007), mas não influenciam na sazonalidade da PPB, uma vez que estas apresentam reduzido turnover de folhas, em consequência da elevada longevidade foliar média (Reich et al. 2004), e reduzidas taxas fotossintéticas.

Os principais modelos de dinâmica global de vegetação (DGVM) (*i.e.* ED2, IBIS, CLM3.5 e JULES) não consideram a mudança da qualidade das folhas na quantificação da PPE em florestas tropicais (Restrepo-Coupe et al. 2017). No entanto, foi observado que, no período amostrado, a maioria das folhas presentes na copa iniciam a queda de V_{max} logo após a completa expansão foliar (Figura 5), entre 8 a 14 dias de idade. Portanto, a exclusão do efeito da idade sobre a capacidade fotossintética das folhas nos DGVM pode acarretar na superestimativa da PPE para a região da Amazônia Central. Com base no comportamento de declínio de V_{max} com a idade das folhas, observado neste trabalho, a capacidade fotossintética da comunidade é máxima no início da estação seca, quando a maior quantidade de folhas novas estão presentes nas copas, e mínima na estação de transição chuvosa-seca, quando mais de 90% das folhas apresentam idade superiores a 200 dias.

Alguns modelos de superfície terrestre realizam simulações de balanço de carbono atmosférico global, assumindo que a PPB da região amazônica diminui por conta da limitação de água nos meses de menor precipitação e disponibilidade de água no solo (Restrepo-Coupe et al. 2017, Albert et al. 2018), assim como outros estudos “*ground-based*” (Malhi et al. 1998, Saleska et al. 2003, Phillips et al. 2009). Neste período do ano, todavia, a redução da PPB acontece apenas em regiões que apresentam déficit hídrico, tal como nos estados de Rondônia e Tocantins, onde a precipitação mensal inferior a 100 mm se estende no mínimo por 4 meses (Restrepo-Coupe et al. 2013;2017) ou precipitação é menor que $2.000 \text{ mm.ano}^{-1}$ (Guan et al. 2015). Ao contrário dessas regiões, na Amazônia Central e Oriental são observados o aumento da capacidade fotossintética do ecossistema (P_c) e da PPB durante a estação seca. O aumento de P_c , que é a métrica utilizada para a assimilação de carbono em nível de ecossistema por unidade de PAR incidente, derivado da PPB sob condições ambientais constantes, sugere que a maior capacidade fotossintética poderia ser resultante também de fatores bióticos tal como a quantidade e qualidade das folhas no dossel (Restrepo-Coupe et al. 2013, Wu et al. 2016; 2017).

Na última década, tem sido proposto que a dinâmica de produção e perda de folhas, conjuntamente com a variação da capacidade fotossintética nos estágios de desenvolvimento, estariam determinando a forte sazonalidade e incremento da PPB durante a estação seca na região amazônica (Doughty e Goulden 2008, Restrepo-Coupe et al. 2013, Wu et al. 2016, Chavana-Bryant et al. 2016). A hipótese de que a demografia e fenologia foliar determinam o aumento da capacidade fotossintética, em escalas de folha e ecossistema, na Floresta Amazônica durante a estação seca, denominada de “*leaf demography-ontogeny hypothesis*”

(Wu et al., 2016) tem sido pouco testada, até o presente momento e até onde sabemos, por meio de estimativas de P_c por *eddy covariance* e EVI (Restrepo-Coupe et al. 2013; 2017, Wu et al. 2016; 2017) e diretamente em florestas naturais por meio de coletas de dados de fotossíntese em nível foliar e demografia foliar (Martins 2015, Ceron 2016, Albert et al. 2018).

O presente trabalho está inserido neste contexto, ao realizar o monitoramento da dinâmica etária das folhas e caracterização do comportamento da capacidade fotossintética ao longo de gradientes de idade foliar, que são de extrema importância para determinar as mudanças em nível de indivíduo, que podem passar despercebidas pelas análises em outras escalas de observação (de Moura et al. 2017) ou negligenciadas em modelos de superfície-atmosfera (Wu et al., 2016).

Os comportamentos de A_{max} para os indivíduos da comunidade estudada corroboram com o padrão do aumento da capacidade fotossintética da floresta desde o início da estação seca (julho) até o fim (novembro). As taxas fotossintéticas (A_{max}) das folhas recém-lançadas, entre os meses de maio e junho, aumentaram gradualmente até atingirem o máximo, cuja maioria dos indivíduos alcançou aos 80 dias de idade (Anexo B), em meados de setembro de 2017. Ainda em novembro, alguns indivíduos apresentavam A_{max} crescente. Neste mês, portanto, as taxas fotossintéticas da maioria das folhas, produzidas no *flushing* de maio/junho, estavam funcionando na capacidade máxima.

Apesar do pequeno tamanho amostral de folhas, ainda em indivíduos de diferentes espécies e estratos, dificilmente realizar inferências com maior precisão e, conseqüentemente, realizar o *scaling-up* para a escala de ecossistema, os dados obtidos para A_{max} vão ao encontro do aumento da capacidade fotossintética identificada pelas maiores reflectâncias do EVI-MAIAC (Bi et al. 2015, Guan et al. 2015, Wagner et al. 2017, Wu et al. 2017) e maiores estimativas de PPB nas torres de fluxo localizadas na Amazônia Central (K34 - Manaus, Amazonas) e Oriental (K83 e K67 - Santarém, Pará; CAX – Belém, Pará), onde não há limitação hídrica para a fotossíntese (Restrepo-Coupe et al. 2013, Guan et al. 2015).

6 CONCLUSÕES

Não foi encontrado um mecanismo fisiológico, comum a todos os indivíduos arbóreos, que explique satisfatoriamente a queda da capacidade fotossintética das folhas com o avanço da idade para esta comunidade heterogênea. A grande variabilidade intra e interespecífica da comunidade promoveu a fraca relação da queda da capacidade fotossintética ao longo do

gradiente de idade foliar, possivelmente explicada pelas diferenças na disponibilidade de luz no perfil florestal, nas estratégias de vida das plantas e longevidades foliares. É possível que o período de tempo necessário para amostrar folhas durante a senescência e/ou o tamanho amostral não tenham sido suficientes para observar a queda de V_{cmax} com a idade foliar para todos os indivíduos estudados.

Ainda sim, nas análises de comunidade, C_g foi o parâmetro que teve maior relação com a queda de V_{cmax} , enquanto que para os indivíduos que demonstraram efeito significativo da idade foliar sobre CF, o acúmulo de sacarose foi o mecanismo fisiológico que melhor explicou essa queda, para o conjunto de folhas e período estudado. Não sabemos, porém, se os outros indivíduos também apresentariam a sacarose como o parâmetro com o maior poder de explicação, caso as relações V_{cmax} x idade fossem também significativas.

A dinâmica etária das folhas amostradas sugere a existência de variação sazonal da capacidade fotossintética, cujo período de maior produtividade primária coincide com o período de maior irradiância, corroborando parcialmente o fenômeno do *green-up* da floresta.

