



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

**AVALIAÇÃO DO LANÇAMENTO DE FOLHAS NOVAS EM UMA
FLORESTA DE TERRA FIRME NA AMAZÔNIA CENTRAL**

Aldeize da Silva Santos

Manaus - Amazonas

Outubro, 2022

ALDEIZE DA SILVA SANTOS

**AVALIAÇÃO DO LANÇAMENTO DE FOLHAS NOVAS EM UMA
FLORESTA DE TERRA FIRME NA AMAZÔNIA CENTRAL**

Orientador: Dr. Antônio Ocimar Manzi

Co-orientador: Giordane Augusto Martins

Tese de doutorado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Clima e Ambiente – INPA/UEA, como parte dos requisitos para obtenção do título de doutor em Clima e Ambiente.

Fonte Financiadora: CNPq

Manaus - Amazonas

Outubro, 2022

Dedico este trabalho à minha família, em especial aos meus pais que são meus exemplos de honestidade, determinação, dedicação, e que não mediram esforços para nos dar (a mim e a meus irmãos) o que eles consideram de mais valioso: amor, respeito e estudo! Mostrando o caminho da educação e honestidade como instrumento de transformação social.

Agradecimentos

Ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) e a Universidade do Estado do Amazonas (UEA) pela oportunidade no programa de Pós-Graduação em Clima e Ambiente. Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela bolsa concedida.

Agradeço ao meu orientador, Dr. Antônio Ocimar Manzi, pela bolsa concedida pela Fundação Amazônica de Defesa da biosfera (FDB) pela orientação.

Aos professores do Programa CLIAMB-INPA/UEA, pelo empenho em repassar e orientar seus alunos da melhor forma possível. Aos membros do conselho, que me incentivaram a continuar meu doutorado durante àqueles meses em que precisei de um “afastamento” para tratamento de saúde. Obrigada em especial à Prof. Dra. Rira Valéria pelo incentivo e ao Prof. Dr. Luiz Cândido que me apoiou em muitas manhãs no CLIAMB.

À amiga Zeane Vieira Borges, pelo seu apoio e incentivo desde quando compartilhávamos a mesma classe quando alunas do curso de física na UFPA, por ter me recebido em sua casa quando precisei durante o doutorado em Manaus e dividido seu cantinho comigo.

Às amigas de classe Renata e Janaína Nascimento, com quem compartilhei muitos momentos durante o percurso do doutorado.

Agradeço ainda a minha equipe de campo: Gleison Viana, por ter escalado para mim todas as árvores que precisei para amostragem, e ainda ajudado ao longo de todo o campo. Agradeço ainda ao José Carlos por ter ajudado não somente no campo, mas também com análises no laboratório de anatomia. A estes ainda por terem sido meus amigos, incentivando-me e apoiando-me durante todo o campo. Também agradeço ao Rayner Monteiro por todo apoio quando estive em Manaus e pela ajuda com o trabalho no campo.

Sou especialmente grata ao Edgard Siza Tribuzy, por ter chegado no momento que mais precisei (último ano da tese), sem que eu mesma tivesse previsto isto! No meu último campo foi fundamental tê-lo na equipe! Esteve me ajudando a partir de então, em tudo que precisei! Sem ele eu possivelmente teria muitas dificuldades para terminar esta jornada. Tem sido um companheiro amoroso, incentivador, com quem divido alegrias, tristezas, angústias e muitas histórias.

Gratidão ao Prof. Dr. Plínio Camargo, do CENA/USP, por ter aberto as portas da sua casa onde pude, nos meses finais, escrever esta tese no Centro de Energia Nuclear na Agricultura da Universidade de São Paulo (CENA/USP).

Agradeço ainda a toda minha família, especialmente a meus pais Alberico Santana dos Santos e Maria Vilma da Silva Santos que são meus principais exemplos de vida e meus grandes incentivadores, e ainda minha querida irmã Alciete Vidal, por ter me recebido em sua casa em Manaus, por me levar todos os dias ao INPA, por me apoiar sempre! E ainda a todos os meus irmãos! A todos estes amores da minha vida, fica aqui minha gratidão pelo apoio incondicional e todo carinho.

Agradeço ainda todos àqueles que de alguma maneira me ajudaram direta ou indiretamente e que não estão citados aqui.

Dar o melhor de si é mais importante que ser o melhor.

Mike Lerne

RESUMO

A produtividade primária bruta (PPB) na Amazônia central apresenta uma forte sazonalidade. Posteriormente, foi observado um aumento do verdor da floresta (green-up) durante a estação seca coincidindo com o aumento da PPB. Recentemente, outros trabalhos mostraram que a sazonalidade da PPB pode ser explicada por uma sazonalidade da capacidade fotossintética (CF) da floresta. A sazonalidade da CF seria devida interação de dois fenômenos: I) em nível foliar ocorreria o decaimento da CF com o envelhecimento das folhas; e II) em nível de dossel haveria uma mudança na estrutura etária das folhas que o compõem, com uma renovação foliar (turnover) mais acentuada durante a estação seca. Três hipóteses foram propostas em trabalhos prévios na literatura: H1) Hipótese hídrica, em que folhas lançadas no início da estação seca têm maior eficiência no uso da água; H2) Disponibilidade de radiação, em que as folhas lançadas no início da estação seca têm maior poder de absorção e utilização de radiação fotossinteticamente ativa (PAR) no momento em que essas se tornam maduras, coincidindo com os maiores valores de PAR durante o ano; e H3) Hipótese Ecológica, onde folhas jovens são mais suscetíveis ao ataque de herbívoros, havendo uma redução da atividade de herbívoros e patógenos na estação seca. Assim, o lançamento de folhas novas na estação seca seria uma estratégia de fuga de herbívoros e patógenos. Diante disto, e também como estas hipóteses ainda não foram testadas o presente estudo teve como diretriz responder à seguinte pergunta: folhas novas são emitidas como uma tentativa de fuga da herbivoria, ou para melhor aproveitar recursos, como PAR e água, em uma floresta de terra firme na Amazônia Central? O estudo foi conduzido no sítio do projeto *Amazon Tall Tower Observatory* (ATTO). Um modelo para estimar massa e área foliar foi desenvolvido e validado, o que permitiu avaliar a ação de herbivoria. Posteriormente, as relações entre o desenvolvimento foliar sazonal com a disponibilidade de água e PAR foram estudadas. Como principais resultados foram criados e validados modelos consistentes que permitem a determinação de massa consumida por herbivoria, verificou-se que a floresta não faz uma fuga da herbivoria, uma vez que no período de maior lançamento foliar também ocorre maiores atividades de herbivoria, o dobro das verificadas na estação chuvosa. Nenhuma modificação morfoanatômica foi detectada que pudesse sustentar as hipóteses hídricas ou PAR. Não foi possível sustentar que o lançamento maciço de folhas no período seco esteja correlacionado com as hipóteses hídricas, PAR ou ecológicas.

Palavras chaves: Fenologia, anatomia foliar, morfologia foliar.

ABSTRACT

The gross primary productivity (GPP) in central Amazonia is highly seasonal. Subsequently, an increase in the greenness of the forest (green-up) was observed during the dry season, coinciding with the increase in the PPB. Recently, other works showed that the seasonality of the PPB can be explained by a seasonality of the photosynthetic capacity (CF) of the forest. The seasonality of FC would be due to the interaction of two phenomena: I) at the leaf level there would be a decay of FC with the aging of the leaves; and II) at the canopy level there would be a change in the age structure of the leaves that compose it, with a more accentuated leaf renewal (turnover) during the dry season. Three hypotheses were proposed in previous works in the literature: H1) Hydric hypothesis, in which leaves released at the beginning of the dry season are more efficient in the use of water; H2) Availability of radiation, in which leaves released at the beginning of the dry season have greater absorption power and use of photosynthetically active radiation (PAR) when they mature, coinciding with the highest PAR values during the year; and H3) Ecological Hypothesis, where young leaves are more susceptible to attack by herbivores, with a reduction in the activity of herbivores and pathogens in the dry season. Thus, the release of new leaves in the dry season would be an escape strategy for herbivores and pathogens. Given this, and also as these hypotheses have not yet been tested, the present study had as a guideline to answer the following question: new leaves are emitted as an attempt to escape from herbivory, or to better take advantage of resources, such as photosynthetically active radiation (PAR) and water, in a terra firme forest in the Central Amazon? The study was conducted at the Amazon Tall Tower Observatory (ATTO) project site. A model to estimate leaf mass and area was developed and validated, which allowed evaluating the herbivory action. Subsequently, the relationships between seasonal leaf development with water availability and PAR were studied. As main results, consistent models were created and validated that allow the determination of mass consumed by herbivory, it was found that the forest does not escape herbivory, since in the period of greater leaf release there is also greater herbivory activities, twice as much. of those verified in the rainy season. No morphoanatomical changes were detected that could support the water or PAR hypotheses. It was not possible to sustain that the massive release of leaves in the dry period is correlated with the hydrous, PAR or ecological hypotheses.

Keywords: Phenology, leaf anatomy, leaf morphology

SUMÁRIO

	Pg
RESUMO	vii
ABSTRACT	viii
SUMÁRIO.....	ix
LISTA DE TABELAS	xi
LISTA DE FIGURAS	xii
1. INTRODUÇÃO.....	1
2. OBJETIVO	5
2.1 Objetivo Geral.....	5
2.2 Objetivos Específicos.....	5
CAPÍTULO I. ESTIMATIVAS DE ÁREA E MASSA FOLIAR CONSUMIDAS PELA HERBIVORIA NA COPA DE ESPÉCIES DA AMAZÔNIA	6
INTRODUÇÃO	7
METODOLOGIA	9
Local de estudo	9
Características avaliadas	9
Teoria do modelo	10
Validação do modelo e estatística	12
RESULTADOS E DISCUSSÃO	13
CONCLUSÃO	19
REFERÊNCIAS	19
CAPÍTULO II. LANÇAMENTO MACIÇO DE FOLHAS NOVAS NA AMAZÔNIA CENTRAL E ATIVIDADE DE HERBIVOIA	23
INTRODUÇÃO	24
MATERIAL E MÉTODOS	26
Área de estudo e climatologia	26
Obtenção de dados meteorológicos.....	26
Relevo	29
Vegetação.....	29
Seleção das árvores	29

Avaliações biofísicas.....	30
Descrição do modelo para estimativa de massa e área herbivorada.....	31
Análise dos dados.....	32
RESULTADOS E DISCUSSÃO	33
CONCLUSÃO	38
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	38
CAPÍTULO III. LANÇAMENTO MACIÇO DE FOLHAS NOVAS NOS DOIS PERÍODOS SAZONAIS E ASPECTOS DAS CARACTERÍSTICAS FOLIARES NOVAS DO DOSSEL NA AMAZÔNIA CENTRAL	43
RESUMO	43
INTRODUÇÃO	44
MATERIAL E MÉTODOS	46
Área de estudo.....	46
Seleção das árvores	47
Anatomia quantitativa	48
Aspectos morfológicos foliares	49
Dados meteorológicos	50
Análise dos dados.....	51
RESULTADOS E DISCUSSÃO	51
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	58
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	59
3. CONSIDERAÇÕES FINAIS	71
4. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	72
5. ANEXOS	76

LISTA DE TABELAS

Pg

CAPÍTULO II. LANÇAMENTO MACIÇO DE FOLHAS NOVAS NA AMAZÔNIA CENTRAL E ATIVIDADE DE HERBIVOIA

Tabela 1. Proporções e valores totais de folhas lançadas em cada período sazonal, e; razão: seca e chuvoso; e valores de p são referentes às comparações das época sazonais..... 32

Tabela 2. Massa e área foliar: total ideal e consumida pelos herbívoros; e proporção de FN: total, intactas e com dano pela herbivoria, das mesmas árvores (21 árvores) que fizeram lançamento de FN nos dois períodos sazonais 34

CAPÍTULO III. LANÇAMENTO MACIÇO DE FOLHAS NOS DOIS PERÍODOS SAZONAIS E ASPECTOS CARACTERÍSTICAS FOLIARES DO DOSSEL NA AMAZÔNIA CENTRAL

Tabela 1. Valores médios e os desvios padrões em folhas emitidas no período de chuva e seca e p é o valor da probabilidade estatística para as amostras dos dois períodos sazonais; para razão diâmetro equatorial por diâmetro polar da abertura estomática (dE/dP), densidade estomática (DE), densidade de células epidérmicas ordinárias (DCEO), índice estomático (IE) e área estomática (AE) 50

Tabela 2. Valores médios e os desvios padrões em folhas emitidas no período de chuva e seca e p é o valor da probabilidade estatística para as amostras dos dois períodos sazonais; para massa foliar por área (LMA), densidade foliar (DF), espessura foliar (EF) e teor de água (TA)..... 51

LISTA DE FIGURAS

	Pg
CAPÍTULO I. ESTIMATIVAS DE ÁREA E MASSA FOLIAR CONSUMIDAS PELA HERBIVORIA NA COPA DE ESPÉCIES DA AMAZÔNIA	
Figura 1. Regressão linear entre valores massa seca (DM) reais (real) e estimados (est) (a, b, c, d, e, f) para os números totais de folhas do galho (IdL) (a, b), folhas do galho que não foram danificadas permanecendo intactas (InL) (c, d) e as partes retiradas das folhas dos galhos para simular consumo (CoL) (e, f), em <i>Swietenia macrophylla</i> (a, c, e) e <i>Hevea brasiliensis</i> (b, d, f)	14
Figura 2. Regressão linear entre valores área foliar (LA), dados reais (real) e estimados (est) (a, b, c, d, e, f) para os números totais de folhas do galho (IdL) (a, b), folhas do galho que não foram danificadas permanecendo intactas (InL) (c, d) e as partes retiradas das folhas dos galhos para simular consumo (CoL) (e, f), em <i>Swietenia macrophylla</i> (a, c, e) e <i>Hevea brasiliensis</i> (b, d, f)	16
CAPÍTULO II. LANÇAMENTO MACIÇO DE FOLHAS NOVAS NA AMAZÔNIA CENTRAL E ATIVIDADE DE HERBIVOIA	
Figura 1. Distribuição dos valores dos parâmetros meteorológicos no período de coleta. A parte em tom azul refere-se ao período chuvoso enquanto a em branco a época que menos chove do ano. As setas em vermelho indicam a época das coletas. Em A valores médios de temperaturas máxima (---T Máx), média (— T Méd) e mínima (— -T Mín) expressas °C, no eixo y principal e radiação fotossinteticamente ativa (■ PAR) expressa em $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, no secundário; B apresenta valores para precipitação (■ Prec) e evapotranspiração (— - ETo), ambos em mm.mês^{-1} , no eixo y principal, enquanto o secundário apresenta valores de para umidade relativa do ar (— UR), expressa em porcentagem (%)	26
Figura 2. Massa e área foliar: total, ideal e consumida pela herbivoria	31
CAPÍTULO III. LANÇAMENTO MACIÇO DE FOLHAS NOS DOIS PERÍODOS SAZONAIS E ASPECTOS CARACTERÍSTICAS FOLIARES DO DOSSEL NA AMAZÔNIA CENTRAL	
Figura 1. Localização do sítio experimental do projeto ATTO	44
Figura 2. Distribuição dos valores dos parâmetros meteorológicos no período de coleta. A parte em tom azul refere-se ao período chuvoso enquanto a em branco a época que menos chove do ano. As setas em vermelho indicam a época das coletas. Em A valores médios de radiação fotossinteticamente ativa (■ PAR) expressa em $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, no eixo y principal e temperaturas máxima (---T Máx), média (— T Méd) e mínima (— -T Mín) expressas °C, no secundário; B apresenta valores para precipitação (■ Prec) e evapotranspiração (— ETo), ambos em mm.mês^{-1} , no eixo y principal, enquanto no secundário apresenta valores de água no solo a profundidade em	

centímetros de 10 (— —H₂O S10) e 60 (--- -H₂O S60), expressos em m³.m⁻³; enquanto C apresenta no eixo y principal valores para umidade relativa do ar (— UR) expressa em porcentagem (%) e no eixo y secundário déficit de pressão de vapor do ar (· · - DPV) expresso em quilo Pascal (kPa).

1. INTRODUÇÃO

A floresta amazônica é considerada uma das maiores e mais importantes florestas tropicais do mundo (Richards, 1996; Whitmore, 1998), com estimativas de aproximadamente 16.000 espécies e cerca de 390 bilhões de árvores (Steege et al., 2013), com estoque em biomassa acima do solo estimada em 120 PgC (Pan et al., 2013). Do total de carbono (C) fixado pela fotossíntese no globo, aproximadamente 14% é feito por esta floresta (Zhao e Running, 2010), além disso representa 17% do acúmulo de Carbono da vegetação terrestre (Cao e Woodward, 1998; Feldpausch, 2012). A floresta amazônica desempenha significativa influência sob o clima, não somente regional, mas também global, sobretudo ao que tange à precipitação (Gedney e Valdes, 2000; Werth e Avissar, 2002; IPCC, 2007). Ademais, é impulsionada por grande mosaico de variações nos regimes hídricos e na disponibilidade de luz (Turner, 2001), que quando somados à ocorrência predominante de solos ácido e a existência de um gradiente de fertilidade (Quesada et al., 2010, 2011) pode moldar a produtividade da Floresta.

Estudos observacionais de medidas de fluxo de gás carbônico entre a floresta amazônica e a atmosfera na região equatorial, até a latitude de aproximadamente 5° Sul, em que a floresta não é exposta a condições de estresse hídrico ao longo do ano, têm evidenciado um aumento das taxas de fotossíntese - produtividade primária bruta (PPB) - durante a estação mais seca em comparação com os meses mais chuvosos do ano (Huete et al. 2006; Restrepo-Coupe et al., 2013; Lopes et al., 2016). Um aumento do verdor (*green-up*) da floresta durante a estação mais seca também foi verificado em análises da sazonalidade da fenologia da floresta Amazônica por meio de imagens do satélite Terra, com o uso do índice de vegetação EVI (do inglês Enhanced Vegetation Index) do sensor MODIS (Huete et al., 2006).

Ainda, numa comparação interanual, foi reportado expressivo aumento do *green-up* da floresta em 2005, quando uma grande seca atingiu a região sudoeste da Amazônia (Saleska et al., 2007). Embora esses resultados tenham sido contestados com argumentos de correção atmosférica inadequada de nuvens e aerossóis na determinação do EVI do MODIS (Samantha et al., 2010), ou por influência da mudança do ângulo zenital ao longo da estação (Galvão et al., 2011) ou, ainda, por variação da refletância da floresta à radiação infravermelha ao longo da estação (Morton et al., 2014), observações com câmeras das copas das árvores feitas em torres na região de Santarém (Pará) e Manaus (Amazonas) detectaram expressiva queda e surgimento de folhas no final da estação chuvosa e o pleno desenvolvimento das folhas novas

até meados do período da estação seca (Wu et al., 2016; Lopes et al., 2016), corroborando com o aumento do verdor reportado por Huete e colaboradores.