7 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ACKERLY, D. Self-shading, carbon gain and leaf dynamics: a test if alternative optimality models. *Oecologia*, v. 119, p. 300-310, 1999.
- ACKERLY, D.; BAZZAZ, F. Leaf dynamics, self-shading and carbon gain in seedlings of a tropical pioneer tree. *Oecologia*, v. 101, n. 3, p. 289-298, 1995.
- AIDE, T.M. Dry season leaf production: an escape from herbivory. *Biotropica*, v. 24, n.4, p. 532-537, 1992.
- AINSWORTH, E.; LONG, S. What have we learned from 15 years of free-air CO₂ enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO₂. *New Phytologist*, v. 165, n. 2, p. 351-372, 2004.
- AINSWORTH, E.; ROGERS, A. The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising [CO₂]: mechanisms and environmental interactions. *Plant, Cell & Environment*, v. 30, n. 3, p. 258-270, 2007.
- ALBERT, L.P. et al. Age-dependent leaf physiology and consequences for crown-scale carbon uptake during the dry season in an Amazon evergreen forest. *New Phytologist*, p. 1-15, 2018.
- ALENCAR, J.; ALMEIDA, R.; FERNANDES, N. Fenologia de espécies florestais em floresta tropical úmida de terra firme na Amazônia Central. *Acta Amazonica*, v. 9, n. 1, p. 163-199, 1979.
- AMARAL, L.I.V. et al. Novo método enzimático rápido e sensível de extração e dosagem de amido em materiais vegetais. *Hoehnea*, v.34, n.4, p.425-431, 2007.
- ANDREAE et al. Biogeochemical cycling of carbon, water, energy, trace gases and aerosols in Amazonia: The LBA- EUSTACH experiments. *Journal of Geophysical Research*, v. 107, D20, p. 8.066 – 8.091, 2002.
- ARAÚJO, A. Comparative measurements of carbon dioxide fluxes from two nearby towers in a central Amazonian rainforest: The Manaus LBA site. *Journal of Geophysical Research*, v. 107, n. D20, 2002.

- ARAÚJO, W.S. A importância de fatores temporais para a distribuição de insetos herbívoros em sistemas Neotropicais. *Revista da Biologia*, v.10, n.1, p.1-7, 2013.
- ARENQUE et al. Responses of *Senna reticulara*, a legume tree from the Amazonian floodplains, to elevated atmospheric CO₂ concentration and waterlogging. *Trees*, v.28, p. 1021-1034, 2014.
- BERNACCHI, C.J. et al. Improved temperature response functions for models of Rubisco-limited photosynthesis. *Plant, Cell and Environment*, v. 24, p. 253-259, 2001.
- BI, J. et al. Sunlight mediated seasonality in canopy structure and photosynthetic activity of Amazonian rainforests. *Environmental Research Letters*, v. 10, n. 6, p. 064014, 2015.
- BORCHERT, R. Complete loss of stomatal functioning in aging leaves of tropical broad-leaved trees. *Plant Physiology*, v. 63(suppl.), n.60, 1979.
- BORCHERT, R. et al. Insolation and photoperiodic control of tree development near the equator. *New Phytologist*, v. 205, n. 1, p. 7-13, 2015.
- BRANDO, P. et al. Seasonal and interannual variability of climate and vegetation indices across the Amazon. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 107, n. 33, p. 14685-14690, 2010.
- CARNEIRO, V. M. C. et al. *Composição Florística e Análise Estrutural da Floresta de Terra Firme na Região de Manaus, Estado do Amazonas, Brasil*. 2005.
- CERON, J.V.B. *Variação intra-anual da dinâmica etária foliar e características ecofisiológicas de árvores de dossel na Amazônia Central*. Dissertação (Mestrado), Programa de Ciências de Florestas Tropicais, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, 2016.
- CHAUVEL, A.; LUCAS, Y.; BOULET, R. On the genesis of the soil mantle of the region of Manaus, Central Amazonia, Brazil. *Experientia*, v. 43, n. 3, p. 234-241, 1987.
- CHAVANA-BRYANT, C. et al. Leaf aging of Amazonian canopy trees as revealed by spectral and physiochemical measurements. *New Phytologist*, p.1-15, 2016.
- CHAVE et al. Regional and seasonal patterns of litterfall in tropical South America. *Biogeosciences*, v. 7, p. 43-55, 2010.

- CHAZDON, R.L.; FETCHER, N. Photosynthetic light environments in a lowland tropical rain forest in Costa Rica. *Journal of Ecology*, v. 72, n.2, p. 553-564, 1984.
- COLEY, P.D. et al. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science*, v. 230, n. 4728, p. 895-899, 1985.
- COX, P. et al. Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model. *Nature*, v. 408, n. 6809, p. 184-187, 2000.
- COX, P. et al. Increasing risk of Amazonian drought due to decreasing aerosol pollution. *Nature*, v. 453, n. 7192, p. 212-215, 2008.
- CRAMER, W. et al. Global response of terrestrial ecosystem structure and function to CO₂ and climate change: results from six dynamic global vegetation models. *Global Change Biology*, v. 7, n. 4, p. 357-373, 2001.
- DA ROCHA, H. et al. Patterns of water and heat flux across a biome gradient from tropical forest to savanna in Brazil. *Journal of Geophysical Research*, v. 114, n. G00B12, p. 1-8, 2009.
- DE KAUWE, M.G. et al. A test of the 'one-point method' for estimating maximum carboxylation capacity from field-measured, light-saturated photosynthesis. *New Phytologist*, v. 210, p. 1130-1144, 2016.
- DE MOURA, Y.M. et al. Spectral analysis of amazon canopy phenology during the dry season using a tower hyperspectral camera and modis observations. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing*, v.131, p. 52-64, 2017.
- DLUGOKENCKY, E.; TANS, P. Trends in atmospheric carbon dioxide. National Oceanic & Atmospheric Administration, Earth System Research Laboratory (NOAA/ESRL). 2015. Disponível em: [http:// www.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/trends](http://www.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/trends). Acessado em 10/01/2017.
- DOMINGUES, T.F. et al. Parameterization of canopy structure and leaf-level gas exchange for an Eastern Amazonian Tropical Rain Forest (Tapajós National Forest, Pará, Brazil). *Earth Interactions*, v. 9, n. 17, p. 1-23, 2005.

- DOUGHTY, C. et al. Drought impact on forest carbon dynamics and fluxes in Amazonia. *Nature*, v. 519, n. 7541, p. 78-82, 2015.
- DOUGHTY, C.; GOULDEN, M. Seasonal patterns of tropical forest leaf area index and CO₂ exchange. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, v. 113, n. G1, p. n/a-n/a, 2008.
- ESCUADERO, A.; MEDIAVILLA, S. Decline in photosynthetic nitrogen use efficiency with leaf age and nitrogen resorption as determinants of leaf life span. *Journal of Ecology*, v. 91, n. 5, p. 880-889, 2003.
- ETHIER, G.J. et al. Low stomatal and internal conductance to CO₂ versus Rubisco deactivation as determinants of the photosynthetic decline of ageing evergreen leaves. *Plant, Cell and Environment*, v. 29, p. 2168-2184, 2006.
- EVANS, J.R. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C₃ plants. *Oecologia*, v.78, p. 9-19, 1989.
- FARQUHAR, G.; VON CAEMMERER, S.; BERRY, J. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta*, v. 149, p. 78-90, 1980.
- FARQUHAR, G.D; VON CAEMMERER, S. Modeling photosynthetic response to environmental conditions. In: LANGE, O.L; NOBEL, P.S.; OSMOND, C.B. and ZIEGLER, H. (Eds.). *Encyclopedia of Plant Physiology*. Berlin: Springer-Verlag, v. 12B, p. 549-587, 1982.
- FERREIRA, S. J. F. et al. Precipitação interna e interceptação da chuva em floresta de terra firme submetida à extração seletiva de madeira na Amazônia Central. *Acta Amazonica*, v. 35, n. 1, p. 55-62, 2005.
- FIELD, C. Allocating leaf nitrogen for the maximization of carbon gain: Leaf age as a control on the allocation program. *Oecologia*, v. 56, p. 341-347, 1983.
- FIELD, C. Leaf-age effects on stomatal conductance. *In*: ZEIGER, E.; FARQUHAR, G.D.; COWAN, I.R. (Eds). *Stomatal function*. Stanford: Stanford University Press, California, 1987.

- FIELD, C. et al. Feedbacks of Terrestrial Ecosystems to Climate Change. *Annual Review of Environment and Resources*, v. 32, n. 1, p. 1-29, 2007.
- FIELD, C.; MOONEY, H. Leaf age and seasonal effects on light, water, and nitrogen use efficiency in a California shrub. *Oecologia*, v. 56, n. 2-3, p. 348-355, 1983.
- FLEXAS, J. et al. Mesophyll conductance to CO₂: current knowledge and future prospects. *Plant, Cell and Environment*, v. 31, p. 602-621, 2008.
- FOYER, C.H. Feedback inhibition of photosynthesis through source-sink regulation in leaves. *Plant Physiology and Biochemistry*, v. 28, p. 483-492, 1988.
- FREELAND, R. Effect of age of leaves upon the rate of photosynthesis in some conifers. *Plant Physiology*, v. 27, n. 4, p. 685-690, 1952.
- GALVÃO, L.S. et al. On intra-annual EVI variability in the dry season of tropical forest: A case of study with MODIS and hyperspectral data. *Remote Sensing of Environment*, v. 115, p. 2350-2359, 2011.
- GIRARDIN, C.A.J. et al. Seasonal trends of Amazonian rainforest phenology, net primary productivity, and carbon allocation. *Global Biogeochemical Cycles*, v.30, p. 700-715, 2016.
- GLOOR, M. et al. Intensification of the Amazon hydrological cycle over the last two decades. *Geophysical Research Letters*, v. 40, n. 9, p. 1729-1733, 2013.
- GOLDSCHMIDT, E.E.; HUBER, S.C. Regulation of photosynthesis by end-product accumulation in leaves of plants storing starch, sucrose, and hexose sugars. *Plant Physiology*, v. 99, p. 1443-1448, 1992.
- GOULDEN, M.L. et al. Diel and seasonal patterns of tropical forest CO₂ exchange. *Ecological Applications*, v.14, n.4, 2004.
- GUAN, K. et al. Photosynthetic seasonality of global tropical forests constrained by hydroclimate. *Nature Geoscience*, v. 8, n. 4, p. 284-289, 2015.
- HARDWICK, K.; WOOD, M.; WOOLHOUSE, H. Photosynthesis and respiration in relation to leaf age in *Perilla frutescens* (L.) Britt. *New Phytologist*, v. 67, n. 1, p. 79-86, 1968.

- HASSIOTOU, F. et al. Photosynthesis at an extreme end of the leaf trait spectrum: how does it relate to high leaf dry mass per area and associated structural parameters? *Journal of Experimental Botany*, v. 61, n. 11, p. 3015-3028, 2010.
- HAUGAASEN, T.; PERES, C. Tree Phenology in Adjacent Amazonian Flooded and Unflooded Forests. *Biotropica*, v. 37, n. 4, p. 620-630, 2005.
- HIGUCHI et al. Crescimento e Incremento de uma Floresta Amazônica de Terra-Firme Manejada. *In: Biomassa de nutrientes florestais*. INPA/DFID, Manaus, p. 89–132, 1997.
- HIKOSAKA, K. Leaf canopy as a dynamic system: Ecophysiology and optimality in leaf turnover. *Annals of Botany*, v. 95, p. 521-533, 2005.
- HIKOSAKA, K. Leaf Canopy as a Dynamic System: Ecophysiology and Optimality in Leaf Turnover. *Annals of Botany*, v. 95, n. 3, p. 521-533, 2004.
- HOLLAND, E.P. et al. How herbivore browsing strategy affects whole-plant photosynthetic capacity. *Bulletin of Mathematical Biology*, v. 79, p. 772-787, 2017.
- HÖRTENSTEINER, S.; FELLER, U. Nitrogen metabolism and remobilization during senescence. *Journal of Experimental Botany*, v.53, n.370, p. 927-937, 2002.
- HUETE, A. et al. Amazon rainforests green-up with sunlight in dry season. *Geophysical Research Letters*, v. 33, n. 6, 2006.
- HUETE, A. et al. Climate and leaf phenology controls on tropical forest photosynthesis. *IRGARSS*, p. 1731-1733, 2016.
- HUMBECK, K et al. Functional and molecular changes in the photosynthetic apparatus during senescence of flag leaves from field-grown barley plants. *Plant, Cell and Environment*, v. 19, p. 337-344, 1996.
- HUNTINGFORD, C. et al. Contributions of carbon cycle uncertainty to future climate projection spread. *Tellus*, v. 61B, n. 2, p. 355-360, 2009.
- HUNTINGFORD, C. et al. Simulated resilience of tropical rainforests to CO₂-induced climate change. *Nature Geoscience*, v. 6, n. 4, p. 268-273, 2013.

- Intergovernmental Panel on Climate Change- IPCC. Fourth Assessment Report: Impacts, Adaptation and Vulnerability (AR 4). 2007.
- JANG, J.C.; SHEEN, J. Sugar sensing in higher plants. *The Plant Cell*, v. 6, p. 1665-1679, 1994.
- JARDIM, F.; HOSOKAWA, R. Estrutura da floresta equatorial úmida da estação experimental de silvicultura tropical do INPA. *Acta Amazonica*, v. 17, p. 411-534, 1987.
- JONES, H.G.; SUTHERLAND, R.A. Stomatal control of xylem embolism. *Plant, Cell and Environment*, v.14, p. 607-612, 1991.
- KIKUZAWA, K. Leaf survival of woody plants in deciduous broad-leaved forests. 1. Tall trees. *Canadian Journal of Botany*, v. 61, p. 2133-2139, 1983.
- KIKUZAWA, K. A Cost-Benefit Analysis of Leaf Habit and Leaf Longevity of Trees and Their Geographical Pattern. *The American Naturalist*, v. 138, n. 5, p. 1250-1263, 1991.
- KIKUZAWA, K.; ACKERLY, D. Significance of leaf longevity in plants. *Plant Species Biology*, v. 14, n. 1, p. 39-45, 1999.
- KIKUZAWA, K.; LECHOWICZ, M. Ecology of leaf longevity. Tradução: Tokyo: Springer Verlag, 2011.
- KILB, B. et al. Changes in the expression of photosynthetic genes precedes loss of photosynthetic activities and chlorophyll when glucose is supplied to mature spinach leaves. *Plant Science*, v. 115, p. 225-235, 1996.
- KITAJIMA, K. et al. Decline of Photosynthetic Capacity with Leaf Age in Relation to Leaf Longevities for Five Tropical Canopy Tree Species. *American Journal of Botany*, v. 84, n. 5, p. 702, 1997
- KITAJIMA, K. et al. Decline of photosynthetic capacity with leaf age and position in two tropical pioneer tree species. *American Journal of Botany*, v. 89, n. 12, p. 1925-1932, 2002.