O aumento do verdor da floresta durante a estação seca reportado por Saleska et al. (2007), e mais tarde contestado em outros trabalhos (Samantha et al., 2010; Galvão et al., 2011; Morton et al., 2014), despertou a curiosidade da comunidade científica. Diante deste contexto, vários trabalhos foram e vêm sendo desenvolvidos em florestas na Amazônia nos últimos anos. Esses estudos têm abordagens em diferentes escalas espacial e temporal, como estudos com câmeras fotográficas instaladas em torres, imagens de sensores orbitais e observações em nível foliar no interior da floresta. Nelson et al. (2014) reportaram que 60% das copas emitiram, maciçamente, folhas novas a cada ano e com um *flush* foliar (lançamento de folhas novas) nos cinco meses mais secos sendo quatro vezes maior do que nos cinco meses mais chuvosos do ano.

O aumento da perda de folhas durante a estação seca é mais do que compensado pelo aumento simultâneo na produção de folhas novas. Essa dinâmica gera aumentos líquidos no índice de área foliar (IAF), levando a um aumento de 10% na quantidade de folhas no dossel da floresta. Isto altera significativamente a composição etária dessas copas, passando de folhas mais velhas para folhas mais jovens, que apresentam uma eficiência fotossintética média maior do que as folhas mais velhas (Wu et al., 2016).

As folhas novas, lançadas logo no início da estação seca amadurecem e atingem sua capacidade fotossintética (CF) máxima (Jurik et al., 1979; Kitajima et al., 1997, 2002; Albert et al., 2018) coincidindo com o período em que a radiação solar atinge seu pico (Brando et al., 2010), o que conduz a um aumento da PPB. Uma vez que se tem maior CF e o recurso para realizar a fotossíntese está disponível, então tem-se as condições ótimas para o aumento de PPB, já que a PPB em florestas na Amazônia Central não é limitada pelo déficit hídrico (Restrepo-Coupe et al., 2013).

Portanto, a sazonalidade da CF seria devida a interação de dois fenômenos: I) em nível foliar, com um decaimento da CF devido ao envelhecimento da folha (Freeland, 1952; Kitajima et al., 1997; Albert et al., 2018); e II) em nível de dossel, onde há uma mudança na estrutura etária das folhas que compõem o dossel, com uma renovação foliar (*turnover*) mais acentuada durante a estação seca (Wu et al. 2016).

Monitoramentos das copas das árvores realizados a partir do solo, em duas florestas de terra firme na Amazônia Brasileira, mostraram maior renovação foliar na época menos chuvosa em comparação aos meses mais chuvosos (Alencar et al. 1979; Alencar 1991; e Brando et al.

2010). Estudando 27 espécies e um total de 81 árvores, Alencar et al. (1979) e Alencar (1991) descrevem padrões de fenologia foliar pelo monitoramento mensal das plantas durante doze anos na Reserva Florestal Ducke, e verificaram que 70% das espécies tiveram maior lançamento de folhas novas nos meses mais secos, 30% eram semidecíduas e 10% foram totalmente decíduas. Brando et al. (2010) monitoraram por cinco anos, com um acompanhamento quinzenal, o planalto da Floresta Nacional do Tapajós, observando 480 indivíduos arbóreos, descobriram que 60% das emissões de folhas novas ocorrem a qualquer momento durante o período seco, enquanto apenas 20% fazem a renovação foliar no período chuvoso. Apesar do pico de renovação foliar sempre ocorrer nos meses mais secos, o momento preciso do pico de renovação foliar da comunidade arbórea variou dentro da estação seca (julho-dezembro).

As causas da sincronização do *flush* foliar na estação seca são desconhecidas. A identificação e o entendimento dessas causas são de suma importância para entender o funcionamento dos mecanismos que determinam a sazonalidade da produtividade primária bruta na Amazônia central. Ademais, a compreensão desses mecanismos possibilitaria prever mudanças no balanço de carbono frente às mudanças climáticas globais. Outro importante avanço na compreensão desse tema está associado à sensibilidade de ciclos fenológicos às mudanças climáticas, pois a fenologia tem sido usada como um indicador da sensibilidade dos ecossistemas às mudanças climáticas globais (Albert et al., 2018; Lopes et al., 2016; Wu et al., 2016).

Diante deste contexto, o trabalho teve como questionamento: folhas novas são emitidas em função de uma tentativa de fuga da herbivoria, ou para melhor aproveitar recursos, como disponibilidade de radiação fotossinteticamente ativa e água, em uma floresta de terra firme na Amazônia Central? Para responder a este questionamento aqui levantado, foi realizado um estudo comparativo em árvores que lançaram folhas novas nos períodos menos chuvoso e árvores que fizeram lançamento de folhas novas na época mais chuvosa. Essas árvores que apresentaram dois padrões de lançamento foliar, lançamento de folhas no período seco e chuvoso, são modelos biológicos excelentes para testar as diferenças e supostas vantagens do lançamento de folhas na estação seca.

Neste estudo, as árvores que fizeram lançamentos de folhas novas foram analisadas por: (I) observação de imagens diárias de câmeras que monitoram o dossel superior da floresta; (II) do alto de uma torre de estação meteorológica que mede 80 m de altura, com auxílio de binóculos, e pela (III) coleta de galhos das partes mais altas da copa. Foram realizadas duas

campanhas no período mais seco e duas no período mais chuvoso. Em cada período, foram coletados três galhos de cada árvore selecionada com folhas novas (FN).

Como uma tentativa de explicar o lançamento maciço de folhas novas nos meses mais secos em comparação aos meses mais chuvosos, Lopes et al. (2016) sugeriram que seria uma estratégia da planta como fuga da herbivoria, ou seria relacionado a luminosidade ou ainda à disponibilidade hídrica. Dessa forma, buscando esclarecer a questão do lançamento sincronizado de folhas acentuado na época seca, este estudo investigou três hipóteses: (I) Hipótese hídrica - Folhas lançadas no início da estação seca apresentam características anatômicas que permitem melhor desempenho frente à condição de estresse hídrico. Além disso, folhas lançadas no início da estação seca apresentam melhor eficiência no controle estomático; (II) Hipótese PAR (Hipótese da disponibilidade de radiação) - As folhas lançadas no início e durante a estação seca - período que coincide com maior disponibilidade de luminosidade PAR - atingem sua CF máxima com o amadurecimento das folhas coincidindo com o pico de PAR. Estas folhas ajustam-se anatomicamente e morfolologicamente para terem maior poder de absorção e processamento da PAR; e (III) Hipótese ecológica (fuga de herbivoria) - o *flush* foliar durante a estação seca está relacionado a uma estratégia evolutiva das plantas para fugir do ataque de herbívoros. Este lançamento foliar intenso na época seca coincidiria com a época onde se tem menos herbívoros, aumentando as chances de sobrevivência e consequente amadurecimento das folhas.

Como uma tentativa de explicar a causa do lançamento maciço de folhas novas na época de menor precipitação, testando as hipóteses levantadas, este trabalho foi dividido em três artigos, apresentados em capítulos (I, II e III). No capítulo I, como uma forma de avaliar as folhas, foi desenvolvido e validado um modelo para estimar a massa e a área foliar consumida pela ação de herbivoria (Estimativas de área e massa foliar consumidas pela herbivoria na copa de espécies da Amazônia). O capítulo II, visou determinar a atividade da herbivoria e sua relação com o lançamento de folhas novas no dossel da floresta nos dois períodos sazonais (Lançamento maciço de folhas novas na Amazônia Central e atividade da herbivoria). E o capítulo III foi direcionada para o entendimento das relações entre o desenvolvimento foliar sazonal com a disponibilidade de água e radiação fotossinteticamente ativa (lançamento maciço de folhas nos dois períodos sazonais e aspectos características foliares do dossel na Amazônia Central).

2. OBJETIVO

2.1 Objetivo Geral

Avaliar motivos que possibilitam as plantas a produzirem folhas novas em maior quantidade durante a estação menos chuvosa em uma floresta de platô na Amazônia Central.

2.2 Objetivos Específicos

- Criar e validar um modelo que permita determinar a massa e a área foliar consumida por insetos herbívoros no dossel superior da floresta Amazônica;
- Verificar características foliares nos indivíduos que fazem lançamento de folhas tanto no período menos, como no chuvoso;
- Determinar a massa e área de folhas herbivoradas por herbívoros folívoros em cada período sazonal.
- Avaliar as características anatômicas e morfológicas de folhas que tem sua brotação no período seco e chuvoso;
- Caracterizar meteorologicamente o sítio de coleta no período em que o trabalho foi desenvolvido; e
- Relacionar características morfoanatômicas com as características climáticas do local de estudo;

CAPÍTULO I. ESTIMATIVAS DE ÁREA E MASSA FOLIAR CONSUMIDAS PELA HERBIVORIA NA COPA DE ESPÉCIES DA AMAZÔNIA

ESTIMATES OF LEAF AREA AND MASS CONSUMED BY HERBIVORY IN CANOPY AMAZON SPECIES

RESUMO: Modelos que predizem o consumo de massa e área foliar devido a ação da herbivoria no dossel da floresta tropical são importantes, pois este é um dos fatores que pode afetar a produtividade de uma floresta. Todavia, esses modelos não foram desenvolvidos. Assim, este estudo teve como objetivo, desenvolver e validar um modelo que estima a massa e área foliar consumida pela herbivoria em copas de árvores, utilizando-se de espécies florestais do dossel superior de florestas que ocorrem na Amazônia; um modelo matemático que tem como base as médias amostradas de folhas. Foram utilizados 75 galhos para cada uma das duas espécies estudadas, *Swietenia macrofila* e *Hevea brasiliensis*. Os quais foram contabilizadas todas as folhas intactas (N), foram separadas cinco folhas para determinar os valores médios de massa e área foliar, que foram usados como estimador médio (\bar{X}), a partir das equações desenvolvidas, foram determinados massa seca e área foliar ideais (DM IdL e LA IdL, respectivamente) estimadas e determinando entre estes valores, e diferença entre os parâmetros após a simulação da herbivoria, sendo a massa seca ou área foliar total (DM_{tot} e LA_{tot}, respectivamente), é encontrado o valor de massa seca e área foliar consumida (DM CoL e LA CoL, respectivamente). Os valores reais e estimados foram comparados por análise de variância e diferença mínima significativa de Fisher (LSD, $p < 0,05$) para cada parâmetro de massa e área foliar, afim de verificar se ocorria diferença significativa entre os valores reais e os estimados. Posteriormente, e quando detectado diferença entre: reais e estimados, e afim de validação dos modelos, fez-se correlação de Pearson (R), regressão linear (R^2 e F) por meio do software estatístico SAS 9.0 (SAS Institute, Cary NC) e o Teste de Durbin-Watson (Teste D), e para os gráficos, Kaleida Graph 3.5. Os resultados mostram que o \bar{X} gerou de massa e área foliar estimadas (DM e LA, respectivamente) semelhantes àqueles verificados para massa seca e área foliar determinados para os galhos avaliados sem os danos e também com a simulação real de herbivoria. Observando os valores do coeficiente de determinação R^2 para todos os parâmetros, verifica-se que todos estiveram acima de 0,79, com coeficiente angular muito próximo de 1, indicando a similaridade entre população tanto para massa quanto para área foliar real e estimada. A utilização das médias de subamostras de folhas intactas e a contagem do número de folhas intactas e herbivoradas totais geraram valores consistentes de proporção de folha herbivorada para as duas espécies estudadas. Os valores de massa foliar descreveram melhor a herbivoria, além de ser uma medida mais simples de ser tomada em condições de campo quando a quantidade de folhas for muito grande. O modelo pode ser utilizado para estimativas de massa e área foliar consumida por herbivoria no dossel superior de florestas.

Palavras-chave: folivoria, modelo estatístico, consumo foliar.

ABSTRACT: Models that predict leaf mass and area consumption due to herbivory action in the tropical forest canopy are important, as this is one of the factors that can affect the productivity of a forest. However, these models were not developed. Thus, this study aimed to develop and validate a model that estimates the mass and leaf area consumed by herbivory in treetops, using forest species from the upper canopy of forests that occur in the Amazon; a mathematical model that is based on the averages sampled from leaves. Seventy-five branches were used for each of the two species studied, *Swietenia macrofila* and *Hevea brasiliensis*. In

which all intact leaves (N) were counted, five leaves were separated to determine the average values of leaf mass and area, which were used as an average estimator (\bar{X}), from the developed equations, dry mass and area were determined ideal leaves (DM IdL and LA IdL, respectively) estimated and determining between these values, and the difference between the parameters after the herbivory simulation, being the dry mass or total leaf area (DM_{tot} and LA_{tot}, respectively), the value of dry mass and consumed leaf area (DM CoL and LA CoL, respectively). Actual and estimated values were compared by analysis of variance and Fisher's minimum significant difference (LSD, $p < 0.05$) for each leaf mass and area parameter, in order to verify if there was a significant difference between the real and estimated values. Subsequently, and when a difference between: real and estimated, and in order to validate the models, Pearson correlation (R), linear regression (R² and F) was performed using the SAS 9.0 statistical software (SAS Institute, Cary NC) and the Durbin-Watson Test (Test D), and for graphs, Kaleida Graph 3.5. The results show that \bar{X} generated estimated leaf mass and area (DM and LA, respectively) similar to those verified for dry mass and leaf area determined for the evaluated branches without damage and also with the real herbivory simulation. Observing the values of the coefficient of determination R² for all parameters, it is verified that all were above 0.79, with an angular coefficient very close to 1, indicating the similarity between the population both for mass and for real and estimated leaf area. The use of the averages of subsamples of intact leaves and the counting of the number of intact leaves and total herbivores generated consistent values of proportion of herbivorous leaves for the two species studied. Leaf mass values best described herbivory, in addition to being a simpler measure to be taken under field conditions when the number of leaves is very large. The model can be used to estimate mass and leaf area consumed by herbivory in the upper canopy of forests.

Keywords: leaf herbivory, statistic model, leaf consumption.

INTRODUÇÃO

A produtividade primária está intimamente relacionada com a maquinaria fotossintética e fatores ambientais que determinam a redução do carbono em carboidratos para o crescimento ou manutenção, quando não há produção de fotoassimilados (Pimentel, 1998). Desta forma, em última análise, a massa e área foliar dos vegetais, geram indicativos da capacidade produtiva destes e está intimamente ligada ao crescimento e desenvolvimento dos vegetais em todos seus estádios fenológicos (Jadoski *et al.*, 2012; Busato *et al.*, 2010). Para se ter uma ideia, o consumo de folhas por insetos folívoros em ecossistemas naturais pode causar uma perda de 10 a 56% da biomassa foliar (Coley *et al.*, 1985; Strauss; Agrawal, 1999; Kozlov *et al.*, 2015), e este consumo, anualmente, representa cerca de 30% da área foliar removida (Lamarre *et al.*, 2012; Kozlov; Zvereva, 2017).

A herbivoria tem sido descrita como um fator biótico crítico para as plantas, sobretudo em fase juvenil (Forrister et al., 2019; Martins et al.2020), uma vez que, as folhas podem ser consumidas, em partes ou completamente, pela herbivoria durante o crescimento destas. Estudos que avaliem a atividade da herbivoria em dossel superior de florestas e ainda com grandes amostragens são raros. Uma das maiores dificuldades está no fato do acesso aos locais de estudo, às copas das árvores, e por conseguinte, à obtenção de dados com representatividade, para que se tenha consistência nos resultados, seja em nível local ou em nível de comunidade ou ecossistema. Fatores ainda como metodologia de coleta utilizada podem estar contribuindo para as diferenças de atividade da herbivoria observadas entre estudos (Andrew et al., 2012, Cardenas et al., 2014).

A criação de modelos matemáticos baseados em parâmetros estatísticos que descrevem a população, ajustadas com base em distribuições lineares e parâmetros simples de coleta, pode gerar estimativas confiáveis da área foliar de forma não destrutiva e mais simplificada, podendo ser geradas por espécie e utilizando as características do limbo foliar, sendo calibradas e validadas com base na própria lâmina foliar (Schmidt et al., 2016a; Schmidt et al., 2016b; Carvalho *et al.*, 2017; Schmidt *et al.*, 2017; Oliveira *et al.*, 2019a; Pinheiro *et al.*, 2019; Schmidt *et al.*, 2019).

Considerando a utilização de integradores de área foliar para realização das estimativas, tais equipamentos possuem desvantagens ao uso de modelos, pois para quantidades muito grandes de folhas, seria necessário muito tempo para determinação de área e danos causados por herbivoria, além de requerer sistemáticas coletas, uma vez que os equipamentos necessitam das folhas túrgidas para maior precisão, além disso, em alguns casos esta técnica se torna impraticável devido ao volume de folhas a serem analisadas e os locais de coleta estarem inacessíveis (Santos *et al.*, 2014). Ademais, o deslocamento para o campo, de equipamentos que determinaram áreas e massa foliar não é trivial, uma vez que os locais muitas vezes são de difícil acesso, e nem sempre há nestes locais de campo estrutura adequada para o funcionamento e manuseio deste. Em florestas como a tropicais úmidas, por ser ambiente de alta umidade, muitas vezes os equipamentos, por não haver local adequado ao longo dos dias em campo, podem ser danificadas pela alta umidade, como ocorre com computadores e lentes de determinadores de área foliares.

A validação do modelo desenvolvido neste trabalho, deu-se em duas espécies florestais arbóreas que ocorrem na Amazônia Central: (I) *Swietenia macrophylla*, pertencente à família Meliaceae, também conhecida como mogno, é uma espécie anemocórica (Dionisio et al.2017;

Tucci *et al.*, 2009), arbórea semidecídua ou decídua comumente encontrada nas florestas de terra firme da Amazônia brasileira (Tucci *et al.*, 2009), destaca-se pelo seu potencial econômico, boa trabalhabilidade, apresentando madeira resistente com grande valorização internacional (Grogan *et al.*, 2002); estando entre as espécies mais exploradas no Brasil (Silva *et al.* 2013); (II) *Hevea brasiliensis* (Willd. ex ADR. de Juss.), árvore nativa da Amazônia, conhecida como seringueira (Moreno *et al.* 2003), pode apresentar altura superior a 40 m. Espécie bastante domesticada em razão de ser uma das maiores fontes produtoras de borracha vegetal, com uma ampla gama de aplicações industriais, tais como pneumáticos, que consomem quase 75% da produção mundial de materiais cirúrgicos, adesivos e calçados (Moreno *et al.* 2003). Por essa razão, foi introduzida em vários estados brasileiros (Bellini, *et al.* 2005; Bicalho *et al.* 2008; Moreno *et al.* 2003; Gonçalves *et al.* 1990).

Estudos ecológicos que visem quantificar os danos causados por herbívoros folívoros no dossel de árvores ainda são escassos. Assim, métodos que simplifiquem a determinação de massa consumida pela folivoria, podem auxiliar na compreensão dos efeitos da herbivoria sobre a floresta. Desta forma, o estudo teve como objetivo desenvolver e validar um modelo que descreva a massa e área foliar estimada consumida pela herbivoria em copas de árvores, utilizando duas espécies florestais.

METODOLOGIA

Local de estudo

O Estudo foi conduzido em uma área de floresta plantada na Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz da Universidade de São Paulo (ESALQ/USP), Piracicaba, SP (22°43'14''S a 22°42' 01''S , 47°38'46''W a 47°36'49'' W , altitude média de 546 m), clima Cwa, segundo classificação de Köppen e, pluviosidade média de 1200 mm anuais (Setzer, 1946), o campus é composto por diversos ambientes num total de 821 ha, e destes 35 ha é de reflorestamento e 67 ha de remanescentes florestais (Sparovek 1993).