- KOIKE, T. Autumn coloring, photosynthetic performance and leaf development of deciduous broad-leaved trees in relation to forest succession. *Tree Physiology*, v. 7, n. 1-2-3-4, p. 21-32, 1990.
- KRAPP, A. et al. Ribulose-1,5-biphosphate carboxylase-oxygenase, other Calvin-cycle enzymes, and chlorophyll decrease when glucose is supplied to mature spinach leaves via the transpiration stream. *Planta*, v. 186, p. 58-69, 1991.
- KRIEDEMANN, P.E. et al. Leaf age and photosynthesis in *Vitis vinifera* L. *Vitis*, v.9, p.97-104, 1970.
- KRUPINSKA, K.; HUMBECK, K. Photosynthesis and Chloroplast Breakdown. *Plant Cell Death Processes*, p. 169-187, 2004.
- LAPOLA, D.M. et al. Exploring the range of climate biome projections for tropical South America: The role of CO₂ fertilization and seasonality. *Global Biochemical Cycles*, v. 23, GB 3003, p. 1-16, 2009.
- LAPOLA, D.M.; NORBY, R.J. AmazonFACE: Assessing the effects of increased atmospheric CO₂ on the ecology and resilience of the Amazon forest. Science Plan and Implementation Strategy. Brasília: Ministério da Ciência, Tecnologia e Inovação, 2014. 51p. Disponível em: <http://www.amazonface.org/publications>. Acessado por último 09/04/18.
- LE QUERÉ, C. et al. Global Carbon Budget 2015. *Earth System Science Data*, v. 7, p. 349-396, 2015.
- LE QUERÉ, C. et al. Global Carbon Budget 2016. *Earth System Science Data*, v. 8, p. 605-649, 2016.
- LIM, P.O. et al. Leaf Senescence. *Annual Review of Plant Biology*, v.58, p. 115-136, 2007.
- LIM, P.O; NAM, H.G. Aging and senescence of the leaf organ. *Journal of Plant Biology*, v. 50, n. 3, p. 291-300, 2007.
- LOPES, A. et al. Leaf flush drives dry season green-up of the Central Amazon. *Remote Sensing of Environment*, v. 182, p. 90-98, 2016.

- LUIZÃO, F.J. Litter production and mineral element input to the forest floor in a central Amazonian forest. *GeoJournal*, v.19, n.4, p. 407-417, 1989.
- LUIZÃO, R. et al. Variation of carbon and nitrogen cycling processes along a topographic gradient in a central Amazonian forest. *Global Change Biology*, v. 10, n. 5, p. 592-600, 2004.
- MAE, T. Leaf senescence and nitrogen metabolism. *In*: Larry D. Noodén (Ed.). *Plant Cell Death Processes*. Academic Press, Elsevier, 2004. p. 157-168.
- MALHI et al. Carbon dioxide transfer over a Central Amazonian rain forest. *Journal of Geophysical Research*, v.103, n. D24, p. 31.593- 31.612, 1998.
- MARENGO, J.; ESPINOZA, J. Extreme seasonal droughts and floods in Amazonia: causes, trends and impacts. *International Journal of Climatology*, v. 36, n. 3, p. 1033-1050, 2015.
- MARQUES FILHO, A. D. O. et al. Radiação solar e distribuição vertical de área foliar em floresta – Reserva Biológica do Cuieiras – ZF2, Manaus. *Acta Amazonica*, v. 35, n. 4, p. 427–436, 2005.
- MARTINS, G. Sazonalidade da dinâmica foliar e da capacidade fotossintética de espécies arbóreas na Amazônia Central. Tese (Doutorado), Programa de Pós-graduação em Ciências de Florestas Tropicais, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, 2015.
- MARTIUS, C. et al. Litterfall, litter stocks and decomposition rates in rainforest and agroforestry sites in central Amazonia. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, n. 68, p. 137-154, 2004.
- MASCLAUX, C. et al. Characterization of the sink/source transition in tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) shoots in relation to nitrogen management and leaf senescence. *Planta*, v. 211, p. 510-518, 2000.
- MELILLO, J. et al. Global climate change and terrestrial net primary production. *Nature*, v. 363, n. 6426, p. 234-240, 1993.

- MENDES, K.R.; MARENCO, R.A. Is stomatal conductance of Central Amazon saplings influenced by circadian rhythms under natural conditions? *Theoretical and Experimental Plant Physiology*, v. 26, p. 115-125, 2014.
- MENDES, K.R.; MARENCO, R.A.; NASCIMENTO, H.C.S. Velocidade de carboxilação da Rubisco e transporte de elétrons em espécies arbóreas em resposta a fatores do ambiente na Amazônia Central. *Ciência Florestal*, v. 27, n.3., p. 947-959, 2017.
- MISSION, L. et al. Partitioning forest carbon fluxes with overstory and understory eddy-covariance measurements: A synthesis based on FLUXNET data. *Agricultural and Forest Meteorology*, v.144, p.14-31, 2007.
- MORTON, D.C. et al. Amazon forests maintain consistent canopy structure and greenness during the dry season. *Nature*, v. 506, p. 221- 224, 2014.
- NEALES, T.; INCOLL, L. The control of leaf photosynthesis rate by the level of assimilate concentration in the leaf: A review of the hypothesis. *The Botanical Review*, v. 34, n. 2, p. 107-125, 1968.
- NEPSTAD, D. et al. Amazon drought and its implications for forest flammability and tree growth: a basin-wide analysis. *Global Change Biology*, v. 10, n. 5, p. 704-717, 2004.
- NEPSTAD, D. et al. Interactions among Amazon land use, forests and climate: prospects for a near-term forest tipping point. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 363, n. 1498, p. 1737-1746, 2008.
- NIINEMETS, U. et al. Leaf internal diffusion conductance limits photosynthesis more strongly in older leaves of Mediterranean evergreen broad-leaved species. *Plant, Cell and Environment*, v. 28, n. 12, p. 1552-1566, 2005.
- NIINEMETS, U.; KULL, O. Stoichiometry of foliar carbon constituents varies along light gradients in temperate woody canopies: implications for foliage morphological plasticity. *Tree Physiology*, v. 18, p. 467-479, 1998.
- NILSEN, E.; STETLER, D.; GASSMAN, C. Influence of Age and Microclimate on the Photochemistry of *Rhododendron maximum* Leaves. II. Chloroplast Structure and

- Photosynthetic Light Response. *American Journal of Botany*, v. 75, n. 10, p. 1526, 1988.
- NOODÉN, L.D. et al. Senescence mechanisms. *Physiologia Plantarum*, v. 101, p. 746-753, 1997.
- OLIVEIRA, A. 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. 627-641, 2008.
- ONO, K. et al. Possible Mechanisms of Adaptive Leaf Senescence. *Plant Biology*, v. 3, n. 3, p. 234-243, 2001.
- OSADA, N. et al. Implications of life span variation within a leaf cohort for evaluation of the optimal timing of leaf shedding. *Functional Ecology*, v. 29, p. 308-314, 2015.
- OURIQUE, L.K. Relação da produção de serapilheira com incremento em diâmetro de uma floresta madura na Amazônia Central. *Scientia Forestalis*, v. 44, n. 112, p. 875-886, 2016.
- PAUL, M.J.; FOYER, C.H. Sink regulation of photosynthesis. *Journal of Experimental Botany*, v. 52, n. 360, p. 1383-1400, 2001.
- PEEL, M et al. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences Discussions*, v. 11, p. 1633-1644, 2007.
- PHILLIPS, O.L. et al. Drought sensitivity of the Amazon Rainforest. *Science*, v. 323, p. 1344-1347, 2009.
- REICH, P.B; BORCHERT, R. Changes with Leaf Age in Stomatal Function and Water Status of Several Tropical Tree Species. *Biotropica*, v. 20, n. 1, p. 60, 1988.
- REICH, P.B et al. Leaf age and season influence the relationships between leaf nitrogen, leaf mass per area and photosynthesis in maple and oak trees. *Plant, Cell and Environment*, v. 14, n. 3, p. 251-259, 1991.
- REICH, P.B. et al. From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 94, p. 13370- 13734, 1997.

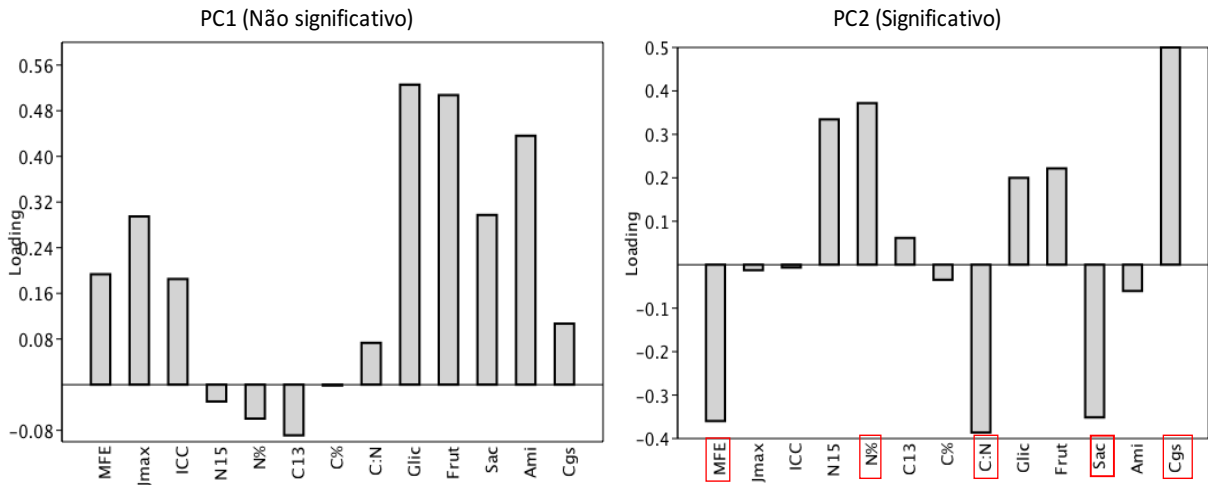
- REICH, P.B. et al. Leaf demography and phenology in amazonian rain forest: a census of 40.000 leaves of 23 tree species. *Ecological Monographs*, v. 74, n. 1, p. 3-23, 2004.
- REICH, P.B. et al. Controls on declining carbon balance with leaf age among 10 woody species in Australian woodland: do leaves have zero daily net carbon balances when they die? *New Phytologist*, v. 183, n. 1, p. 153-166, 2009.
- REICH, P.B.; WALTERS, M.B. Photosynthesis-nitrogen relations in Amazonian tree species. *Oecologia*, v.97, p. 73-81, 1994.
- RESTREPO-COUBE, N. et al. What drives the seasonality of photosynthesis across the Amazon basin? A cross-site analysis of eddy flux tower measurements from the Brasil flux network. *Agricultural and Forest Meteorology*, v. 182-183, p. 128-144, 2013.
- RESTREPO-COUBE, N. et al. Do dynamic global vegetation models capture the seasonality of carbon fluxes in the Amazon basin? A data-model intercomparison. *Global Change Biology*, v. 23, n. 1, p. 191-208, 2017.
- RICHARDSON, A. et al. Climate change, phenology, and phenological control of vegetation feedbacks to the climate system. *Agricultural and Forest Meteorology*, v. 169, p. 156-173, 2013.
- ROSA, D.M. Estrutura do dossel e sazonalidade do índice de área foliar em ambientes de Terra Firme na Amazônia Central, com o uso do LIDAR portátil terrestre. Dissertação (Mestrado), Programa de Pós-graduação em Ciências de Florestas Tropicais, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, 2016.
- SALESKA, S.R. et al. Carbon in Amazon Forests: Unexpected seasonal fluxes and disturbance-induced losses. *Science*, v.302, p. 1554-1557, 2003.
- SAMANTA, A. et al. Amazon forests did not green-up during the 2005 drought. *Geophysical Research Letters*, v. 37, L05401, p. 1-5, 2010.
- SANTOS, V.A. H. F. Ecofisiologia de espécies arbóreas no dossel e sub-bosque de uma floresta ombrófila densa na Amazônia Central em ano de El Niño. Dissertação (Mestrado), Programa de Pós-graduação em Ciências de Florestas Tropicais, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, 2016.

- SENNA, M.C.A. Fraction of photosynthetically active radiation absorbed by Amazon tropical forest: A comparison of field measurements, modeling, and remote sensing. *Journal of Geophysical Research*, v.110, G01008, p. 1-8, 2005.
- SESTÁK, A. et al. Integration of photosynthetic characteristics during leaf development. In: A., S. *Photosynthesis during leaf development*. Junk: The Hague, p. 263-286, 1985.
- SHARKEY, T. et al. Fitting photosynthetic carbon dioxide response curves for C₃ leaves. *Plant, Cell & Environment*, v. 30, p. 1035-1040, 2007.
- SHEEN, J. Metabolic repression of transcription in higher plants. *The Plant Cell*, v. 2, p. 1027-1038, 1990.
- SINGH, B.; LAL, K. Investigation of the Effect of Age on Assimilation of Leaves. *Annals of Botany*, v. 49, n. 2, p. 291-307, 1935.
- SOBRADO, M. Leaf age effects on photosynthetic rate, transpiration rate and nitrogen content in a tropical dry forest. *Physiologia Plantarum*, v. 90, n. 1, p. 210-215, 1994.
- STARK, S.C. et al. Amazon forest carbon dynamics predicted by profiles of canopy leaf area and light environment. *Ecology Letters*, v. 15, p. 1406-1414, 2012.
- SUÁREZ, N. Leaf lifetime photosynthetic rate and leaf demography in whole plants of *Ipomoea pes-caprae* growing with a low supply of calcium, a 'non-mobile' nutrient. *Journal of Experimental Botany*, v. 61, n. 3, p. 843-855, 2010.
- TANAKA, L.M.d.S et al. Diurnal variation of precipitation in central Amazon Basin. *International Journal of Climatology*, v. 34, p. 3574-3584, 2014.
- TANG, H.; DUBAYAH, R. Light-driven growth in Amazon evergreen forests explained by seasonal variations of vertical canopy structure. *PNAS*, v. 114, n. 10, p. 2640-2644, 2017.
- TAVARES, J. V. Green-up na estação seca da Amazônia Central: padrões sazonais da fenologia foliar de uma floresta de terra firme. Dissertação (Mestrado), Programa de Pós-graduação em Biologia (Ecologia), Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, 2013.