Características avaliadas

A validação do modelo deu-se para duas espécies florestais: Mogno (*Swietenia macrophylla*), e Seringueira (*Hevea brasiliensis* Willd. ex ADR. de Juss.), cultivadas em um plantio florestal no Campus da ESALQ. Para validação do modelo foram coletados 75 galhos,

de 1 metro de comprimento, da parte superior das copas de árvores de um plantio florestal em Piracicaba, SP. Em cada galho, foram contabilizadas e separadas todas as folhas novas intactas de ambas as espécies para o desenvolvimento do modelo, determinando-se o número de folhas por galho n , a área foliar (LA) ainda fresca e a massa seca (DM) das folhas. O conjunto de todas as folhas intactas de um galho foram chamados de IdL e com isso foi determinado os valores de DM e AF ideal real (DM IdL real e AF IdL real, respectivamente).

Os valores dos parâmetros avaliados foram determinados em laboratório para DM IdL real e LA real em cada galho e para cada folha inteira. Foram quantificados utilizando uma balança de precisão analítica PM4800 (Mettler-Toledo, inc.), sendo que a área foliar foi determinada por meio de imagens digitalizadas em scanner de mesa, na resolução de 100 dpi e salvas como imagem monocromática tipo bitmap, com uso do software DDA (Ferreira et al., 2017), a área foliar foi determinada enquanto a folha estava fresca e turgida, enquanto a massa seca foi determinada após as folhas passarem por estufa a 70°C até atingirem massa constante.

Teoria do modelo

Este modelo foi construído para quantificar como a herbivoria afeta os parâmetros de massa seca (DM), bem como a área foliar (LA) de galhos atacados por invertebrados herbívoros, na tentativa de quantificar o dano deste ataque nas folhas.

Considerando o conjunto de todas as folhas novas de um galho, que não tenham sofrido a ação de herbivoria, ou seja, sem nenhuma parte da folha removida, então pode considerar que o galho tem folhas ideais (IdL). Para descrever o efeito da herbivoria sobre as folhas, é preciso entender que parte das folhas do galho são subtraídas pelo consumo do limbo devido a ação da herbivoria, fazendo com que os galhos tenham folhas intactas (InL) e danificadas (DaL), menos as partes das folhas consumidas (CoL) por herbívoros (Kozlov et al. 2015). Assim, os parâmetros totais de IdL para um galho podem ser descritos como o somatório de InL, DaL, mais a CoL, sendo CoL, um número que representa a parte removida da folha pela ação da herbivoria de invertebrados, conforme a equação (Eq.) 1.

$$\text{Eq. 1} \quad \text{IdL} = \text{InL} + \text{DaL} + \text{CoL}$$

A determinação de CoL tomando a Equação 1, pode ser descrita conforme Eq. 2:

$$\text{Eq. 2.} \quad \text{CoL} = \text{IdL} - (\text{InL} + \text{DaL})$$

A partir da Equação 2 torna-se necessário encontrar a estimativa para IdL, porém por determinações diretas só é possível obter os valores de InL e DaL. Em um galho que sofre ação de herbivoria, a massa seca ou área foliar total (DM_{tot} ou LA_{tot} , respectivamente) são os valores obtidos a partir da soma das folhas intactas e danificadas ($\text{InL} + \text{DaL}$) presentes no galho, conforme as Eqs 3a para massa seca e 3b para área foliar:

$$\text{Eq. 3a} \quad \text{DM}_{\text{tot}} = \text{DM} (\text{InL} + \text{DaL})$$

$$\text{Eq. 3b} \quad \text{LA}_{\text{tot}} = \text{LA} (\text{InL} + \text{DaL})$$

Substituindo-se os valores da soma das folhas intactas e danificadas ($\text{InL} + \text{DaL}$) da Eqs. 3a e 3b em Eq. 2, o valor de massa ou área foliar consumidas pode ser descritas pelas equação 4a e 4b, respectivamente:

$$\text{Eq. 4a} \quad \text{DM CoL} = \text{DM IdL} - \text{DM}_{\text{tot}}$$

$$\text{Eq. 4b} \quad \text{LA CoL} = \text{LA IdL} - \text{LA}_{\text{tot}}$$

A determinação da estimativa de IdL foi desenvolvida utilizando o conceito de média amostral (\bar{X}), que representa a média populacional (μ). Assim, uma amostragem aleatória gera \bar{X} , então ter-se-á que esta é semelhante a μ , quando se embutem os erros da coleta amostral, conforme equação 5.

$$\text{Eq. 5} \quad \mu \cong \bar{X} \text{ portanto } \mu = \bar{X} + \hat{\varepsilon}$$

Onde $\hat{\varepsilon}$ é o erro amostral.

Como as médias podem ser determinadas pela razão entre o somatório dos valores amostrados (N) e o número das amostras (n), então é possível descrever a média de acordo com a Eq. 6:

$$\text{Eq. 6} \quad \bar{X} = (\sum N) \cdot n^{-1}$$

Onde, n é o número de folhas que compõem a amostra; e N os valores amostrados para os parâmetros observados em cada uma amostra.

Considerando que é possível saber o número total de folhas de um dado galho, e que InL representa uma amostra de IdL. Então, calculando a média para os parâmetros nas InL e conhecendo o número total de folhas do galho, pode-se chegar a estimativa de IdL, de acordo com a equação 7:

$$\text{Eq. 7} \quad \bar{X}.n = \text{IdL}$$

Assim, para encontrar os valores consumidos por ação da herbivoria em cada galho para os parâmetros de massa e área foliar, basta substituir o valor de IdL da Eq. 7 em 4, obtendo-se a equação 8a e 8b que descreve a quantidade herbivorada tanto para massa quanto para área foliar (DM CoL e AF CoL, respectivamente):

$$\text{Eq. 8a} \quad \text{DM CoL} \cong \bar{X}_{\text{DM}}n - \text{DM}_{\text{tot}}$$

$$\text{Eq. 8b} \quad \text{LA CoL} \cong \bar{X}_{\text{LA}}n - \text{LA}_{\text{tot}}$$

Validação do modelo e estatística

Para validar o modelo, foram coletados galhos de 1 metro de comprimento, foram consideradas para estes estudos apenas as folhas sem danos. De cada um destes galhos, uma quantidade aleatória de folhas foi utilizada para simular o efeito da herbivoria. Das folhas que permaneceram intactas, determinou-se a massa seca (DM InL real) e a área foliar (LA InL real) separadamente. As que foram destinadas à simulação de herbivoria foram cortadas e quantificou-se massa seca e área restante das folhas (DM DaL real e LA Dal real), a porção que ficaria no ramo e da parte do limbo que representa a porção subtraída da folha (DM CoL real e LA CoL real), separadamente.

Aplicou-se o modelo considerando o número de folhas totais (N), intactas e consumidas. Para cada galho foram retiradas 5 folhas, aleatoriamente, para compor o estimador (\bar{X}) representado pela média das 5 folhas. Usando as equações 4a e 4b, determinou-se massa seca e a área foliar para o galho com as folhas ideais (DM IdL est e LA IdL est). Considerando os números de folhas que permaneceram intactas, ou seja, que não foram utilizadas para simular a herbivoria, e usando as mesmas equações (equação 4a e 4b) pôde-se chegar aos valores

estimados para o grupo de folhas intactas (DM InL est e LA InL est, respectivamente), o que foi feito para testar se o modelo tem boa precisão para um maior ou menor número de folhas.

A parte consumida estimada (DM CoL est e LA CoL est) foi calculada pelas equações 8a e 8b, considerando os valores dos parâmetros ideais estimados, subtraindo-se dos valores reais determinados em laboratório DM_{tot} e LA_{tot} das folhas intactas e danificadas, InL real e DaL real respectivamente.

Após este procedimento, os períodos sazonais foram comparados por análise de variância e diferença mínima significativa de Fisher (LSD, $p < 0,05$) para cada parâmetro de massa e área foliar, afim de verificar se ocorria diferença significativa entre os períodos sazonais. Posteriormente, e quando detectado diferença entre os períodos sazonais, e afim de validação dos modelos, fez-se correlação de Pearson (r), regressão linear (R^2 e F) por meio do software estatístico SASe 9.0 (SAS Institute, Cary NC) e o Teste de Durbin-Watson (Teste D), tabela em anexo I, e para os gráficos, Kaleida Graph 3.5.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Os resultados encontrados neste trabalho mostram que a utilização das médias e a simples contagem do número de folhas completamente expandidas no mesmo estágio de desenvolvimento, podem gerar valores estatisticamente semelhantes entre os determinados com o modelo apresentado, quanto aos valores determinados *in loco*, por quantificação de cada indivíduo ($p < 0,001$), como pode ser verificado na figura 1a-f. Assim, o estimador criado com a média das folhas que não sofreram danos, gera valores de massa e área foliar ideais estimados (**DM IdL est e LA IdL est**) semelhantes aos reais. Para as porções de folhas que foram consumidas (**CoL**), houve uma amplitude maior do desvio, mas ainda assim o grupo estimado é igual ao real estatisticamente ($p < 0,001$) para as duas espécies (figura 1a-f), indicando que o modelo descreve com boa confiabilidade o consumo de folhas pela herbivoria.

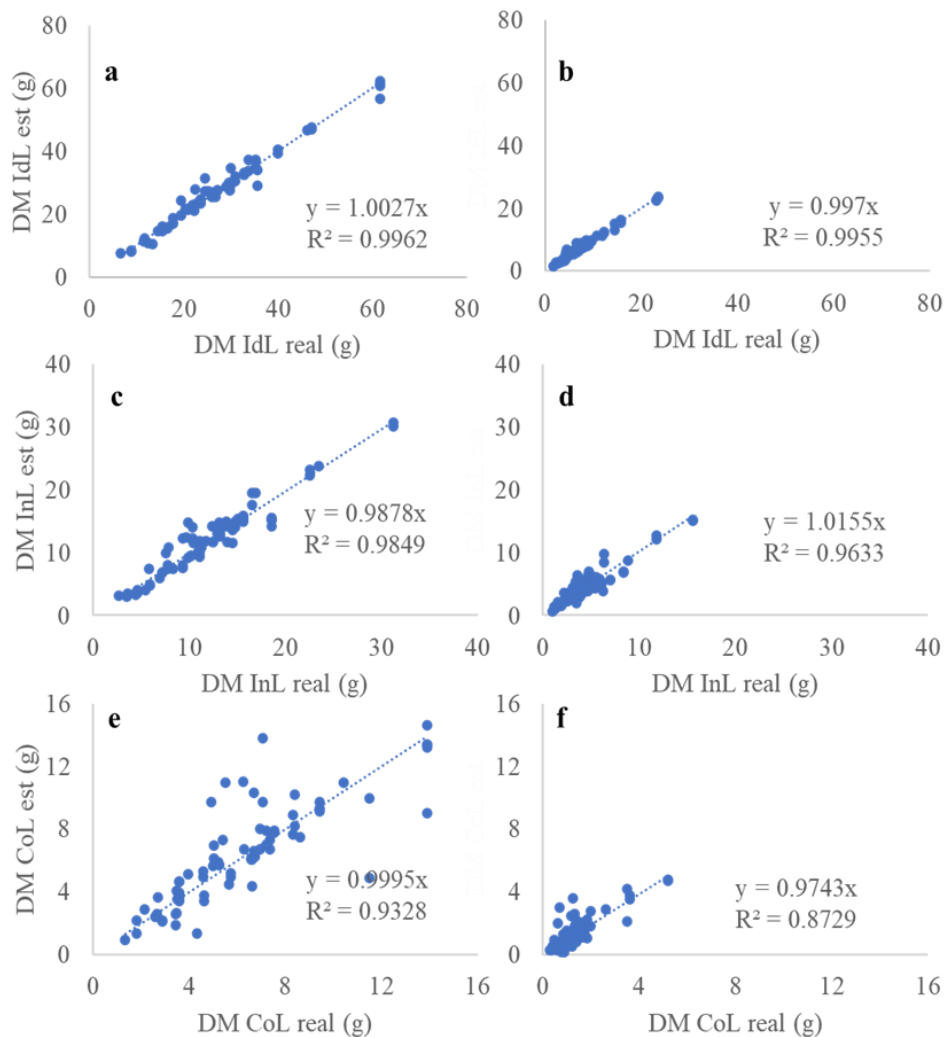


Figura 1. Regressão linear entre valores massa seca (**DM**) reais (**real**) e estimados (**est**) (**a**, **b**, **c**, **d**, **e**, **f**) para os números totais de folhas do galho (**IdL**) (**a**, **b**), folhas do galho que não foram danificadas permanecendo intactas (**InL**) (**c**, **d**) e as partes retiradas das folhas dos galhos para simular consumo (**CoL**) (**e**, **f**), em *Swietenia macrophylla* (**a**, **c**, **e**) e *Hevea brasiliensis* (**b**, **d**, **f**).

Observando a figura 1, os valores encontrados para os coeficientes de determinação (R^2) para massa seca (**DM**), tanto para todas as folhas do galho sem danos (**IdL**) amostrado (**real**) e estimado (**est**), quanto para os grupos de folhas do galho que não foram danificados (**InL**) e a massa que foi retirada para a simular o consumo de herbívoros (**CoL**), indicam que o estimador de massa média foi eficiente ($p < 0,0001$) para gerar um grupo semelhante ao real e um coeficiente de correlação sempre maior que 91% para todos os grupos observados nas duas espécies. Ressalta-se que os desvios foram maiores para o **InL** e também para o grupo de porções de folhas que são as **CoL**, devido a maior variância, contudo valores reais e estimados ainda tem significativa correlação, nas duas espécies.

Os coeficientes de determinação R^2 foram superiores a 0,84 com o estimador de massa, e o coeficiente angular sempre próximo de 1 o que indica que os valores gerados pelo modelo, utilizando o estimador médio e o número de folhas foi bastante próximo aos valores reais obtidos para cada parâmetro, observando também que os valores das constantes nas equações formadas são muito próximos de zero o que indica boa aproximação de valores reais e conseqüente que o modelo apresentou boa sensibilidade.

Na figura 2, pode ser verificado que padrões de relação semelhantes aos encontrados para DM entre dados reais e estimados foram verificados para área foliar (**LA**), sendo todas as relações entre parâmetros real e est estiveram fortemente correlacionados entre si e em alta probabilidade, sendo o mais baixo coeficiente de correlação maior que $r=0,89$ com $p < 0,0001$. Contudo, **LA** teve na população estimada um maior efeito de variabilidade que o encontrado ocasionando que a o estimador médio de **LA** diminui numericamente o coeficiente de determinação dos grupos de folha trabalhados, mas ainda assim estatisticamente correlatos.

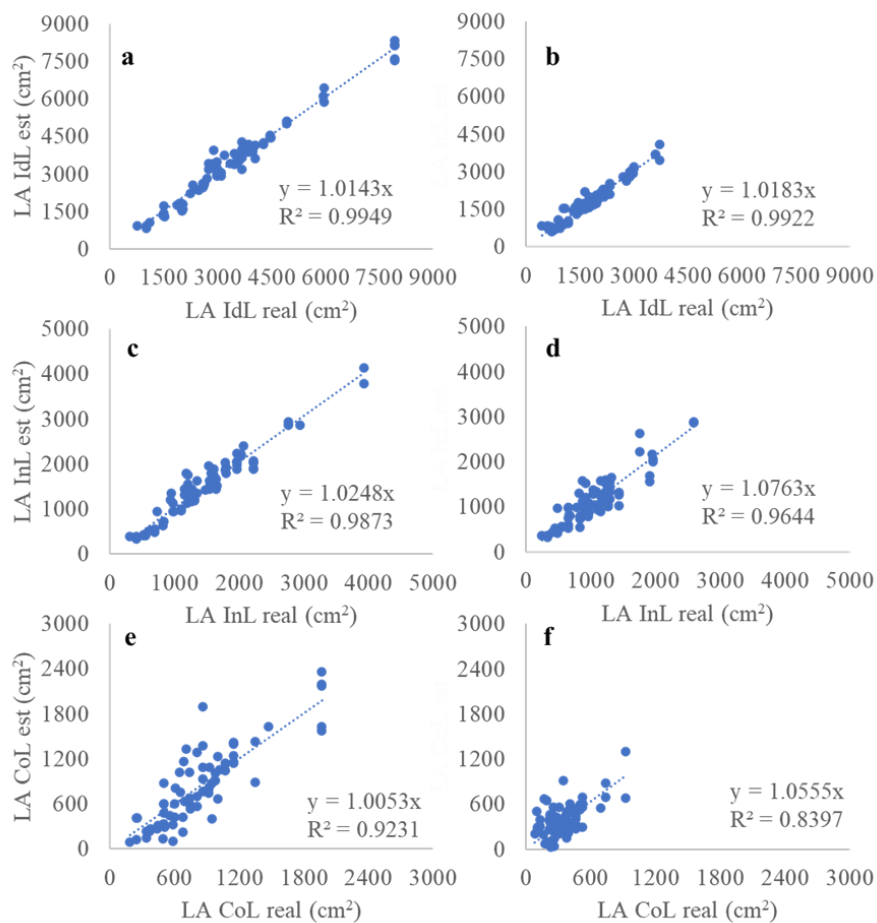


Figura 2. Regressão linear entre valores área foliar (**LA**), dados reais (**real**) e estimados (**est**) (**a, b, c, d, e, f**) para os números totais de folhas do galho (**IdL**) (**a, b**), folhas do galho que não foram danificadas permanecendo intactas (**InL**) (**c, d**) e as partes retiradas das folhas dos galhos

para simular consumo (**CoL**) (**e, f**), em *Swietenia macrophylla* (**a, c, e**) e *Hevea brasiliensis* (**b, d, f**).

Observando a porção consumida pelo herbívoro estimada pelo modelo (CoL est), seja ela para massa seca (figura **1e-f**) ou área foliar (figura **2e - f**), verifica-se que o modelo criado prediz com mais de 84% de segurança esta porção que foi retirada para simular a herbivoria, visto que os coeficientes de determinação R^2 entre DM CoL real LA CoL real e estimados foram superiores a 0,84, para as duas espécies avaliadas. Calculando o coeficiente de correlação r são superiores a 0,91 o que indica que os valores criados com o modelo estão fortemente correlacionados com os reais, mostrando que o modelo que calcula a porção consumida pela ação da herbivoria (CoL) está próximo dos valores que se quantificou para as porções de folhas retiradas para simular a herbivoria.

Ainda observando as figuras **1e -f** e **2e - f**, verifica-se valores de coeficiente angular da reta que descreve a correlação entre os valores de CoL para massa seca e área foliar reais e estimados próximos de 1, indicando que o estimado médio utilizado para determinar CoL est, tanto DM quanto para LA geraram valores próximos aos determinados em laboratório para a simular a herbivoria.