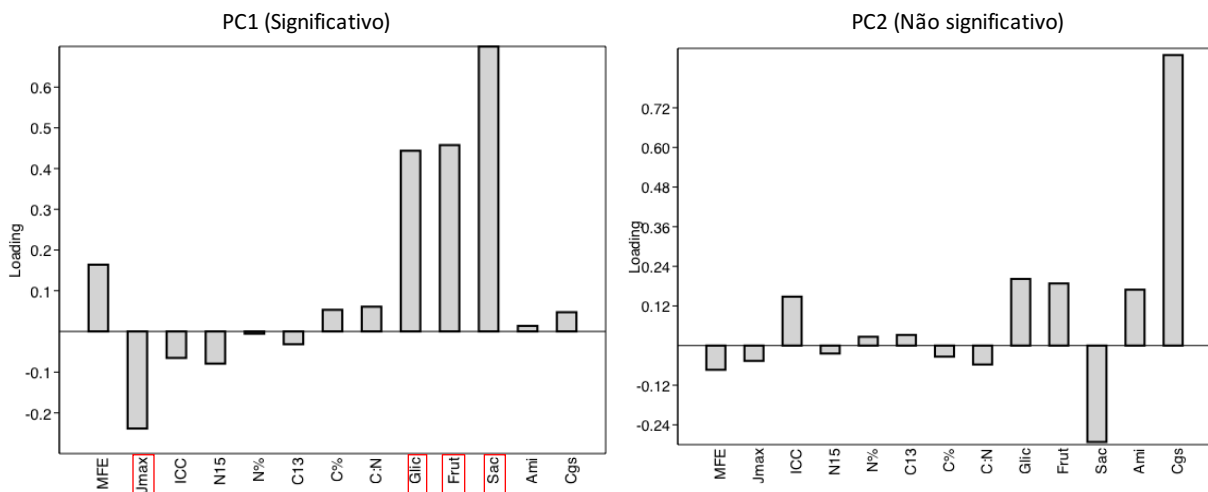
- THOMAS, H.; STODDART, J.L. Leaf senescence. *Annual Review of Plant Physiology*, v. 31, p. 81-111, 1980.
- TIAN, H. et al. Climatic and biotic controls on annual carbon storage in Amazonian ecosystems. *Global Ecology and Biogeography*, v. 9, n. 4, p. 315-335, 2000.
- VIEIRA, S. et al. Forest structure and carbon dynamics in Amazonian tropical rain forests. *Oecologia*, v. 140, n. 3, p. 468-479, 2004.
- VON CAEMMERER, S. *Biochemical Models of Leaf Photosynthesis*. Vol. 2. Collingwood: CSIRO Publishing, 2000.
- VON CAEMMERER, S.; FARQUHAR, G. Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta*, v. 153, p. 376-387, 1981.
- WAGNER, F.H. et al. Climate drivers of the Amazon forest greening. *PLoS ONE*, v.12, n.7, p. 1-15, 2017.
- WANG, X. et al. A two-fold increase of carbon cycle sensitivity to tropical temperature variations. *Nature*, v. 506, n. 7487, p. 212-215, 2014.
- WARREN, C.R. Why does photosynthesis decrease with needle age in *Pinus pinaster*? *Trees*, v.20, p.157-164, 2006.
- WILSON, K. et al. Quantifying stomatal and non-stomatal limitations to carbon assimilation resulting from leaf aging and drought in mature deciduous tree species. *Tree Physiology*, v. 20, n. 12, p. 787-797, 2000.
- WITKOWSKI, E.T.F.; LAMONT, B.B. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. *Oecologia*, v. 88, p. 486-493, 1991.
- WOO, H.R. et al. Plant senescence: how plants know when and how to die. *Journal of Experimental Botany*, v. 69, n.4, p. 715-718, 2018.
- WRIGHT, I.J. et al. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, v. 428, p. 821-827, 2004.

- WRIGHT, S.J.; VAN SHAIK, C.P. Light and the phenology of tropical trees. *The American Naturalist*, v. 143, n.1, p. 192-199, 1994
- WRINGLER, A. et al. The role of sugars in integrating environmental signals during the regulation of leaf senescence. *Journal of Experimental Botany*, v. 57, n.2, p. 391-399, 2006.
- WU, J. et al. Leaf development and demography explain photosynthetic seasonality in Amazon evergreen forests. *Science*, v. 351, n. 6276, p. 972-976, 2016.
- WU, J. et al. Biological processes dominate seasonality of remotely sensed canopy greenness in an Amazon evergreen forest. *New Phytologist*, v. 217, n.4, p. 1-14, 2017.
- XIAO, X. et al. Satellite-based modeling of gross primary production in a seasonally moist tropical evergreen forest. *Remote Sensing of Environment*, v. 94, n. 1, p. 105-122, 2005.
- XIAO, X. et al. Detecting leaf phenology of seasonally moist tropical forests in South America with multi-temporal MODIS images. *Remote Sensing of Environment*, v. 103, n. 4, p. 465-473, 2006.
- YOSHIDA, S. Molecular regulation of leaf senescence. *Current Opinion in Plant Biology*, v. 6, p. 79-84, 2003.
- ZOTZ, G.; WINTER, K. Photosynthesis of a tropical canopy tree, *Ceiba pentandra*, in a lowland forest in Panama. *Tree Physiology*, v. 14, n. 11, p. 1291-1301, 1994.

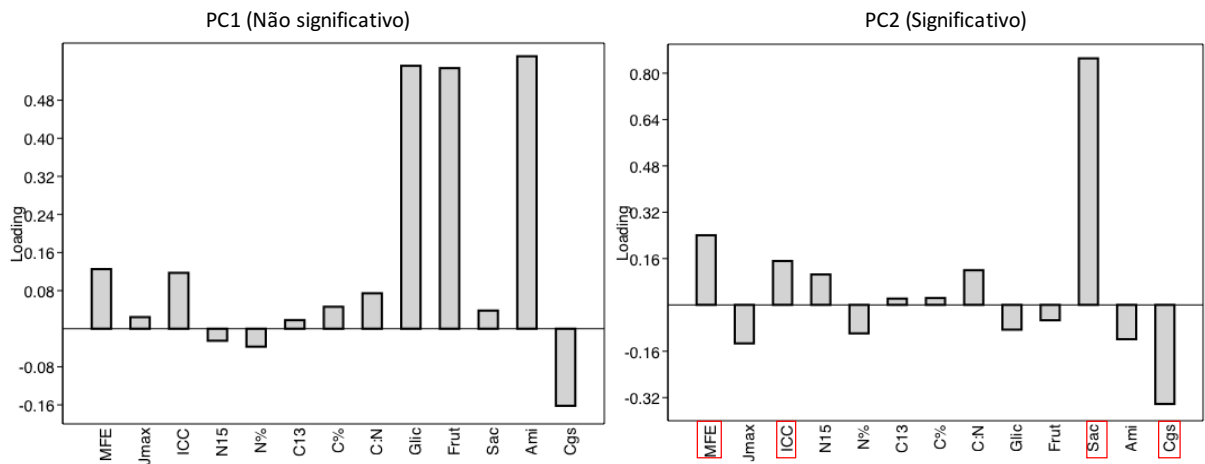
ANEXO A



Pesos relativos (*loadings*) dos eixos principais PC1 e PC2 (significativo) dos 13 parâmetros fisiológicos testados para os cinco indivíduos arbóreos amostrados (n=69) em Floresta de Terra-Firme na Amazônia Central, Manaus, Brasil. Os parâmetros marcados em vermelho foram os que demonstraram maior influência sobre o eixo principal PC2.



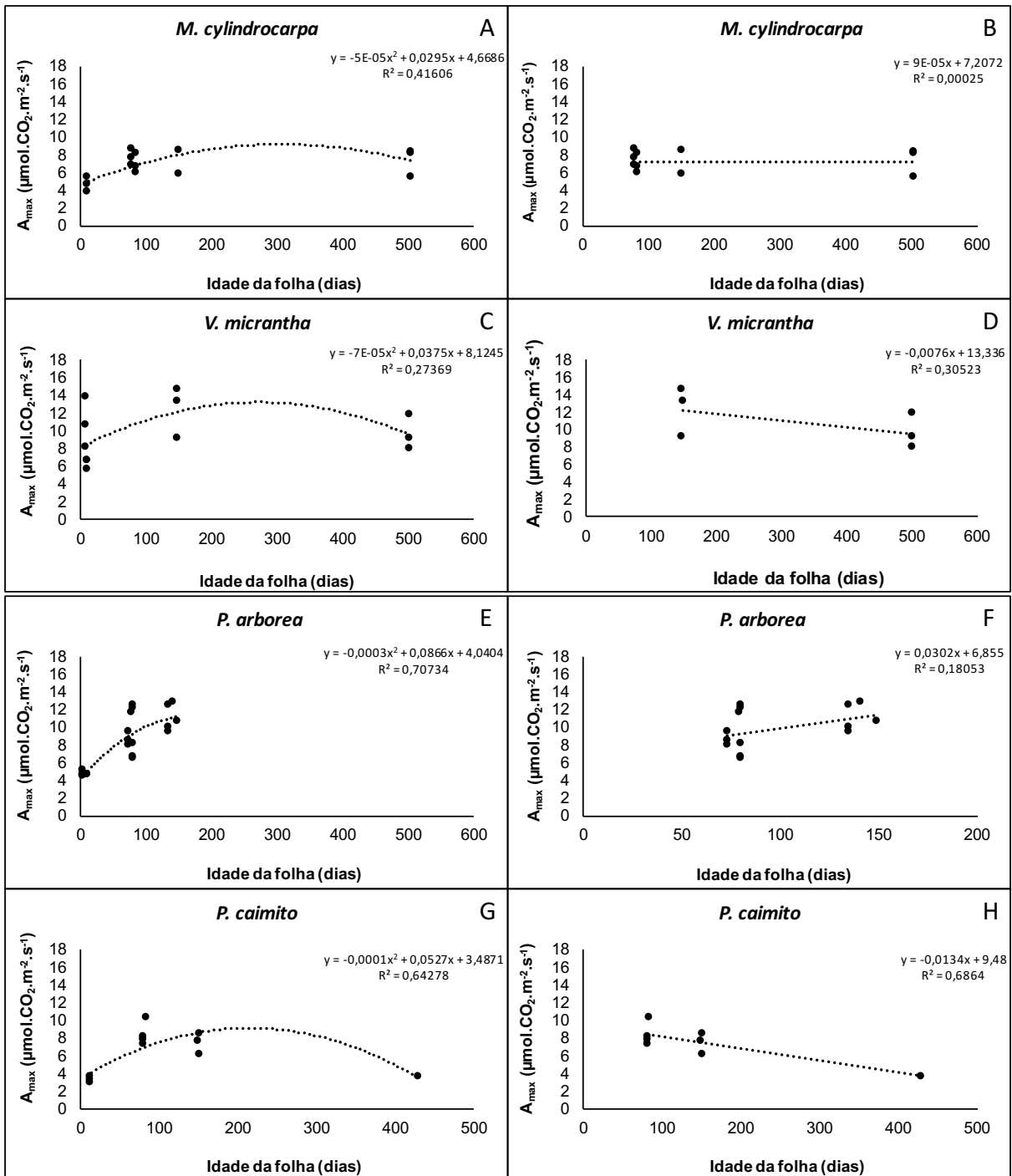
Pesos relativos (*loadings*) dos eixos principais PC1 (significativo) e PC2 dos 13 parâmetros fisiológicos testados para *P. villosa* (n=14) em Floresta de Terra-Firme na Amazônia Central, Manaus, Brasil. Os parâmetros marcados em vermelho foram os que demonstraram mais influência sobre o eixo principal PC1.