Os valores de correlação de Person apresentados na tabela 1, para todos os parâmetros de massa seca e área foram para *Swietenia macrophylla* e *Hevea brasiliensis* foram muito próximos de 1 (um), ou seja, superiores a 0,96. Este resultado mostra q a correlação é muito forte, (Dancey e Reidy, 2005; Cohen, 1988) ou seja, os valores estimados estão muito próximos dos valores modelados, pois apresenta maior grau de dependência estatística linear entre as variáveis, (Filho & Júnior, 2009; Martins, 2014; Pisani Junior, Castro, Costa, 2018).

Para o Teste de Durbin-Watson (Teste D) - que mede a autocorrelação em resíduos de uma análise de regressão em uma escala de 0 a 4 (Durbin-Watson (1951) - considerando que o número de observações foram: 75 galhos, e que foi analisado uma única variável independente (massa ou área foliar), então o valor tabelado do Teste D nos limites de D_l (limite inferior) e D_u (limite superior), são: 1,45 e 1,5, respectivamente. Contudo, os valores calculados de D referentes às massas e áreas foliares que foram consumidas (**CoL**) pela ação da herbivoria, são superiores à D_u , conforme tabela 1 a baixo, indicando que não se rejeita a hipótese e não existe autocorrelação, uma vez que, $D > D_u$, então, aceita-se a hipótese H_0 : autocorrelação de primeira ordem não existe (Drapere Smith, 1998), para massa e para área foliar. Resultados semelhantes a estes, são de auto grau de confiabilidade, uma vez que, número de observações foram

superiores a 20, indicando que são encontrados valores de poder do Teste Durbin-Watson para avaliação de autocorrelação de primeira ordem, superiores a 80% (Barroso *et al.* 2012). Miranda e Ferreira (2006), reportaram que para o teste de Durbin Watson, o poder da ordem de 80% só é encontrado a partir de 50 observações ($n > 50$).

Observando ainda os valores dos limites superiores e inferiores, observa-se que as diferenciações entre os pontos médios dos limites superiores e inferiores foram muito pequenas. E quanto menor for esta diferença, mais próximo da reta está a *nuvens de pontos*, ou seja, menor é a dispersão, e conseqüentemente maiores serão ainda os valores de correlação e mais próximo de 1 (um) estará o coeficiente de determinação (R^2 , varia entre 0 e 1), e isto implica que quanto maior R^2 , menores serão as variâncias de erros, mais explicativo é o modelo, ajustando-se melhor às amostras (Legates & McCabe JR., 1999; Moriasi *et al.*, 2007; Pisani *et al.* 2018), conforme observado nas figuras 1 e 2.

Tabela 1: Massa seca (DM) e área foliar (LA): para os números totais de folhas do galho (**IdL**), folhas do galho que não foram danificadas permanecendo intactas (**InL**), e as partes retiradas das folhas dos galhos consumidas (**CoL**). E os valores de R, teste D, limites inferiores e superiores e o valor de F, para todos os parâmetros de massa em *Swietenia macrophylla*.

Swietenia	R	D – Durbin-Watson	Limite inferior 95%	Limite superior 95%	F
DM IdL	0.998	1.811	0.988	1.017	19526.35
DM InL	0.992	1.699	0.959	1.016	4115.13
DM CoL	0.966	1.799	0.937	1.062	1027.73
LA IdL	0.997	1.598	0.998	1.031	14448.06
LA InL	0.994	1.711	0.998	1.052	5731.77
LA CoL	0.961	1.689	0.938	1.072	887.73

Tabela 2: Massa seca (DM) e área foliar (LA): para os números totais de folhas do galho (**IdL**), folhas do galho que não foram danificadas permanecendo intactas (**InL**), e as partes retiradas das folhas dos galhos consumida (**CoL**) em *Hevea brasiliensis*.

Hevea	R	D – Durbin-Watson	Limite inferior 95%	Limite superior 95%	F
DM IdL	0.997	1.963	0.98	1.017	11628.45
DM InL	0.98	1.838	0.972	1.068	1791.01
DM CoL	0.93	1.875	0.886	1.066	471.2
LA IdL	0.996	1.931	0.997	1.038	9938.35
LA InL	0.925	2.049	0.183	0.222	436.39
LA CoL	0.982	1.507	1.025	1.121	1962.02

Neste trabalho, utilizou-se a média de cinco folhas, como estimador, para estimar de massa seca e área foliar buscando valores simples que apresentassem pequeno viés estatístico, aumentando a confiabilidade para utilizar parâmetros simples de determinação em campo, quando forem necessárias coletas de quantidades muito grandes para estudos de herbivoria, onde precisam ser simulados os danos em grupos grandes de folhas, como estudos ecológicos ou em áreas de cultivos. Vários estudos na literatura utilizam variáveis categóricas e contínuas como estimadores para determinar, com segurança usando índices de correlação estatística para poder inferir nas mais variadas áreas da ciência (Wahbah et al. 2020, Petruseva et al. 2021, Delbari et al. 2019). Em uma revisão Poldrack *et al.* (2020) apontam que correlações e regressões podem ser utilizadas como boas preditoras de características para estudos de estatística.

A possibilidade de utilização de modelos estatísticos baseados em parâmetros simples e reais coletados em campo, podem representar um ganho na possibilidade de aumentar as amostragens de coleta, e ainda com benefício de diminuir custos, além de possibilitar inferências em ambientes de difícil acesso (Oliveira *et al.* 2019b, Oliveira et al. 2020), como em regiões de florestas nativas de difícil acesso, ou ainda em copas de árvores.

Sugere-se ainda que futuros estudos com diferentes formas foliares sejam desenvolvidos para entender se o estimador médio, para área e massas foliares, podem ser utilizados para quaisquer tipos de folhas da floresta, como folhas lobadas, palmadas oblongas.

CONCLUSÃO

O modelo, que teve como estimador a média das folhas que não sofreram danos, apresentaram valores de massa e área foliares ideais estimados semelhantes aos reais. O mesmo também foi verificado para as massas e áreas foliares removidas das folhas (consumida).

REFERÊNCIAS

- Andrew, N. R., Roberts, I. R., Hill, S. J. (2012). Insect herbivory along environmental gradients. *531 Open Journal of Ecology*, 2(04), 202.
- Barroso, L. M. A.; Nascimento, M.; Silva, F. F.; Nascimento, A. C. C.; Peternelli, L. A. Avaliação do teste generalizado de Durbin-Watson. **Rev. Bras. Biom.**, São Paulo, v.30, n.4, p.432-441, 2012. http://jaguar.fcav.unesp.br/RME/fasciculos/v30/v30_n4/A3_Lais.pdf.
- Bellini, M. R, Moraes, G. J., Fere, R (2005). Plantas de ocorrência espontânea como substratos alternativos para fitoseídeos (Acari, Phytoseiidae) em cultivos de seringueira *Hevea brasiliensis* Muell.Arg. (Euphorbiaceae). *Revista Brasileira de Zoologia* 22 (1): 35–42.
- Bicalho, K. C., De Oliveira, L. E. M., Dos Santos, J. B., Mesquita, A. C. Mendonça, E. G. (2008) Similaridade genética entre clones de seringueira (*hevea brasiliensis*), por meio de marcadores RAPH. *Ciênc. Agrotec., Lavras*, v. 32, n. 5, p. 1510-1515.
- Busato, C.; Fontes, P. C. R.; Braun, H.; Busato, C. C. M. (2010). Estimativa da área foliar da batateira, cultivar A utilizando dimensões lineares. *Agronômica*, 41, pp. 702-708.
- Cardenas, R. E., Valencia, R., Kraft, N. J., Argoti, A., & Dangles, O. (2014). Plant traits predict 566 inter-and intraspecific variation in susceptibility to herbivory in a hyperdiverse Neotropical rain forest 567 tree community. *Journal of Ecology*, 102(4), 939-952.
- Carvalho, J. O., Toebe, M., Tartaglio, F. L., Bandeira, C. T., Tambara, A. L. (2017). Leaf área estimation from linear measurements in different ages of *Crotalaria juncea* plants. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 89, pp. 1851- 868.
- Coley, P. D; Bryant, J. P; Chapin, S. (1985) Resource Availability and Plant Antiherbivore Defense. **Science**, v. 230, p. 895-900.
- Dancey, C. & Reidy, J.: *Estatística Sem Matemática para Psicologia: Usando SPSS para Windows*. Porto Alegre, Artmed. 2006.
- Delbari, M., Sharifazari, S., Mohammadi, E. (2019). Modeling daily soil temperature over diverse climate conditions in Iran—a comparison of multiple linear regression and support vector regression techniques. *Theor Appl Climatol* **135**, 991–1001.
- Dionisio, L. F. S., Smiderle, O. J., Araújo, M. R., Martins, W. B. R., De Araújo, D. G. Feng, Z., Zhang, J. & Chen, Q. (2020). Statistical inference for linear regression models with additive distortion measurement errors. *Stat Papers* 61, 2483–2509.

Durbin, J.; Watson G. S. Testing for serial correlation in least squares regression I. *Biometrika*, London, v. 38, n. 1/2, p. 159-178, June 1951.

Draper, R. N.; SMITHE, H. *Applied regression analysis*. 3. ed. New York, 1998.

Filho, D. B. F & Júnior, J. A da S.: Desvendando os Mistérios do Coeficiente de Correlação de Pearson (r). *Revista Política Hoje*, Vol. 18, n. 1, 2009.

Forrister, D. L., Endara, M. J., Younkin, G. C., Coley, P. D., & Kursar, T. A. (2019). Herbivores as drivers of negative density dependence in tropical forest saplings. *Science*, 363(6432), 1213-1216.

Grogan, J., Barreto, P., & Veríssimo, A. (2002). *Mogno na Amazônia Brasileira: Ecologia e Perspectivas de Manejo* (p. 40). Belém: Imazon.

Jadoski, S. O.; Lopes, E. C.; Maggi, M. F.; Suchoronczek, A.; Saito, L. R.; Denega, S. (2012). Método de determinação da área foliar da cultivar de batata Ágata a partir de dimensões lineares. *Semina*, 33, pp. 2545-2554.

Kozlov, M. V. et al. (2015) Global patterns in background losses of woody plant foliage to insects. *Global Ecology and Biogeography*, v. 24, n. 10. p. 1126-1135.

Kozlov, M. V.; Zvereva, E. L. (2017) Background Insect Herbivory: Impacts , Patterns and Methodology, In: *Progress in Botany*. Springer, Berlin, Heidelberg. p 1-43.

Kozlov, M.V., Filippov, B.Y., Zubrij, N.A. *et al.* (2015a). Abrupt changes in invertebrate herbivory on woody plants at the forest–tundra ecotone. *Polar Biol* **38**, 967–974. <https://doi.org/10.1007/s00300-015-1655-6>.

Lamarre, G. P. A; et al. (2012). Herbivory, growth rates, and habitat specialization in tropical tree lineages: implications for Amazonian beta-diversity. *Ecological Society of America*, 938, p. 195–210.

Legates, D.R.; McCabe JR., G.J. (1999) Evaluating the use of “goodness-of-fit” measures in hydrologic and hydroclimatic model validation. **Water Resources Research**, v. 35, n. 1, p. 233-241. DOI: 10.1029/1998WR900018.

Lopes, A. P., Nelson, B. W.; Wu, J. Graça, P. M. L. de A.; Tavares, J. V.; Prohaska, N. et al. (2016). Leaf flush drives dry season green-up of the Central Amazon. *Remote Sensing of Environment*, (182): 90–98.

Martins, J. K. S., Oliveira, A. F. M., Almeida, J.S. (2020) Variação sazonal das redes de interações planta-artrópodes em Floresta Tropical Sazonalmente Seca. *Revista Brasileira de Geografia Física* v.13, n.06 2671-2713.

Martins, M. E. G.: Coeficiente de correlação amostral. **Revista de Ciência Elementar**, 2(02):0069 2014.

Moriasi, D.N.; Arnold, J.G.; Liew, M.W.V.; Bingner, R.L.; Harmel, R.D.; VEITH, T.L. (2007) Model evaluation guidelines for systematic Quantification of accuracy in watershed simulations. **American Society of Agricultural and Biological Engineers**, v. 50, n. 3, p. 885-890. DOI: 10.13031/2013.23153

Moreno, R. M. B., Ferreira, M., Gonçalves, P. De S. & Mattoso, L. H. C. (2003). Avaliação do látex e da borracha natural de clones de seringueira no Estado de São Paulo. *Pesq. Agropec. bras., Brasília*, v. 38, n. 5, p. 583-590.

MIRANDA, V. F. L.; FERREIRA, D. F. Avaliação Monte Carlo de testes assintóticos e de bootstrap para autocorrelação residual. *Rev. Mat. Estat., São Paulo*, v.24, n.1, p.29-52, 2006.

Oliveira, V. S., Santos, Silva, J. V. G., Jardim, A. S., Longue, L. L., Azeredo, A. L. R., Fernandes, A. A., Santos, G. P., Schmildt, O., Posse, R. P., Arantes, S. D., Schmildt, E. R. (2020). Ajuste de equações matemáticas para determinar a área foliar de mudas de *Allagoptera arenaria* de forma não destrutiva. *International Journal of Development Research*. Vol. 10, Issue, 03, pp. 34399-34402.

Oliveira, V. S.; Santos, G. P.; Santos, K. T. H.; Chisté, H.; Nascimento, A. L.; Cerri Neto, B.; Schmildt, O.; Arantes, S. D.; Posse, R. P.; Schmildt, E. R. 2019a. Ajuste de modelos de regressão para estimar a área de folhas de carambola. *International Journal of Development Research*, 9, pp. 29649-29652.

Petruseva, S., Zileska-Pancovska, V., Žujo, V., Brkan-Vejzović A. 2017. Construction costs forecasting: comparison of the accuracy of linear regression and support vector machine models. *Tehnički vjesnik*. 24, 5, 1431-1438.

Pisani Junior, R.; Castro, M.C.A.A.; Costa, A.Á.: Desenvolvimento de correlação para estimativa da taxa de geração per capita de resíduos sólidos urbanos no estado de São Paulo: influências da população, renda per capita e consumo de energia elétrica. **Eng Sanit Ambient**. v.23 n.2 415-42. mar/abr. 2018. DOI: 10.1590/S1413-41522018167380.

Pimentel, C. (1998). Metabolismo de carbono na agricultura tropical. Seropédica: Edur, 159 p.

Pinheiro, A. P. B., Oliveira, V. S., Santos, K. T. H., Santos, J. S. H., Santos, G. P., Silva, J. V. G., Jardim, A. S., Longue, L. L., Nunes, S. F., Azeredo, A. L. R., Pires, F. R., Fernandes, A. A., Schmildt, O., Czepak, M. P., Schmildt, E. R. (2019). Estimation leaf area by composite leaves of *canavaliarosea* seedlings through linear dimensions from last leaflet. *Journal of Agricultural Science*. 11, pp. 299-308.

Poldrack RA, Huckins G, Varoquaux G. (2020). Establishment of Best Practices for Evidence for Prediction: A Review. *JAMA Psychiatry*.;77(5):534–540.

Santos, R. A.; Tucci, C. A. F.; Hara, F. A. S.; Silva, W. G. (2008) Adubação fosfatada para a produção de mudas de mogno (*Swietenia macrophylla* King). *Acta Amazônica*, v. 38, n. 3, p. 453-458.

Santos, S. N.; Digan, R. C.; Aguilár, M. A. G.; Souza, C. A. S.; Pinto, D. G.; Marinato, C. S.; Arpini, T. S. (2014). Análise comparativa de métodos de determinação de área foliar em genótipos de cacau. *Biosci. J.*, 30, pp. 411-419.

Schmildt, E. R.; Amaral, J. A. T.; Santos, J.S.; Schmildt, O. (2016) Allometric model for estimating leaf area in clonal varieties of coffee (*Coffea canephora*). **Revista Ciência Agronômica**, Fortaleza, v. 46, n. 4, p. 740–748, 2016. DOI: <http://dx.doi.org/10.5935/1806-6690.20150061>.

Schmildt, E. R.; Hueso, J. J.; Pinillos, V.; Stedfeldt, A.; Cuevas, J. (2017) Allometric models for determining leaf area of 'Fino de Jete' cherimoyagrown in green house and in the open field. **Fruits**, 72, pp. 24-30.

Schmildt, E. R.; Oliari, L. S.; Schmildt, O.; Alexandre, R. S.; Pires, F. R. (2016). Determinação da área foliar de *Passiflora mucronata* a partir de dimensões lineares do limbo foliar. **Revista Agro@ambiente On-line**, pp. 351-354.

Schmildt, O., Santana, E. N., Oliveira, V. S., Gouvea, R. R., Souza, L. C., Santos, A. N. M. R., Silva, S. M., Santos, K. T. H., Santos, G. P., Fanton, C. J., Arantes, S. D., Schmildt, E. R. (2019). Estimation of leaf area by linear dimensions in *Coffea dewevrei*. **International Journal of Plant & Soil Science**. 28, pp. 1-8.

Setzer, J., Sherratt, E., Vidal-García, M., Anstis, M. & Keogh, J.S. 1946. Atlas Climático e Ecológico do Estado de São Paulo. São Paulo: Comissão Interestadual da Bacia Parana-Uruguai/CESP.

Silva, M. C. A.; Rosa, L. S.; Vieira, T. A. (2013). Eficiência do nim (*Azadirachta indica* A. Juss) como barreira natural ao ataque de *Hypsipyla grandella* (Zeller) (Lepidoptera: Pyralidae) sobre o mogno (*Swietenia macrophylla* King). *Acta Amazonica*, v. 43, n. 1, p. 19-24.

Simões, P. H. O. (2017). Emergência e crescimento inicial de plântulas de *Swietenia macrophylla* (King) em função da posição da semente e presença do endocarpo. *Rev. Cienc. Agrar.*, v. 60, n. 2, p. 125-130.

SPAROVEK, G. Amostragem e análise de dados edafoclimáticos de um remanescente florestal no município de Pindorama (SP). 1993, 132p. (Tese Doutorado) - ESALQ/USP, Piracicaba, 1993, 132p.

Strauss, S. Y, Agrawal, A. A. (1999) The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology & Evolution*, v. 145. p. 179–185.

Tucci, C. A. F. Dos Santos, H. F. A. Da Silva, W. G. Renata, R. A. (2008) Adubação fosfatada para a produção de mudas de mogno (*Swietenia macrophylla* King). *Revista acta Amazônica*. vol. 38(3). 453 – 458.

Wahbah, M., Feng, S., EL-Fouly T. H. M., Zahawi, B. (2022). Root-Transformed local linear regression for solar irradiance probability density estimation. *IEEE Transactions on power systems*, vol. 35, no. 1, 652 - 661.

CAPÍTULO II. LANÇAMENTO MACIÇO DE FOLHAS NOVAS NA AMAZÔNIA CENTRAL E ATIVIDADE DE HERBIVOIA

MASSIVE FLUSH OF NEW LEAVES IN THE CENTRAL AMAZON AND HERBIVORY ACTIVITY

RESUMO: Vários estudos relatam que na região central da Amazônia ocorre maior renovação foliar (turnover) na época de menor precipitação em comparação à época mais chuvosa. Estudos de herbivoria, embora menos frequentes, relatam maior atividade na época chuvosa, em particular nos estratos inferiores da floresta. Não há registros de sazonalidade de herbivoria na parte superior da copa das árvores de floresta de terra-firme na Amazônia. O objetivo deste estudo foi verificar se as plantas do dossel lançam folhas para fugir da atividade de herbivoria no dossel superior de floresta de terra firme na Amazônia Central, com a finalidade de testar a hipótese da estratégia das plantas de fuga da herbivoria. Foram realizadas quatro campanhas de amostragem de galhos com folhas novas no sítio de pesquisas do projeto ATTO - Amazon Tall Tower Observatory, localizado 150 km a nordeste de Manaus, Amazonas, sendo duas no final da estação menos chuvosa, em setembro de 2019 e de 2020, e duas no final da estação chuvosa, em maio de 2019 e de 2021. Foram selecionadas árvores do dossel superior da floresta que apresentavam folhas novas. A seleção preliminar das árvores com folhas novas deu-se a partir da análise de imagens diárias de câmeras que monitoram o dossel superior da floresta, do alto de uma torre de 80 m de altura, confirmando-se, durante as campanhas de amostragem, com observações feitas com binóculos no mesmo local. Foram coletados 3 galhos de cada árvore selecionada, sendo 22 árvores em setembro de 2019, 10 em maio de 2019 e 46 em setembro de 2020 e 27 em maio de 2021, totalizando 105 árvores e 315 galhos de 1 metro de comprimento cada. Contabilizou-se 113.219 folhas novas totalmente expandidas, sendo 24,6% intactas e 75,4% danificadas, supostamente por insetos herbívoros. Deste total, 76.800 (67,8%) foram lançadas por 68 árvores (64,8%) no período menos chuvoso e as demais 36.419 (32,2%) por 37 árvores (35,2%) no período mais chuvoso. No período menos chuvoso, 74,3% das folhas estavam danificadas enquanto que no período que chove mais 77,7% estavam danificadas. Não houve diferença estatística entre as médias de folhas intactas nos períodos sazonais, e o mesmo ocorreu com as folhas danificadas entre ambos períodos sazonais. Entretanto, foi observada uma diferença significativa quanto à massa e à área foliar consumida por herbívoros entre os dois períodos na análise comparativa de 21 árvores que lançaram folhas novas nos dois períodos. O consumo de massa seca e de área de folhas novas foi de 39% e 40%, respectivamente, na estação menos chuvosa e de 24% e 23%, respectivamente, no período chuvoso. Os resultados são ainda mais expressivos quando se considera que menos de um terço das árvores da floresta lançam folhas no período chuvoso e mais de dois terços lançam folhas no período menos chuvoso. Portanto, os resultados aqui apresentados, além de não corroborarem a hipótese de que a maior brotação de folhas novas no período menos chuvoso seria uma estratégia de fuga de insetos herbívoros, quebra o paradigma de que há maior atividade de herbivoria na estação mais chuvosa. Na região Central da Amazônia, a atividade de herbivoria no dossel superior da floresta é mais intensa na estação menos chuvosa.

Palavras-chave: Atividade da herbivoria, dossel florestal, Amazônia.

ABSTRACT: Several studies report that in the central region of the Amazon there is greater leaf renewal (turnover) at the time of lesser rainfall compared to the rainiest season. Herbivory studies, although less frequent, report greater activity in the rainy season, particularly in the

lower strata of the forest. There are no records of herbivory seasonality in the upper canopy of terra-firme forest trees in Amazonia. The objective of this study was to verify when there is greater herbivory activity in leaves of the upper canopy of terra firme forest in Central Amazonia, in order to test the hypothesis of the strategy of herbivory escape plants. Four branch sampling campaigns with new leaves were carried out at the research site of the ATTO project - Amazon Tall Tower Observatory, located 150 km northeast of Manaus, Amazonas, two at the end of the less rainy season, in September 2019 and 2020, and two at the end of the rainy season, in May 2019 and 2021. Trees from the upper forest canopy that had new leaves were selected. The preliminary selection of trees with new leaves was based on the analysis of daily images from cameras that monitor the upper canopy of the forest, from the top of an 80 m tall tower, confirming, during the sampling campaigns, with observations made with binoculars at the same location. Three branches were collected from each selected tree, 22 trees in September 2019, 10 in May 2019 and 46 in September 2020 and 27 in May 2021, totaling 105 trees and 315 branches of 1 meter in length each. A total of 113,219 new fully expanded leaves were counted, with 24.6% intact and 75.4% damaged, supposedly by herbivorous insects. Of this total, 76,800 (67.8%) were released by 68 trees (64.8%) in the less rainy period and the remaining 36,419 (32.2%) by 37 trees (35.2%) in the wettest period. In the less rainy period, 74.3% of the leaves were damaged while in the rainy period more 77.7% were damaged. There was no statistical difference between the means of intact leaves in the seasonal periods, and the same occurred with the damaged leaves between both seasonal periods. However, a significant difference was observed in terms of mass and leaf area consumed by herbivores between the two periods in the comparative analysis of 21 trees that released new leaves in the two periods. The consumption of dry mass and new leaf area was 39% and 40%, respectively, in the less rainy season and 24% and 23%, respectively, in the rainy season. The results are even more expressive when one considers that less than a third of the trees in the forest shed leaves in the rainy season and more than two thirds shed leaves in the less rainy period. Therefore, the results presented here, in addition to not supporting the hypothesis that greater sprouting of new leaves in the less rainy season would be an escape strategy for herbivorous insects, break the paradigm that there is greater herbivory activity in the wettest season. In the Central Amazon region, herbivory activity in the upper forest canopy is more intense in the less rainy season.

Keyword: Herbivory activity, forest canopy, Amazon

INTRODUÇÃO

A floresta amazônica é considerada uma das maiores e mais importantes florestas tropicais do mundo (Grace et al., 2001), com estimativas de aproximadamente 16.000 espécies e 390 bilhões de árvores (Steege et al., 2013). O estoque em biomassa acima do solo é estimado em 120 PgC (Pan et al., 2013) e do total de carbono (C) fixado pela fotossíntese no planeta, aproximadamente 14% ocorre na Amazônia (Zhao e Running, 2010), o que representa 17% do

acúmulo de carbono da vegetação terrestre (Cao e Woodward, 1998; Feldpaush, 2012). A floresta amazônica ainda desempenha significativa influência sobre o clima global. Diante disso estudos são desenvolvidos neste ecossistema nas mais diversas escalas por representar a maior fonte de liberação de calor latente na atmosfera de regiões continentais do planeta.

Observações das copas das árvores com câmeras fenológicas na Amazônia Central detectaram expressiva renovação foliar (brotamento) no período menos chuvoso (Wu et al., 2016; Lopes et al., 2016). Este fenômeno foi interpretado por Lopes et al. (2016) como uma possível estratégia das plantas para fugir da herbivoria, pois segundo eles, o brotamento de folhas novas no período menos chuvoso, em que haveria menor quantidade de insetos herbívoros, fariam com que tais folhas chegassem ao período mais chuvoso mais resistentes ao ataque de herbívoros, mais lignificadas e, portanto, menos palatáveis (Aizen et al., 1995).

Em ecossistemas naturais, a atividade de herbivoria pode causar perdas em torno de 10 a 56% da biomassa foliar (Coley et al., 1985; Strauss & Agrawal, 1999; Kozlov et al., 2015), o que representa cerca de 30% da área foliar removida anualmente (Lamarre et al., 2012; Kozlov & Zvereva, 2017). Em espécies lenhosas, a área foliar removida seria em torno de 7,5% (Kozlov et al., 2015).

Apesar da herbivoria ser predita como um fator biótico crítico para as plantas em fase de crescimento, uma vez que partes ou folhas inteiras são removidas pelo herbívoro (Forrister et al., 2019), não há consenso entre os pesquisadores sobre a atividade da herbivoria em florestas tropicais quanto sua relação com as condições ambientais. Enquanto estudos relatam que as maiores taxas de herbivoria ocorrem em ambientes com alta luminosidade (Da Silva et al. 2020; Chacón & Armesto, 2006; Richards & Coley, 2007), como dossel arbóreo, outros apontam as maiores taxas de herbivoria em ambientes com baixa luminosidade (Liang & Stehlik, 2009; Salgado-Luarte & Gianoli, 2017). Outros, ainda, relatam que os herbívoros são mais abundantes no período mais chuvoso (Wright e van Schaik 1994; Coley & Barrone 1996; Murali & Sukumar 1993) em comparação aos meses menos chuvosos do ano.

Assim, para testar a hipótese ecológica de fuga da herbivoria, ou seja, de que a maior brotação de folhas novas no período menos chuvoso é uma estratégia de fuga aos insetos herbívoros, este estudo teve como objetivo responder à seguinte pergunta: em qual período sazonal, chuvoso ou menos chuvoso, ocorre maior atividade da herbivoria por insetos no dossel superior de uma floresta de terra firme na região central da Amazônia? Possibilitando melhorar o nível de conhecimento a respeito de como comunidades de insetos e plantas interagem uma sobre a outra.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo e climatologia

O estudo foi conduzido em uma área de floresta de terra firme no sítio de pesquisas do projeto *Amazon Tall Tower Observatory* - ATTO, localizado na Estação Científica do Uatumã, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, INPA, que fica na Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Uatumã (RDS-Uatumã), no município de São Sebastião do Uatumã-AM. As coletas foram feitas em uma área de 4 hectares, centrada nas coordenadas geográficas 2°8'32.42"S; 59°0'3.50"O, e altitude de cerca de 130 m.

Segundo a classificação de Köppen, o clima da região pode ser classificado como sendo do tipo *Amw*: tropical, úmido e quente, com precipitação média anual de 2.307 mm, com valores máximos de precipitação em março e menores entre agosto e setembro. As temperaturas mínimas no topo do dossel superior da floresta são em torno de 22,5 °C durante os dois períodos sazonais, enquanto as máximas diurnas são em torno de 28 °C durante a estação chuvosa, e podem chegar a valores superiores a 30 °C na estação seca (Andreae *et al.* 2015). A umidade relativa do ar média é 80% (da Rocha *et al.* 2009).

Obtenção de dados meteorológicos

Os dados meteorológicos do local foram obtidos por um conjunto de sensores que estão instalados em uma torre de 90 m de altura. Deste conjunto de dados utilizou-se: (a) temperatura do ar, (b) precipitação e (c) umidade relativa do ar. Os dados de radiação fotossinteticamente ativa (PAR), foram obtidos pelo site da NASA, para o período de coleta com as coordenadas locais do ATTO. As variáveis ambientais foram monitoradas e registradas em sistemas de coleta dados (CR3000 e CR1000, Campbell, Scientific Inc., EUA), com a temperatura e a umidade relativa do ar sendo determinadas por um termo-higrometro (Thermohygrometer CS215, Rotronic Measurement Solutions, UK) a 36 m de altura. A precipitação foi medida com um pluviômetro automático (TB4, Hydrological Services Pty. Ltd., Austrália), posicionado no topo da torre (Andreae *et al.* 2015).

Os dados de radiação fotossinteticamente ativa (PAR) foram obtidos, baixando os valores diretamente do site da NASA (2021), medida por satélites ambientais operacionais geoestacionários (GOES) em conformidade com o descrito por Souza *et al.* (2005). Os valores

de PAR na planilha original foram dados em $W.m^{-2}$, que foram transformados para $mmol.m^{-2}.s^{-1}$ utilizando valor de 4,6 e os valores horários médios das 6:00 às 18:00 horas.

Os dados de evapotranspiração foram obtidos pela equação de Thornthwaite (1948), que é uma relação exponencial entre a temperatura média mensal e a evapotranspiração considerando os dados de latitude do sitio de coleta citado acima, os dados de temperatura e precipitação disponibilizados do sitio de coleta. Foi utilizada a metodologia de Camargo et al. (1999).

$$ET_{oM} = 16 (10.T/I)^a, 0 \text{ } ^\circ\text{C} \leq T \leq 26 \text{ } ^\circ\text{C} \quad \text{Eq.1}$$

Onde, T é a temperatura médio mensal; I o índice térmico imposto pelo regime de temperatura climática local:

$$I = \sum_{n=1}^{12} (0,2T)^{1,514}, T \geq 0 \text{ } ^\circ\text{C} \quad \text{Eq.2}$$

a é descrit apela expressão:

$$a = 6,75.10^{-7}.I^3 - 7,71.10^{-5}.I^2 + 1,7912.10^{-2}.I + 0,49239 \quad \text{Eq.3}$$

Para temperaturas acima de 26 °C foi dada pela expressão:

$$ET_{oM} = -415,85 + 32,24T - 0,43T^2 \quad \text{Eq.4}$$

Observando a figura 1A, verifica-se que as temperaturas médias foram para o período chuvoso de $26,04 \pm 2,75 \text{ } ^\circ\text{C}$ e no menos chuvoso foi de $26,74 \pm 2,81 \text{ } ^\circ\text{C}$ e máxima do ar foram maiores 1 °C no período menos chuvoso que no chuvoso, enquanto a temperatura mínima foi praticamente constante ao longo do ano. Notadamente, observa-se que há uma maior quantidade de energia nos períodos mais secos, com picos de temperatura média e máxima em setembro.

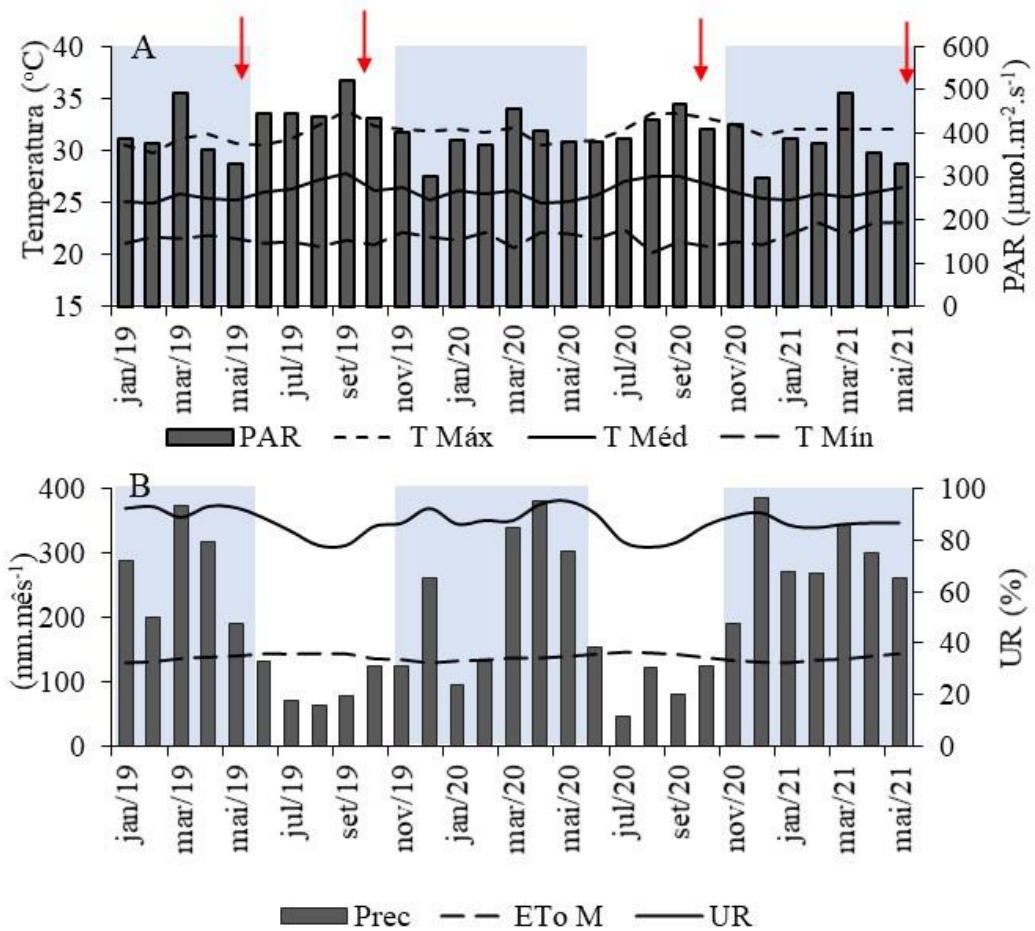


Figura 1. Distribuição dos valores dos parâmetros meteorológicos no período de coleta. A parte em tom azul refere-se ao período chuvoso enquanto a em branco a época que menos chove do ano. As setas em vermelho indicam a época das coletas. Em **A** valores médios de temperaturas máxima (---T Máx), média (—T Méd) e mínima (- - -T Mín) expressas $^{\circ}\text{C}$, no eixo y principal e radiação fotossinteticamente ativa (■ PAR) expressa em $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, no secundário; **B** apresenta valores para precipitação (■ Prec) e evapotranspiração (— ETo M), ambos em $\text{mm}\cdot\text{mês}^{-1}$, no eixo y principal, enquanto o secundário apresenta valores de para umidade relativa do ar (— UR), expressa em porcentagem (%).

Ainda na figura 1A, pode-se observar que os valores médios do dia de radiação fotossinteticamente ativa (PAR) são maiores para os períodos menos chuvoso, com média de $439 \pm 32,9 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, embora no mês de março para os três anos acompanhados as médias de PAR estejam mais altas que a maioria dos meses do ano, sendo menor apenas que setembro de 2019, a média para os meses chuvosos foi de $386 \pm 6,5 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Os valores mínimos para PAR foram verificados em dezembro e maio (Figura 1A). A diferença das médias entre um período sazonal e outro foi de $53 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. As máximas de PAR para ambos os períodos sazonais são maiores que $1500 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$.

Relevo

O relevo é de suavemente ondulado a ondulado com dissecação convexa e tabular, também formado por planícies de acumulação do terraço aluvial. Os solos predominantes são do tipo Latossolo Amarelo Distrófico (IBGE, 1976). Nos platôs, de floresta de terra-firme, o solo possui constituintes minerais resistentes a alterações, tais como caulinita, quartzo, óxidos e hidróxidos de ferro (Fe) e alumínio (Al) (Chauvel, 1982). Nos primeiros 30 cm o solo é composto de 65 % a 75% por argila, sendo assim considerado como solo argiloso (Latosolos Amarelos) e de 2 a 4 metros de profundidade, o solo é considerado muito argiloso, com 80 % a 90 % de argila (Chauvel et al., 1987).

Vegetação

A vegetação é predominantemente classificada como Floresta Ombrófila Densa aluvial com dossel emergente. A altura média do dossel é de aproximadamente 35 metros, porém com árvores que podem ultrapassar 45 metros de altura. Cada hectare contém aproximadamente 600 árvores com mais de 140 espécies (Andreae *et al.*, 2015), sendo os gêneros mais abundantes pertencente às famílias Sapotaceae, Lecythidaceae, Burseraceae, Lauraceae e Chrysobalanaceae (Lopes et al. 2016).