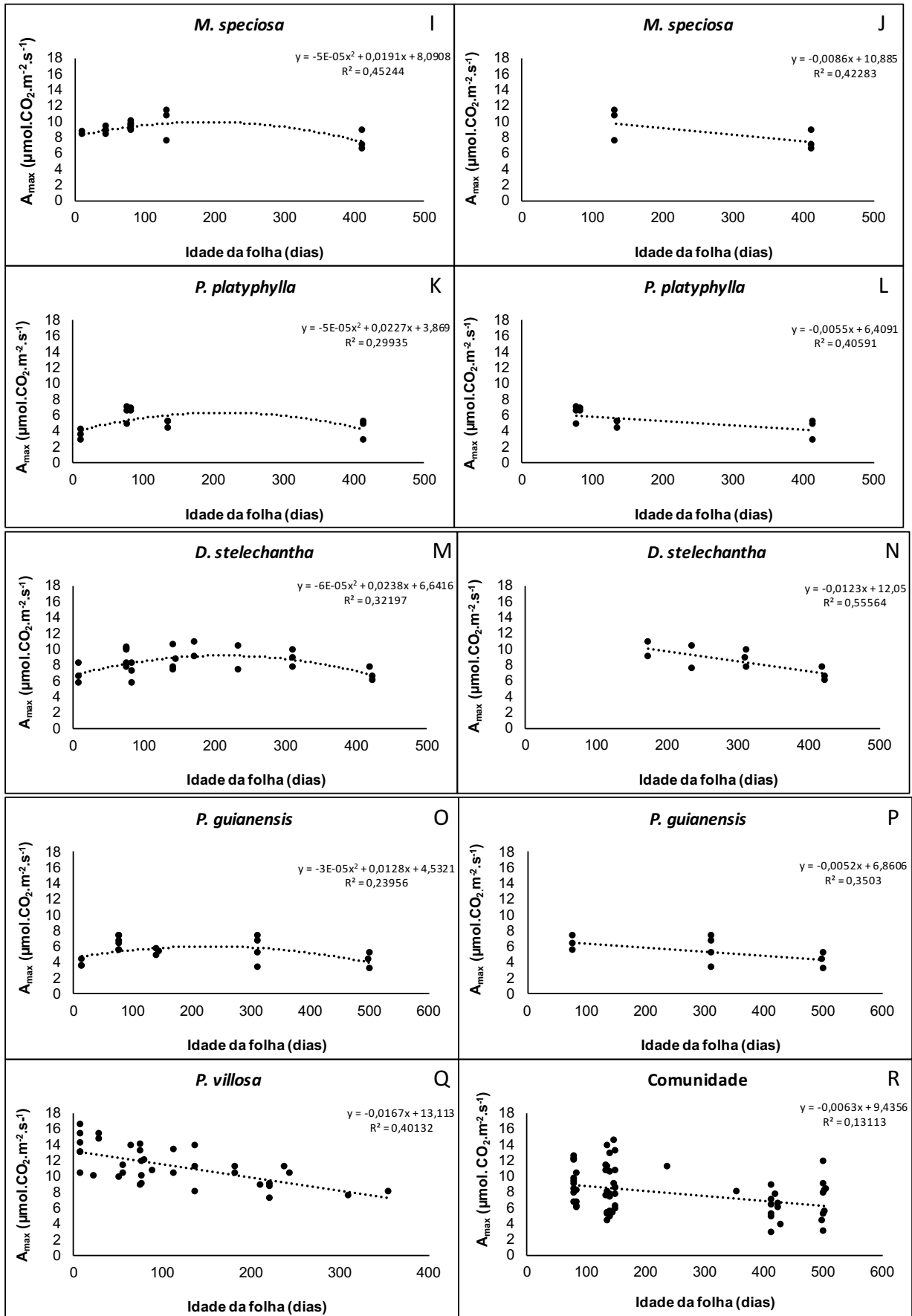


Pesos relativos (loadings) dos eixos principais PC1 (significativo) e PC2 dos 13 parâmetros fisiológicos testados para *D. stelechantha* (n=12) em Floresta de Terra-Firme na Amazônia Central, Manaus, Brasil. Os parâmetros marcados em vermelho foram o que demonstraram maior influência sobre o eixo principal PC2.

ANEXO B

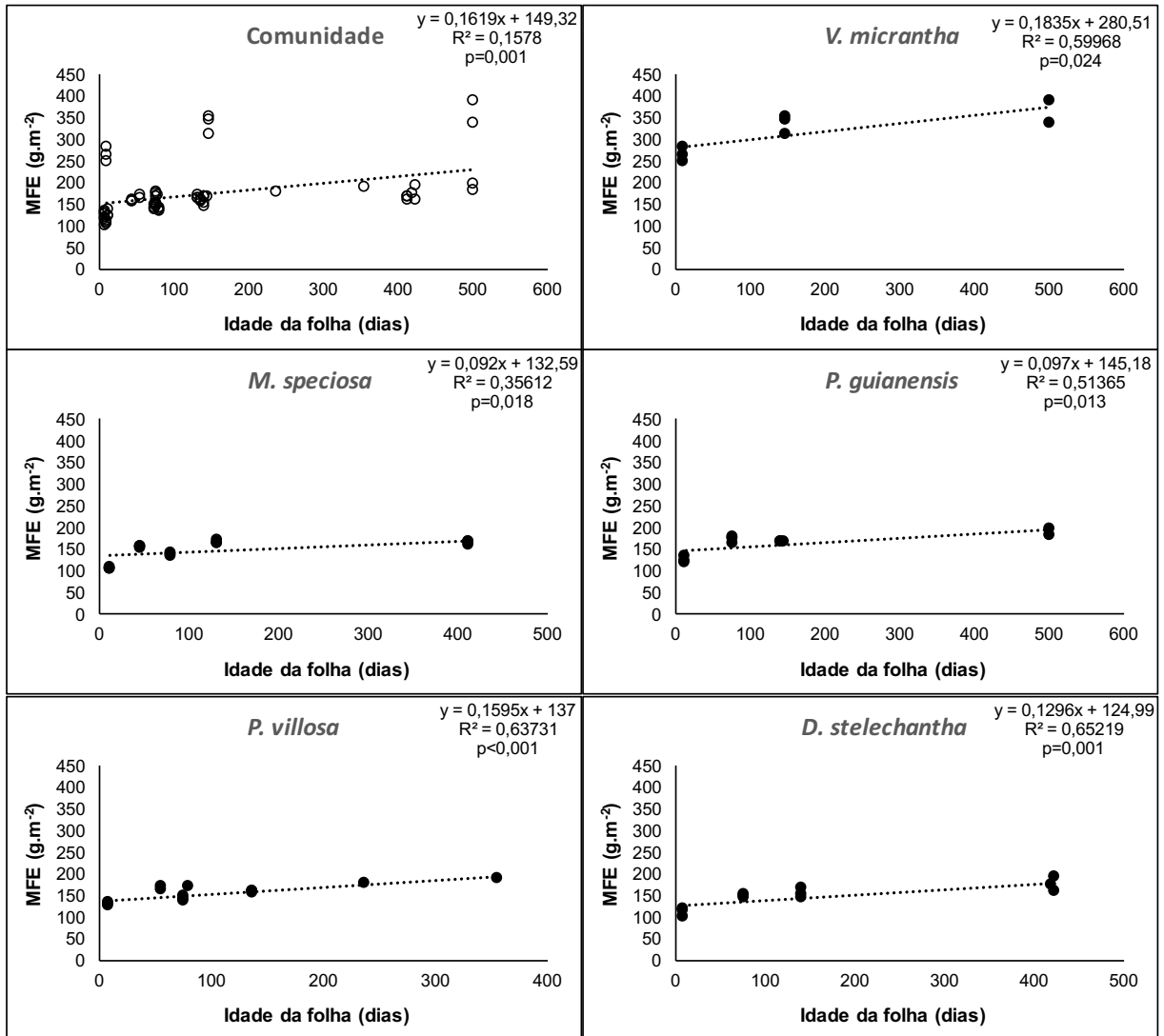
Comportamento de A_{\max} em função da idade da folha para os 9 indivíduos arbóreos amostrados na coleta de trocas gasosas a partir do lançamento (A, C, E, G, I, K, M, O, Q) e após atingir as taxas fotossintéticas máximas (B, D, F, H, J, L, N, P). *P. villosa* (Q) iniciou o decaimento de A_{\max} desde folhas recém-lançadas na primeira campanha de trocas gasosas (junho).





ANEXO D

Incremento de massa específica foliar (MFE) ao longo do gradiente de idades foliares para a comunidade e para os indivíduos que compõem a comunidade arbórea amostrada.



ANEXO E

Decaimento de concentração de nitrogênio em base de massa normalizado (A_{norm}) pela massa foliar específica (MFE) ao longo do gradiente de idades foliares para a comunidade e para os indivíduos que compõem a comunidade arbórea amostrada.