Seleção das árvores

Neste estudo foram coletados apenas galhos das copas do dossel superior da floresta que apresentavam folhas novas expostas à luz solar. Para identificar os indivíduos com folhas novas, foram analisadas imagens obtidas por câmera RGB (RGB Stardot Netcam XL 3MP) que são utilizadas para monitorar a fenologia do dossel superior da floresta (Lopes et al., 2016). Foram avaliadas imagens no período da manhã, entre 9:30 às 12:30, e então foi selecionada uma imagem para cada dia em condições de predominância de luminosidade difusa, uma vez que nesta condição de radiação a luminosidade é mais uniforme sobre o campo de visada de captura das imagens pela câmera. Segundo Lopes et al. (2016), este campo de captura engloba cerca de quatro hectares de floresta, permitindo a observação nítida de um total de 267 copas.

Do alto da torre meteorológica, utilizada para o monitoramento por câmera RGB a 80 m de altura, foram feitas observações com auxílio de binóculos para verificar as plantas que

apresentavam folhas novas. Dos indivíduos identificados com folhas novas foram coletados três galhos das partes mais altas das copas. Uma vez coletados os galhos, estes, assim como as folhas, foram avaliados visualmente quanto ao grau de esverdeamento, de lignificação e amadurecimento, constatando-se que de fato os galhos continham folhas novas lançadas naquela estação.

As árvores da área de estudo tinham sido previamente inventariadas e numeradas, com suas amostras coletadas e identificadas por parabolômicos do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA). As amostras coletadas para identificação foram depositadas no herbário do INPA.

Para facilitar a seleção das árvores com folhas novas ao se analisar as imagens diárias, fez-se um polígono para cada copa de cada árvore com a numeração de identificação. Para cada árvore com folhas novas nas imagens, foram anotados o início e o fim (em dia, mês e ano) do lançamento de folhas. Foram realizadas quatro campanhas, sendo duas no período mais chuvoso e duas no período menos chuvoso (segunda quinzena de maio de 2019 e 2021 e segunda quinzena de setembro de 2019 e 2020, respectivamente).

Avaliações biofísicas

Para cada indivíduo arbóreo foi coletado três galhos com comprimento de 1 metro, medidos do ápice para a base. Destes foram retiradas e contadas todas as folhas novas (FN), as quais foram subdivididas em folhas novas intactas (FNI) e folhas novas danificadas (FND), com e sem danos devido ação da herbivoria. Em cada galho amostrado, cinco FNI foram separadas e tiveram suas áreas (área foliar - AF), massas frescas, e massas secas (MS) determinadas. Estas AF e MS medidas foram então utilizadas na alimentação de um modelo que estima a massa e área foliar consumida pela herbivoria. Posteriormente, todas as folhas restantes, já contabilizadas como FNI e FND foram misturadas.

As áreas foliares foram quantificadas utilizando um scanner de mesa HP até 4800dpi. As imagens foram transformadas para monocromáticas e utilizou-se o software ImageJ para quantificar a área em conformidade com a metodologia descrita por Ruden et al. (2017). As folhas foram secas em estufas com ventilação forçada a 70 °C, e eram mantidas até atingirem massa constante. As massas secas foram determinadas com a utilização de balança analítica (modelo ATY224 Shimadzu, BR). Com a mistura das FNI e FND, mais as cinco folhas subamostradas, foi obtido o valor de massa seca foliar total (M_{total}) de cada galho.

O modelo leva em consideração: o número de folhas novas danificadas (FND), o número de folhas que estavam sem danos (FNI) e a massa média de uma folha nova sem dano - que representa a massa de uma folha inteira do galho e, por conseguinte, as estimativas de massa e área foliar que foram consumidas pela herbivoria, por meio de um modelo conforme descrito abaixo.

Descrição do modelo para estimativa de massa e área herbivorada

Considerando que foram tomadas 15 folhas intactas de cada indivíduo arbóreo, cinco em cada galho e que destas são conhecidos os valores de MS foi possível determinar a média \bar{M} para esses parâmetros para as folhas intactas de um galho.

$$\bar{M} = M_x \cdot X_s^{-1}$$

Onde, \bar{M} = Média das folhas novas intactas amostradas; X_s = Número de folhas novas amostradas retiradas das NFI; e M_x = Massa seca total das folhas novas amostradas em FNI.

Considerando que são conhecidos os valores de \bar{M} , para MS, conhecendo ainda o número de folhas novas danificadas (NFD), é possível determinar a estimativa dos valores de MS se elas não estivessem danificadas (γ) pela multiplicação entre o número de folhas novas com dano e o valor de \bar{M} .

$$\gamma = (NFD) \cdot \bar{M}$$

E para saber a MS de folhas novas sem danos (β) dado em gramas, basta multiplicar o número de folhas novas intactas (NFI) pela massa média de uma folha nova intacta \bar{M} .

$$\beta = (NFI) \cdot \bar{M}$$

Dessa forma, é possível deduzir a massa seca de um galho ideal, no qual todas as folhas seriam intactas no galho (M_{total}), que podem ser obtidas fazendo-se a somatória das massas dos valores de β e γ , representadas algebricamente como:

$$M_{ideal} = \beta + \gamma$$

Para determinar MS consumida (M_c) por herbívoros em cada galho, ou seja, a parte que foi removida da folha, fez-se a diferença entre o M_{ideal} , ou seja, considerando os valores estimados como se todas as folhas de um galho fossem inteiras, isto é, sem danos, e o total das massas secas das folhas coletadas no campo, que continha folhas com e sem danos, em cada

galho. Resumidamente, a massa foliar que foi consumida (M_c) é estimada pela diferença entre as massas ideal (M_{ideal}), valor de inteiro - massa de referência - e a massa total (M_{total}), massa de folhas que tiveram partes removidas. Sendo representado pela seguinte equação:

$$M_c = M_{ideal} - M_{total}$$

Da mesma forma pode-se determinar a área foliar que foi consumida, porém ao invés de se utilizar valores médios para massa foliar nos parâmetros de massa, basta utilizar os valores de área foliar. Assim a forma mais geral da Equação que determina a área foliar que foi consumida é representada matematicamente como:

$$AF_c = AF_{ideal} - AF_{total}$$

Onde: A_c = Área foliar que foi consumida (cm^2); A_{ideal} = Área foliar ideal (cm^2); A_{total} = Total de área de folhas novas presentes no galho (incluem as folhas com dano e sem dano) (cm^2);

Resumidamente, a M_{total} é a massa seca de todas as folhas coletadas no campo. Estas incluem as folhas novas danificadas e as intactas, enquanto que as M_{ideal} é a massa seca de todas as folhas coletadas no campo considerando-se que todas são intactas no galho, isto é, que não tiveram nenhuma parte consumidas, e a M_c , é parte da folha que foi removida por ação da herbivoria. Assim, as M_{total} e a M_c integradas, deve ser igual a M_{ideal} . A determinação das áreas totais (AF_{total}), Área foliar ideal (AF_{ideal}) e área foliar que foi consumida (AF_c), deu-se pela mesma maneira que foi determinada os valores de M_{total} , M_{ideal} , e M_c , considerando ainda que também eram conhecidas áreas de 5 FNI de cada galho, e assim determinada a AF média de uma FNI (Figura 2).

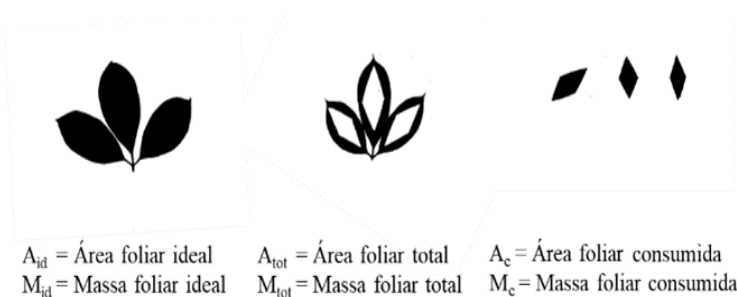


Figura 2. Massa e área foliar: total, ideal e consumida pela herbivoria.

Análise dos dados

Para determinação de danos ocasionados por herbívoros nas FN foram analisadas, independentemente da época sazonal ou coleta, as quantidades que determinavam a proporção entre número de FNI e FND, avaliando-se e comparando-se as distintas épocas de coleta e ainda os dados para todos os intervalos de coleta e, também, para as todos os tempos de coleta conjuntamente, com as estimativas apresentadas em percentagem.

Foram analisados ainda, em 21 árvores pareadas, ou seja, árvores que fizeram lançamento de FN no período de seca e, as mesmas árvores, também fizeram lançamento de FN no período chuvoso: número de folhas novas (NFN), Massas e áreas foliares: total, ideal e consumida – M_{tot} , Massa ideal, M_{ideal} , M_c , AF_{tot} , AF_{ideal} e AF_c , respectivamente.

Os dados foram analisados quanto ao seu padrão de distribuição de normalidade, aplicando-se o teste de Shapiro-Wilk (k-amostras). As médias entre os períodos sazonais foram analisadas pelo teste de média T, com valor de p a 95% de confiança ($p \leq 0,05$). O programa estatístico utilizado foi o BioStat.5.0 (Ayres. et al., 2007).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Foram coletadas um total de 113.219 folhas novas de 315 galhos em 105 (cento e cinco) árvores durante as quatro campanhas, duas na época menos chuvosa e duas na época mais chuvosa. Do total de folhas novas coletadas, 76.800 (67,8%) foram lançadas na época menos chuvosa e 36.419 (32,2%) brotaram no período mais chuvoso (Tabela 1).

Em estudos de monitoramento da fenologia foliar com auxílio de binóculos a partir do solo, Brando *et al.* (2010) relataram que cerca de 60% de todas as árvores tinham folhas novas na estação seca e que a porcentagem de árvores com folhas novas cai consistentemente para aproximadamente 20% no período chuvoso. Resultados semelhantes foram encontrados na Reserva Florestal Ducke por Alencar *et al.* (1979) e Alencar (1991). Estes autores descreveram padrões de fenologia foliar para 81 árvores de um total de 27 espécies monitoradas a partir do solo todos os meses por 12 anos.

Tabela 1: Proporções e valores totais de folhas lançadas em cada período sazonal, e; razão: seca e chuvoso; e valores de *p* são referentes às comparações das época sazonais.

	Num.de		FN	FND	FNI	FN total	
	árvores	NFNI	NFND	Total	(%)	(%)	(%)
Chuvoso	37	8138,0	28281,0	36419,0	77,7	22,3	32,2
Seco	68	19725,0	57075,0	76800,0	74,3	25,7	67,8
Total	105	27863,0	85356,0	113219,0	75,4	24,6	100
Razão							
(seco/chuvoso)		2,42	2,02	2,11	0,96	1,15	2,11
<i>p</i>		0,13	0,43				

*NFNI – número de folhas novas intactas; NFND, número de folhas novas com dano pela herbivoria; FN total – número de folhas novas totais; FND %percentagem de folhas novas danificadas; FNI %percentagem de folhas novas intactas; FM total %percentagem de folhas novas observadas

Em análises feitas por satélite com o uso do índice de vegetação EVI do sensor MODIS, Huete *et al.* (2006) e Saleska *et al.* (2007) detectaram que o maior grau de esverdeamento ocorre no período menos chuvoso quando comparado ao mais chuvoso, indicando também maior taxa de renovação foliar nesse período do ano. Enquanto que em monitoramento por câmeras do dossel superior da floresta, Lopes *et al.* (2016), no sítio ATTO - *Amazon Tall Tower Observatory*, relataram que a maior renovação foliar esteve nos meses mais secos e a menor %percentagem nos meses mais chuvosos. Além destes, outros estudos mais recentes detectaram o mesmo padrão de lançamento de folhas novas na Amazônia central (Albert *et al.*, 2018; Wu *et al.*, 2016). Estudos de monitoramento feitos em torre de estação micrometeorológicas na Amazônia central Brasileira, com medidas diretas de fluxos de gás carbônico pelo método da covariância de vórtices turbulentos, evidenciaram maior capacidade fotossintética das plantas no final do período menos chuvosos, o que sugere maior renovação foliar (Restrepo-Coupe *et al.*, 2013; Lopes *et al.*, 2016).

A tabela 1 mostra que do total de folhas novas lançadas no período menos chuvoso (76.800 FN), 74,3% foram danificadas por insetos herbívoros (FND) e 25,7% das folhas novas estavam intactas (FNI). No período mais chuvoso as folhas novas danificadas chegaram a 77,7% e folhas novas intactas a 22,3%. Estes resultados mostram ainda que os números de folhas, em %percentagem de FND, não diferem entre os períodos sazonais ($p = 0,43$) de menos chuva e mais chuva (74,3% e 77,7%, respectivamente). O mesmo ocorreu para as folhas novas intactas (25,7% e 22,3%, respectivamente, com $p = 0,13$).

Ao analisar o conjunto total de folhas novas danificadas, assim como as intactas, agregando-se os dois períodos sazonais, percebe-se que os herbívoros danificaram cerca de 75,4% das folhas novas deixando as demais 24,6% intactas, conforme representado tabela 1, para o conjunto de todos os indivíduos.

Bixenmann et al. (2016) examinaram as respostas induzidas por herbívoros para quatro espécies de Ingá, e quantificaram as defesas químicas de folhas em expansão, incluindo compostos fenólicos, saponina e aminoácidos tóxicos em estratos experimentais no campo, com e sem lagartas, e mostraram que as defesas químicas não responderam à herbivoria. Além disso, as folhas recém lançadas, ainda em estágio de expansão, apenas apresentaram pequenos aumentos no investimento em metabólitos secundários e nenhuma mudança qualitativa no composto fenólico em resposta ao herbívoro. As lagartas alimentaram-se por 5 a 9 dias, quando as folhas cresceram de 15% a 80% do tamanho total. Estas folhas perderam, nos poucos dias de consumo, aproximadamente 25% de sua área. Os resultados de Bixenmann et al. (2016) reforçam a hipótese de que os herbívoros têm preferência por folhas mais jovens (Reichle et al., 1973; Rockwood e Glander, 1979; Coley, 1980), por terem menores quantidades de lignina, apresentarem mais proteínas e serem mais palatáveis (Tanton, 1962; Grime et al., 1968; Feeny, 1970; 1976; Milton, 1979).

Ao analisarmos separadamente apenas árvores pareadas (tabela 2), ou seja, os indivíduos que fizeram lançamentos (brotamentos) de folhas nos dois períodos sazonais, encontramos 21 árvores que lançaram um total de 40.003 folhas novas. Deste total, 21.147, cerca de 52,9%, brotaram no período menos chuvoso e 18.856, aproximadamente 47,1%, no período mais chuvoso. Do total de folhas novas lançadas no período menos chuvoso, 82,2% estavam danificadas e 17,8% permaneceram intactas, enquanto que período mais chuvoso, das 18.856 folhas novas, 78,4% estavam danificadas e 21,6% permaneceram intactas (tabela 2). Percentualmente, também, não foram observadas diferenças significativas entre o número de folhas novas danificadas pela herbivoria e intactas entre os dois períodos.

Tabela 2: Massa e área foliar: total ideal e consumida pelos herbívoros; e proporção de FN: total, intactas e com dano pela herbivoria, das mesmas árvores (21 árvores) que fizeram lançamento de FN nos dois períodos sazonais.

	Razão				<i>P</i>
	Seca	Chuvosa	Seca/chuva	Total	
M. total (kg)	5,87	5,74	1,02	11,61	0,72
M. ideal (kg)	9,65	7,57	1,27	17,22	0,12
M. cons. (kg)	3,78	1,84	2,06	5,62	0,001
AF total (m ²)	0,75	0,92	0,82	1,67	0,32
AF ideal m ²)	1,27	1,20	1,06	2,46	0,83
AF cons.(m ²)	0,51	0,28	1,85	0,79	0,01
FN total	21147,00	18856,00	1,12	40003,00	0,0001
FN total (%)	52,9	47,1	1,1	100,0	
FND (%)	82,2	78,4	1,0		
FNI (%)	17,8	21,6	0,8		

* Massa (*M*) e área foliar (*AF*): total, ideal e consumida; Folhas Novas (*FN*); Folha nova danificada (*FND*) (*FNI*) e folha nova intacta).

Para a massa foliar das folhas novas coletadas nas árvores pareadas, obteve-se um total de 11,6 kg de massa seca. Destes, cerca de 5,87 kg foram amostrados no período menos chuvoso e os 5,74 kg restantes no período mais chuvoso. Se todas as folhas novas coletadas estivessem intactas (M_{ideal}), ou seja, se nenhuma folha tivesse sido atacada por herbívoro e, considerando que a massa seca média de folhas intactas de cada espécie é a massa ideal, então o valor de M_{ideal} seria de aproximadamente 17,2 kg, sendo 9,65 kg no período menos chuvoso e 7,57 kg no período mais chuvoso.

Entretanto, quando consideramos a massa seca ideal (MS_{ideal}), a qual considera a massa média das folhas e que todas as folhas amostradas seriam intactas, os dados apontam para uma maior taxa de herbivoria no período menos chuvoso. Na estação menos chuvosa, a massa consumida estimada por herbivoria foi de 3,78 kg, ou seja, massa ideal estimada de 9,65 kg menos a massa seca total (MS_{tot}) medida de 5,87 kg, enquanto que no período mais chuvoso esse valor foi de 1,83 kg (7,57 kg de MS_{ideal} menos 5,74 kg de MS_{tot}). A massa seca consumida por herbivoria foi estimada em 39,2% da massa seca ideal na estação menos chuvosa, e em 24,2% na estação chuvosa. Portanto, considerando a massa seca consumida por herbívoros, o

período de seca (de menos chuvas) apresentou a maior quantidade de massa foliar consumida em relação ao consumo no período chuvoso.

Os valores obtidos para MS_{tot} foram semelhantes para ambas os períodos. Entretanto, a massa seca consumida pelos herbívoros foi distinta entre períodos ($p = 0,0007$). Em termos de MS de FN o período menos chuvoso teve uma pressão de herbivoria de 2 kg a mais quando comparado ao período mais chuvoso. Percentualmente, as folhas novas brotadas no período menos chuvoso foram duas vezes mais consumidas pela herbivoria quando comparadas às folhas novas herbivoradas no período mais chuvoso.

Em relação à área foliar consumida (herbivoradas), observam-se as mesmas tendências dos resultados encontrados para massa seca foliar. No período menos chuvoso cerca de 40,4% da área foliar foi consumida, enquanto que no período mais chuvoso foi de apenas 23,1%, mostrando que a pressão dos herbívoros deixa apenas cerca de 59.6% da área de lâmina foliar no período sazonal seco, enquanto que no chuvoso sobram cerca de 76,1% de área foliar para os indivíduos arbóreos desta comunidade. Tanto no parâmetro de AF_{tot} , quanto no AF_{ideal} , não ocorreu diferença estatística significativas entre os períodos sazonais. Contudo, conforme apresentado na Tabela 2, houve maior consumo de área foliar no período menos chuvoso ($p = 0,0051$) em relação ao mais chuvoso, com $0,51 \text{ m}^2$ e $0,28 \text{ m}^2$, respectivamente. Considerando a área foliar consumida por herbivoria, o período de menor precipitação apresentou maior área foliar consumida em relação ao período mais chuvoso, com cerca de $1,85 \text{ m}^2$. Estes resultados mostram que a maior atividade da herbivoria no dossel superior da floresta ocorre no período de menor precipitação (época mais seca), que é o período do ano com maior lançamento de folhas novas (Nelson et al. 2014; Alencar et al. 1979; Alencar 1991; e Brando et al. 2010).

A dinâmica sazonal observada poderia ser uma forma de compensação da floresta às massas e área foliar consumidas pela herbivoria, ou seja, a floresta lança mais folhas novas para compensar a massa e AF consumidas pela herbivoria e, assim, aproveitar ao máximo a energia disponível do período (Jurik et al., 1979; Kitajima et al., 1997, 2002; Albert et al., 2018) para suas atividades fotossintéticas, e conseqüentemente aumentando a produtividade primária bruta da floresta (Restrepo-Coupe et al., 2013).

Nossos resultados, de maior atividade de herbivoria no dossel superior da floresta no período que menos chove, sugerem ainda que, ocorra o inverso aos dados coligidos na literatura para ambientes mais sombreados, como para o sub-bosque de florestas (Liang & Stehlik, 2009; Salgado- Luarte & Gianoli, 2017), os quais apresentam menor luminosidade, apontando para uma maior atividade da herbivoria no período mais chuvoso. Isso pode ser um indicativo de

que a atividade de herbivoria seja fortemente induzida pelas condições climáticas, no caso a pluviosidade, uma vez que, no período mais chuvoso, ocorre menor atividade da herbivoria no dossel superior da floresta e isto pode ser uma estratégia dos próprios herbívoros de migrarem para outros estratos em busca de proteção aos impactos da chuva.

Ainda que estudos apontem altas correlações entre atividade da herbivoria e luminosidade (Da Silva *et al.* 2021, Chacón; Armesto, 2006; Richards & Coley, 2007) em plantios florestais, a menor atividade da herbivoria no dossel da floresta estudada, no período chuvoso, conforme tabela 1, indicam que ocorre uma diminuição da quantidade da atividade de herbivoria com o aumento da precipitação, haja visto que a emissão de folhas foi praticamente a metade da verificada na estação com menos chuva e as porcentagens de atividade da herbivoria foram estatisticamente semelhantes, Barreto *et al.* (2021) trabalhando em uma floresta na região de Santarém encontrou que apenas 29,9 % das folhas avaliadas em seu estudo não sofreram ação da herbivoria, valores percentuais muito próximos aos também encontrados nos dois períodos sazonais neste estudo.

CONCLUSÃO

O brotamento de folhas novas no período menos chuvoso não é uma estratégia de fuga aos insetos herbívoros, pois a maior atividade de herbivoria no dossel superior da floresta ocorre na estação menos chuvosa, sendo duas vezes maior que no período chuvoso.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Aizen, M. A. 1995. Leaf phenology and herbivory along a temperature gradient: a spatial test of the phenological window hypothesis. *Journal of Vegetation Science*, (6): 543-550.

Albert, L P.; Wu, J.; Prohaska, N.; de Camargo, P. B.; Huxman, T. E.; Tribuzy, E. S. *et al.* 2018. Age-dependent leaf physiology and consequences for crown-scale carbon uptake during the dry season in an Amazon evergreen forest. *New Phytologist.*, 1-15.

Alencar, J. C. (1991). Estudos fenológicos de espécies florestais arbóreas e de palmeiras nativas da Amazônia. In A. L. Val, R. Figlioulo, & E. Feldberg (Eds.), *Bases científicas para estratégias de preservação e desenvolvimento da Amazônia: Fatos e perspectivas* (pp. 215–220). Manaus: Instituto Nacional de Pesquisas da Amazonia.

Alencar, J. C., de Almeida, R. A., & Fernandes, N. P. (1979). Fenologia de espécies florestais em floresta tropical úmida de terra firme na Amazonia Central. *Acta Amazonica*, 9(1), 163–198.

Andreae, M. O., Acevedo, O. C., Araújo, A., Artaxo, P., Barbosa, C. G. G., Barbosa, H. M. J., Yáñez-Serrano, A. M. (2015). The Amazon Tall Tower Observatory (ATTO) in the remote Amazon Basin: Overview of first results from ecosystem ecology, meteorology, trace gas, and aerosol measurements. *Atmospheric Chemistry and Physics Discussions*, 15(18), 11599–11726.

Ayres, M. et al. *Bio Estat 5.0: Aplicações estatísticas nas áreas das ciências Bio-médicas*. Belém: Sociedade Civil do Mamirauá, 2007.

Barreto, J. R., Berenguer, E., Ferreira, J., Joly, C. A., Malhi, Y., Maria, M., & Barlow, J. (2021). Assessing invertebrate herbivory in human-modified tropical forest canopies. *Ecology and Evolution*, 11(9), 4012–4022.

Bixenmann, R. J.; Coley, P. D.; Weinhold, A. & Kursar, T. A: High herbivore pressure favors constitutive over induced defense. *Ecology and Evolution* 2016; 6(17): 6037–6049. doi: 10.1002/ece3.2208.

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.

Cao, M. & Woodward, F. I. Net primary and ecosystem production and carbon stocks of terrestrial ecosystems and their responses to climate change. *Global Change Biology* 4, 185–198 (1998).

Chacon, P., & Armesto, J. J. (2006). Do carbon-based defences reduce foliar damage? Habitat-related effects on tree seedling performance in a temperate rainforest of Chiloé Island, Chile. *Oecologia*, 146(4), 555-565.

Chauvel, A. (1982). O Latossolo Vermelho nos Ecosystemas das Bacias Experimentais do INPA e Região. *Acta Amazonica*, 12, 38-47.

Chauvel, a.; Guillaumet, j.l. & Schubart, h.o.R. Importance et distribution des racines et des êtres vivants dans un “Latossol” argileux sous forêt amazonienne. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 24:19-48, 1987.

Coley, P. D., Bryant, J. P., & Chapin, F. S. (1985). Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science*, 230(4728), 895-899.

Coley, P. D; Barone, J. A. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Ann. Coley, Phyllis D. Effects of leaf age and plant life history patterns on herbivory. Nature*, v. 284, n. 5756, p. 545-546, 1980.

Da Rocha, H.R.; Humberto, R. Manzi, A. O.; Cabral, O. M., Miller, S. D.; Goulden, M., L.; et al. 2009. Patterns of water and heat flux across a biome gradient from tropical forest to savanna in Brazil. *Journal of Geophysical Research.*, (114): 1-8.

Da Silva, D. C.; Guimarães, Z. T. M. ; Ferreira dos Santos, V. A. H. ; Grandis, A.; Palacios, C. E. ; Ferreira, M. J. . Herbivory and leaf traits of Amazonian tree species as affected by irradiance. *Plant Biology*, v. 23, p. 229-240, 2020.

- Feeny, P. P. 1970. Seasonal Changes in Oak Leaf Tannins and Nutrients as a Cause of Spring Feeding by Winter Moth Caterpillars. **Ecology**, 51:565-581.
- Feldpausch, T. R. et al. Tree height integrated into pantropical forest biomass estimates. *Biogeosciences* 9, 3381–3403 (2012).
- Forrister, D. L., Endara, M. J., Younkin, G. C., Coley, P. D., & Kursar, T. A. (2019). Herbivores as drivers of negative density dependence in tropical forest saplings. *Science*, 363(6432), 1213-1216.
- GRACE, J.; MALHI, Y., HIGUCHI, N., MEIR, P. 2001. Productivity of tropical rain forest. In: ROY, J.; SAUGIER, B.; MOONEY, H.A (Ed.). **Terrestrial global productivity**. p.401-426.
- Grime, J. P., S. F. MacPherson-Stewart, and R. S. Dearnan 1968. An Investigation of Leaf Palatability using the Snail *Cepea nemoralis*. **Journal of Ecology**, 56:405 - 420.
- Huete, A. R., Didan, K., Shimabukuro, Y. E., Ratana, P., Saleska, S. R., Hutyyra, L. R., & Myneni, R. B. (2006). Amazon rainforests green-up with sunlight in dry season. *Geophysical Research Letters*, 33(6), L06405. <http://dx.doi.org/10.1029/2005GL025583>
- Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE). **Folha SA21 -Santarém: geologia, geomorfologia, pedologia, vegetação e uso potencial da terra** Rio de Janeiro: IBGE, Projeto RADAMBRASIL, 1976.
- Jurik, T. W, Chabot, J. F, Chabot, B. F. 1979. Ontogeny of photosynthetic performance in *Fragaria virginiana* under changing light regimes. *Plant Physiol*, (63): 542–547.
- Kitajima, K.; Mulkey, S.; Wright, S. 1997. Decline of photosynthetic capacity with leaf age in relation to leaf longevities for five tropical canopy tree species. *American Journal of Botany*, (84): 702-708.
- Kitajima, K.; Mulkey, S.S.; Samaniego, M.; Wright, S. 2002. Decline of photosynthetic capacity with leaf age and position in two tropical pioneer tree species. *American Journal of Botany*, (89): 1925-1932.
- Kozlov, M. V., & Zvereva, E. L. (2017). Background insect herbivory: impacts, patterns and methodology. In *Progress in Botany* Vol. 79 (pp. 313-355). Springer, Cham.
- Kozlov, M. V., Lanta, V., Zverev, V., & Zvereva, E. L. (2015). Global patterns in background losses of woody plant foliage to insects. *Global Ecology and Biogeography*, 24(10), 1126-1135.
- Lamarre, G. P., Baraloto, C., Fortunel, C., Dávila, N., Mesones, I., Rios, J. G., ... & Fine, P. V. (2012). Herbivory, growth rates, and habitat specialization in tropical tree lineages: implications for Amazonian beta-diversity. *Ecology*, 93(sp8), S195-S210.
- Liang, Y. (2009). Relationship between shade and herbivory in *Asarum canadense* (Wild Ginger). *University of Toronto Journal of Undergraduate Life Sciences*, 3(1).

- Lopes, A. P., Nelson, B. W.; Wu, J. Graça, P. M. L. de A.; Tavares, J. V.; Prohaska, N. et al. 2016. Leaf flush drives dry season green-up of the Central Amazon. *Remote Sensing of Environment*, (182): 90–98.
- Milton, K. 1979. Factors Influencing Leaf Choice by Howler Monkeys: A Test of Some Hypotheses of Food Selection by Generalist Herbivores. **American Naturalist**, 114:362-368.
- Murali, K. S., & Sukumar, R. (1993). Leaf flushing phenology and herbivory in a tropical dry deciduous forest, southern India. *Oecologia*, 94(1), 114-119.
- NASA: EarthDATA – Open Access for open Science. Acessado em: <https://earthdata.nasa.gov/> . visualizado em 23 de novembro de 2021.
- Nelson, B.W.; Tavares, J. V.; Wu, J.; Valeriano, D. M.; Lopes, A. P.; Marostica, S. F. et al. 2014. Seasonality of Central Amazon Forest Leaf Flush Using Tower-Mounted RGB Camera. (<https://agu.confex.com/agu/fm14/meetingapp.cgi#Paper/7861>). Acessado: 28/09/2018.
- Pan, Y.; Birdsey, RA.; Phillips, OL.; Jackson, RB. 2013. The structure, distribution, and Biomass of the World’s Forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 2013. 44:593–622.
- Reichle, D. E., R. A. Goldstein, R. Van Hook, Jr., and G. J. Dodson. 1973. Analysis of Insect Consumption in a Forest Canopy. **Ecology**, 54:1076-1084.
- Restrepo-coupe, N.; da Rochac, H. R.; Hutyrá, L. R.; da Araujo, A. C.; Borma, L. S. et al. 2013. 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*, .182–183, p.128–144.
- Rev. Ecol. Syst, v. 27, 1996. p. 305-335.
- Richards, L. A., & Coley, P. D. (2007). Seasonal and habitat differences affect the impact of food and predation on herbivores: a comparison between gaps and understory of a tropical forest. *Oikos*, 116(1), 31-40.
- Rockwood, L. L., and K. E. G lander 1979. Howling Monkeys and Leaf-cutting Ants: Comparative Foraging in a Tropical Deciduous Forest. **Biotropica**, 11:1-10.
- Rueden, C. T., Schindelin, J., Hiner, M. C., DeZonia, B. E., Walter, A. E., Arena, E. T., & Eliceiri, K. W. (2017). ImageJ2: ImageJ for the next generation of scientific image data. *BMC bioinformatics*, 18(1), 1-26.
- Saleska, S.R.; Didan, K.; Huete, A.R.; Da Rocha H. R. 2007. Amazon forests green-up during 2005 drought. *Science*, 318(5850): 612.
- Salgado-Luarte, C., & Gianoli, E. (2017). Shade tolerance and herbivory are associated with RGR of tree species via different functional traits. *Plant Biology*, 19(3), 413-419.
- Souza, R. A. F.; Corrêa, M. P.; Ceballos, J. C.; Angelis, C. F.; Machado, L. A. T.; Lima, F. A.; Macedo, S. R. (2005) Contribuições à Meteorologia por satélite: produtos operacionais do CPTEC. *Boletim da Sociedade Brasileira de Meteorologia*, vol. 29, n. 2, p. 52-64.

Steege, H.; Pitman, N.C.A.; Sebatier, D.; Baraloto, C.; Salomão, R.P.; et al. 2013. Hyperdominance in the Amazonian Tree Flora. *Science*. Vol. 342. (6156):1243092.

Strauss, S. Y., & Agrawal, A. A. (1999). The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(5), 179-185.

Tanton, M. T. 1962. The effect of leaf “Thoughtness” on the Feeding of the Larvae of the Mustard Beetle *Phaedon cochleariae*. ***Entomologia Experimentalis et Applicata***, 5:74-78.

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.

WU, J.; Albert, L. P. ; Lopes, A. P; Restrepo-Coupe, N.; Hayek, M.; Wiedemann, K. T. et al. 2016. Leaf development and demography explain photosynthetic seasonality in Amazon evergreen forests. *Science*. (351): 972-976.

Zhao, M. & Running, S. W. Drought-induced reduction in global terrestrial net primary production from 2000 through 2009. *Science* 329, 940–943 (2010).

CAPÍTULO III. LANÇAMENTO MACIÇO DE FOLHAS NOVAS NOS DOIS PERÍODOS SAZONAIS E ASPECTOS DAS CARACTERÍSTICAS FOLIARES NOVAS DO DOSSEL NA AMAZÔNIA CENTRAL

MASSIVE RELEASE OF NEW LEAVES IN TWO SEASONAL PERIODS AND ASPECTS LEAF CHARACTERISTICS OF THE CANOPY IN THE CENTRAL AMAZON

RESUMO

A floresta amazônica apresenta um padrão de brotamento foliar durante o período de menor precipitação, e dentre as hipóteses sugeridas estão que o lançamento foliar ocorre nesta época para suportar o período seco com folhas mais jovens que trocam menos água com a atmosfera ou que a radiação fotossinteticamente ativa (PAR) é o fator que determina a formação de folhas novas para aproveitar a maior luminosidade com folhas com maior capacidade fotossintética. O objetivo deste trabalho foi testar se folhas novas lançadas nos distintos períodos sazonais apresentam características morfológicas distintas que possibilitem explicar o motivo da maior emissão de folhas no período mais seco, gerando indicativos a respeito das hipóteses hídricas e PAR para o lançamento de folhas. O estudo foi desenvolvido na Estação de Pesquisa Amazon Tall Tower Observatory, onde foram avaliados dezoito indivíduos arbóreos dos quais foram coletados três galhos do dossel superior que emitiram folhas nos dois períodos sazonais, seco e chuvoso. Foram selecionadas folhas em bom estado fitossanitário das quais foram determinadas a massa, área, volume, densidade, teor de água da folha. Para o estudo de anatomia da epiderme das folhas foram conservadas em álcool 70%, dissociadas as epidermes nas quais avaliou-se a densidade de estômatos e de células epidérmicas ordinárias, razão entre os diâmetros equatorial e polar, índice estomático e área estomática. Foi testado se folhas emitidas no período sazonal menos chuvoso apresentavam estruturas diferentes das emitidas no período chuvoso para estes parâmetros, indicando adaptações a condições climáticas diferentes. Os resultados mostram que não houve diferenças anatômicas e morfológicas entre folhas que foram lançadas no período seco e chuvoso na região de estudo e nossos resultados indicam que não há evidências para sustentar as hipóteses PAR e hídrica para o lançamento maciço de folhas no período seco na região em que o trabalho foi desenvolvido.

Palavras-chave: Emissão de folhas, meteorologia, Amazônia central.

Abstract:

The Amazon forest presents a leaf budding pattern during the period of lesser precipitation, and among the suggested hypotheses are that the leaf release occurs at this time to support the dry period with younger leaves that exchange less water with the atmosphere or than photosynthetically radiation active (PAR) is the factor that determines the formation of new leaves to take advantage of greater luminosity with leaves with greater photosynthetic capacity. The aim of this work was to test the hydro and PAR hypotheses to explain the reason for the emission of leaves in the driest period. The study was carried out at the Amazon Tall Tower Observatory Research Station, where eighteen individual trees were evaluated, from which three branches of the upper canopy that emitted leaves in both seasonal periods, dry and rainy,

were collected. Leaves in good phytosanitary condition were selected from which the mass, area, volume, density and water content of the leaves were determined. To study the anatomy of the epidermis, the leaves were preserved in 70% alcohol, dissociated the epidermis in which the density of stomata and ordinary epidermal cells, ratio between equatorial and polar diameters, stomatal index and stomatal area were evaluated. It was tested whether leaves emitted in the less rainy seasonal period had different structures from those emitted in the rainy period for these parameters, indicating adaptations to different climatic conditions. The results show that there were no anatomical and morphological differences between leaves that were released in the dry and rainy season in the study region and our results indicate that there is no evidence to support the PAR and water hypothesis for massive leaf release in the dry period in the region. in which the work was developed.

Keywords: Leaf emission, meteorology, central Amazon.

INTRODUÇÃO

Em uma abordagem ecológica, morfológica e fisiológica integradas, a otimização de funções das folhas, por meio da sincronização do nascimento de novas folhas em condições ambientais favoráveis, pode ser um caminho para se formular hipóteses que expliquem tal evento. As principais funções atribuídas às folhas estão relacionadas ao processo fotossintético e à transpiração (Taiz e Zeiger 2013, Tozato 2015). As características estruturais e anatômicas das folhas são definidas durante seu crescimento e desenvolvimento inicial (Dias, et al. 2016), e são moduladas pelas condições ambientais, dentre eles, o déficit de pressão de vapor (DPV), a temperatura do ar e disponibilidade de luz e água para a planta (Castro e Alvarenga, 2002). Assim, algumas características de anatomia foliares indicam as condições ambientais experimentadas durante o seu crescimento e desenvolvimento (Poole, 1996). Assim, as modificações que ocorrem na morfologia e anatomia das folhas podem estar correlacionadas às trocas gasosas e outras características intrínsecas ao crescimento e desenvolvimento das plantas (Lima Junior et al., 2006).

Folhas que se desenvolvem durante um período de estresse hídrico tendem a apresentar características anatômicas que permitem seu funcionamento de forma eficiente em tais condições (Shao et al., 2008; Bosabalidis e Kofidis, 2002; Chartzoulakis et al., 2002; Binks et al., 2016), podendo apresentar estômatos com tamanho reduzido, conferindo maior controle de abertura e fechamento estomático e, conseqüentemente, maior eficiência no uso da água (Reich e Borchert, 1988). Os estômatos tem um papel fundamental na dinâmica de assimilação de gás carbônico, bem como na manutenção das condições hídricas da planta além de contribuir com

a dissipação de energia na folha (Wang et al. 2020). Mediavella et al. (2021) relatam que as características anatômicas estomáticas de plantas que se desenvolvem em diferentes condições de disponibilidade de água tendem a variar, bem como limbos foliares formados em condições limitantes de água tendem a formar estruturas que permitem o melhor controle da perda de água.

A luz atua como reguladora de vários processos do desenvolvimento das plantas, bem como a taxa fotossintética, assimilação de nitrogênio, biossíntese de pigmentação, morfologia e anatomia foliar (Schluter et al., 2003). Sob condições de alta luminosidade, as folhas desenvolvem características que permitem não somente sua sobrevivência, mas também melhor eficiência no aproveitamento da radiação fotossinteticamente ativa (PAR) (Almeida, 2007; Castro e Alvarenga, 2002).

Folhas expostas sob diferentes condições de luminosidade, apresentam diferenças na morfologia, sendo que as folhas que crescem sob alta luminosidade, geralmente apresentam maiores espessura, densidade estomática, menor área foliar e menos complexos coletores de luz, quando comparadas a folhas que crescem em ambientes mais sombreados, e estas alterações nas estruturas das folhas estão relacionadas à capacidade de adaptação das plantas aos diferentes ambientes (Larcher, 2000). As características morfológicas como a massa e área foliar específica, a densidade e a espessura de folha, têm sido descritas como bem relacionadas com as condições do ambiente de luz e nutrição em que as folhas se formam (Warren and Adams 2001; Walcroft et al. 2002, Bosco et al. 2020).

As causas do lançamento maciço de folhas novas na época mais seca em comparação ao período mais chuvoso em floresta de Terra firme na Amazônia Central e Oriental (Albert et al., 2018; Lopes et al., 2016; Wu et al., 2016; Alencar et al. 1979; Alencar 1991; e Brando et al. 2010), ainda não estão claras na literatura. Hipóteses foram levantadas na tentativa de explicar este fenômeno, dentre eles estão as hipótese hídrica em que, folhas que nascem folhas no início da estação seca apresentam características anatômicas que permitem melhor desempenho frente às condição de estresse hídrico, apresentando melhor eficiência no controle estomático, quando comparado às folhas que são emitidas na época que mais chove; e a hipótese da disponibilidade PAR, em que folhas que são emitidas no início e durante a estação seca - atingem sua CF máxima com o amadurecimento das folhas coincidindo com o pico de PAR, Albert et al., (2018) e Wu et al., (2016) - ajustam-se morfológica e anatomicamente para terem melhor de PAR (Lopes, et al. 2016).

Neste contexto, o presente estudo teve como objetivo investigar o efeito das variações da disponibilidade de PAR e hídrica sobre as características morfoanatômicas de folhas que foram emitidas no dossel superior da floresta em cada período sazonal, de maior e menor precipitação em uma floresta de terra firme na Amazônia Central.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi conduzido em uma área de floresta de terra firme no sítio de pesquisa Amazon Tall Tower Observatory - ATTO, localizado a 131 m de altitude na Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Uatumã (RDS, Uatumã/AM), 2°8'32.42"S; 59°0'3.50"O (Figura 1). Segundo a classificação de Köppen, a região é do tipo Amw, tropical, úmido e quente. A precipitação média é de 2.026 mm (IDESAM, 2009), a temperatura média é de 26° C e a umidade relativa do ar média de 80% (da Rocha et al.; 2009, Andreae et al.; 2015).

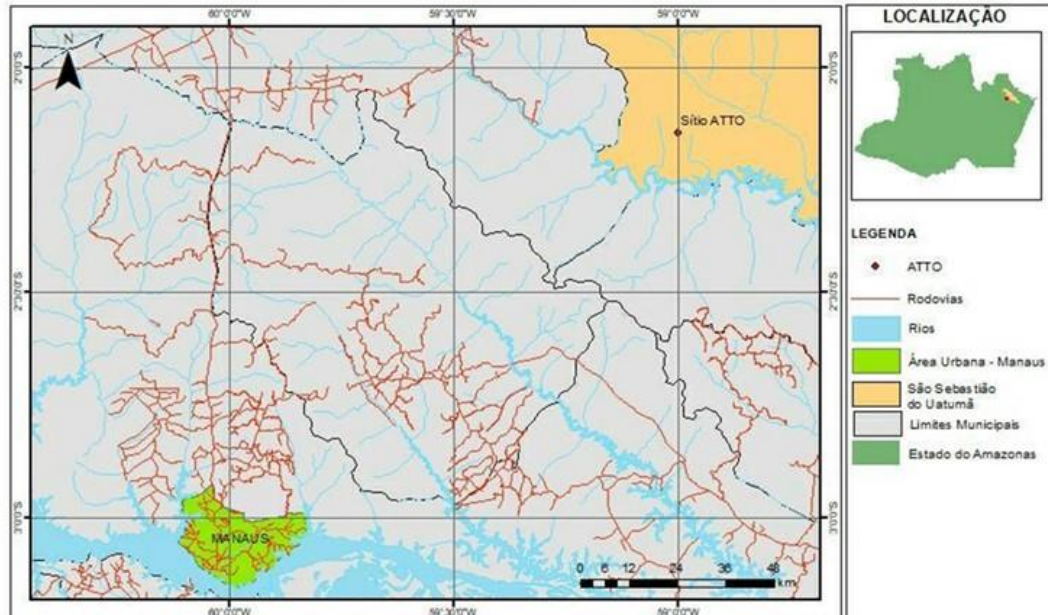


Figura 1. Localização do sítio experimental do projeto ATTO.

O relevo é suave ondulado a ondulado com dissecação convexa e tabular, também formado por planícies de acumulação do terraço aluvial. Os solos predominantes são do tipo Latossolo Amarelo Distrófico (IBGE, 1976). Nos platôs o solo possui constituintes minerais resistentes a alterações, tais como caulinita, quartzo, óxidos e hidróxidos de ferro (Fe) e

alumínio (Al) (Chauvel, 1982). Nos primeiros 30 cm o solo é composto de 65% a 75% por argila, sendo assim considerado como solos argilosos (Latosolos Amarelos) e abaixo dessa camada (2 a 4 metros de profundidade) são considerados muito argiloso, com 80% a 90% de argila (Chauvel et al., 1987).

O tipo da vegetação é predominantemente classificado como Floresta Ombrófila Densa aluvial com dossel emergente, com altura média de aproximadamente 35 metros e árvores que podem ultrapassar 45 metros. A cada hectare, ocorrem aproximadamente 600 árvores e mais de 140 espécies (Andreae et al.; 2015), sendo os gêneros mais abundantes pertencentes às famílias Sapotaceae, Lecythidaceae, Burseraceae, Lauraceae e Chrysobalanaceae (Lopes et al. 2016).

Seleção das árvores

Neste estudo foram coletados galhos das copas do dossel superior da floresta, que apresentavam folhas novas (FN) expostas à luz solar. Definiu-se FN àquelas que foram emitidas no período sazonal em que o ramo foi coletado. Para identificar os indivíduos com FN, (i) utilizou-se imagens de câmera RGB (RGB Stardot Netcam XL 3MP) que monitoram o dossel superior da floresta; (ii) observações com auxílio de binóculos; (iii) e coleta dos galhos nas árvores.

As imagens foram avaliadas no período entre 9:30 às 12:30, sendo selecionada uma imagem para cada dia em condições de luminosidade difusa, pois nestas condições de radiação a luminosidade é mais uniforme sobre o campo de visada para captura de imagens pela câmera, além disso, o campo de captura da câmera, engloba aproximadamente quatro hectare de floresta, e isto permitiu nitidamente observar um total de 267 copas (Lopes et al., 2016). Do alto da torre meteorológica utilizada para o monitoramento por câmera RGB, 40 metros a cima do dossel superior da floresta, fez-se observações com auxílio de binóculos para identificar as árvores que apresentavam folhas novas. Dos indivíduos identificados com FN foram retirados três galhos das partes mais altas da copa, e nestes avaliadas as características tais como: grau lignificação, esverdeamento e amadurecimento das folhas e galhos, constatando-se que de fato os galhos continham folhas novas daquela estação.

As árvores estudadas foram previamente inventariadas e amostras destas foram coletadas para identificação por parobotânicos do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) e depositadas no herbário do INPA. As árvores identificadas por parobotânicos, apresenta uma numeração, e para facilitar a seleção das árvores com folhas novas ao observar

as imagens diárias, foi feito um polígono na copa de cada árvore e dentro deste a numeração de identificação. Foram anotados o início e o fim do brotamento (lançamento) de FN, em dia, mês e ano, para cada árvore.

Foram realizadas quatro campanhas, sendo duas no período mais chuvoso (maio de 2019 e de 2021) e duas no período menos chuvoso (setembro de 2019 e 2020). Foram coletados galhos de 1 metro de comprimento a partir do ápice para a base, sendo retiradas e contadas todas as FN.

Anatomia quantitativa

Para os parâmetros de anatomia quantitativa foliares, foram selecionadas árvores que fizeram emissão de FN nos dois períodos sazonais estudados: período de maior e período de menor precipitação na Amazônia Central.

De cada árvore, foram coletados três galhos, de cada galho foram utilizadas três folhas lançadas em cada período sazonal estudado, as quais estavam completamente expandidas e com bom estado fitossanitário. Estas folhas foram seccionadas na região central e conservadas em álcool 70% até o momento da realização dos cortes foliares e dissociação das epidermes.

Para a dissociação das epidermes, foram seccionadas duas amostras da mesma folha, lado direito (A) e esquerdo (B) da região central no terço médio foliar, as quais foram imersas em solução de Franklin (Peróxido de hidrogênio 30%, Ácido Acético 100% 1:1 v/v) e colocadas em estufa (CienlaB 60 l) com temperatura de 70 °C por um período de 24 h, conforme adaptação de Kraus e Arduin (1997). Após a dissociação, as epidermes foram retiradas da solução de Franklin e colocadas em placas de petri contendo água destilada. Nesta etapa foram retirados os excessos de mesofilo ou quaisquer impurezas aderidas à lâmina da epiderme foliar.

As amostras foram coradas em Safranina e desidratadas em diferentes soluções alcoólicas (30%, 50%, 70% e 90%), após a desidratação foi realizada a montagem das lâminas, com glicerina para facilitar a abertura do tecido e a visualização do mesmo. Cada lâmina continha a face abaxial e adaxial de um dos lados (A ou B) de uma folha, sendo que os dois lados foliares A e B foram preparados histologicamente.

A verificação em microscópio óptico (Carl Zeiss Microscopy GmbH), que possui uma câmera acoplada foi realizada com campo de visão ampliada em 400x, sendo observada cada epiderme (face da folha: adaxial e abaxial) e aquelas que apresentavam estômatos foram fotografadas cuidadosamente. Amostras dos lados A e B foram fotografadas em três campos

distintos, ou seja, seis fotos por folha. Para obtenção de uma escala foram tiradas fotografias de uma lâmina milimetrada e nos campos fotografados foi adicionado a escala. As fotografias foram analisadas utilizando o software ImageJ (Ruden et al., 2017). Aos campos fotografados foram adicionado uma escala, onde a cada 184 pixels da imagem corresponde a 20 mm.

Foram avaliados o número de estômatos, razão do diâmetro equatorial (dE) pelo diâmetro polar (dP) dos estômatos, número de células epidérmicas ordinárias, densidade estomática (DE, número de estômatos por mm²), densidade de células epidérmicas ordinárias (DO, número de células por mm²). índice estomático ($IE = DE/(DE + DO)*100$, Salisbury, 1928) e área estomática ($AE = (\pi*(dP/2)*(dE/2))*DE$).

Aspectos morfológicos foliares

Para os parâmetros morfológicos foliares, foram realizados para as mesmas plantas, as quais foram avaliadas as características anatômicas para ambos os períodos sazonais, sendo avaliadas apenas as folhas novas emitidas na estação.

Amostras de folhas destinadas a determinação de biomassa foram levadas ao laboratório onde foram colocadas para secagem em estufa de circulação e renovação de ar (SL 102 – 1152 l) com temperatura controlada a 70 °C. As amostras permaneceram em estufa até atingirem massa estável, o que ocorreu após 72 h. A determinação da massa fresca e seca foliar foi realizada com uma balança de precisão analítica PM4800 (Mettler-Toledo, inc.), sendo a massa fresca determinada no sítio de coleta. As áreas foliares (AF) foram determinadas com auxílio de um scanner de mesa (para obtenção das imagens) no sítio de coleta e as imagens analisadas com auxílio do programa ImageJ. Uma vez obtidos os valores de área foliar e massa seca das folhas, calculou-se a massa foliar específica (LMA), expressa em g.m⁻². Foram determinadas ainda a densidade foliar, teor de água na folha, e espessura foliar em folhas novas, completamente expandidas e com bom estado fitossanitário (Pérez-Harguindeguy et al. 2016; Poorter et al. 2009).

A densidade da folha (LD), foi determinada pela razão entre a massa seca das folhas (MS) de cada amostras, pelo volume de folhas (Vol). Sendo que para determinação do volume foliar, as amostras foliares foram colocadas por mais 24h em água destilada para saturarem. Após esse processo, tais amostras foram imersas em uma proveta contendo com água destilada, adaptada em cima de uma balança de precisão. O peso deslocado da água corresponde ao volume da amostra (BUCCI et al., 2012). A massa seca por unidade de área (LMA) foi

determinada massa seca de folhas (g), dividido pela área de folhas, o qual foi expresso em $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$. Para determinação da Espessura Foliar (EF), fez-se a razão entre o volume foliar expressas em metros cúbicos (m^3) e a AF em metros quadrados (m^2), que foram convertidos de metros para micrometros, que foi expresso em micrômetros (μm). O parâmetro teor de água na folha (TA), expresso em porcentagem (%) foi determinado a partir da retenção de líquido na folha, calculada pela razão entre a diferença da massa fresca (MF) e seca pela massa seca (MS), diferença esta que foi dividida pelo valor de MS e multiplicado por 100 para obtenção final em porcentagem

Dados meteorológicos

Os dados meteorológicos do local foram obtidos por um conjunto de sensores que estão instalados em uma torre de 90 m de altura. Deste conjunto de dados utilizou-se: (a) temperatura do ar, (b) precipitação e (c) umidade relativa do ar. Os dados de radiação fotossinteticamente ativa foram obtidos pelo site da NASA, para o período de coleta com as coordenadas locais do ATTO. As variáveis ambientais foram monitoradas e registradas em sistemas de coleta dados (CR3000 e CR1000, Campbell, Scientific Inc., EUA), com a temperatura e a umidade relativa do ar sendo determinadas por um termo-higrometro (Thermohygrometer CS215, Rotronic Measurement Solutions, UK) a 36 m de altura. A precipitação foi medida com um pluviômetro automático (TB4, Hydrological Services Pty. Ltd., Austrália), posicionado no topo da torre (Andreae et al. 2015).

Os dados de radiação fotossinteticamente ativa (PAR) foram obtidos, baixando os valores diretamente do site da NASA (2021), medida por satélites ambientais operacionais geoestacionários (GOES) em conformidade com o descrito por Souza et al. (2005). Os valores de PAR na planilha original foram dados em $\text{W} \cdot \text{m}^{-2}$, que foram transformados para $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ utilizando valor de 4,6 e os valores horários médios das 6:00 às 18:00 horas.

Os dados de evapotranspiração foram obtidos pela equação de Thornthwaite (1948), que é uma relação exponencial entre a temperatura média mensal e a evapotranspiração considerando os dados de latitude do sitio de coleta citado acima, os dados de temperatura e precipitação disponibilizados do sitio de coleta. Foi utilizada a metodologia de Camargo et al. (1999).

$$ET_{0M} = 16 (10 \cdot T/I)^a, 0 \text{ } ^\circ\text{C} \leq T \leq 26 \text{ } ^\circ\text{C}$$

Eq.1

Onde, T é a temperatura médio mensal; I o índice térmico imposto pelo regime de temperatura climática local:

$$I = \sum_{n=1}^{12} (0,2T)^{1,514}, T \geq 0 \text{ } ^\circ\text{C} \quad \text{Eq.2}$$

a é descrit pela expressão:

$$a = 6,75 \cdot 10^{-7} \cdot I^3 - 7,71 \cdot 10^{-5} \cdot I^2 + 1,7912 \cdot 10^{-2} \cdot I + 0,49239 \quad \text{Eq.3}$$

Para temperaturas acima de 26 °C foi dada pela expressão:

$$ET_{OM} = -415,85 + 32,24T - 0,43T^2 \quad \text{Eq.4}$$

Para os valores de déficit de pressão de vapor (DPV) do ar foram calculados, utilizando os valores da temperatura do ar e umidade relativa, que foram aplicadas nas equações (Angelocci et al. 2004).

Para a pressão de saturação do ar utilizou-se a equação de Tetens:

$$e_s = 0,61221 \cdot \exp((17,3 \cdot T) \cdot (237,3 \cdot T)^{-1}) \quad \text{Eq.5}$$

Onde T é a temperatura do ar; e a constante 0,61221 é o valor para determinar pressão de saturação em kPa.

Enquanto o DPV foi determinado pela equação:

$$DPV = ((100-UR) \cdot 0,01) \cdot e_s \quad \text{Eq.6}$$

Onde UR é a umidade relativa do ar.

Análise dos dados

Nos parâmetros de anatomia quantitativa da epiderme da folha e morfologia foliares foram analisadas um total de 18 árvores, as quais fizeram lançamento de folhas novas nos períodos de maior e de menor precipitação.

Os dados foram analisados quanto ao seu padrão de distribuição de normalidade, aplicando-se o teste de Shapiro-Wilk (k-amostras). E as médias entre os períodos sazonais foram analisadas pelo teste de média T, com valor de p a 95% de confiança ($p \leq 0,05$). O programa estatístico utilizado foi o BioStat.5.0 (Ayres. et al., 2007).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Observando os valores na tabela 1 para parâmetros anatômicos de folhas novas (FN) dos indivíduos que foram coletados tanto na estação seca quanto na estação chuvosa, pode ser verificado que a distribuição de células estomáticas e ordinárias é semelhante em ambos os

períodos. Embora estudos apontem para formação ontogênica diferenciada por quantidades de luz ou disponibilidade de água no momento da ontogenia foliar (Müller et al 2020, Baruch et al 2020, Liu et al. 2016, Rozendaal et al. 2006), aparentemente, mesmo sob condições de menor luminosidade no período chuvoso ou mesmo no período com menor precipitação na Amazônia, as condições ambientais no período de estudo não foram diferentes o suficiente para determinar uma formação diferenciada na epiderme das folhas observadas.

Tabela 1. Valores médios e os desvios padrões em folhas emitidas no período de chuva e seca e *p* é o valor da probabilidade estatística para as amostras dos dois períodos sazonais; para razão diâmetro equatorial por diâmetro polar da abertura estomática (dE/dP), densidade estomática (DE), densidade de células epidérmicas ordinárias (DCEO), índice estomático (IE) e área estomática (AE).

Parâmetros	Chuva	Seca	P
dE/Dp	0,78 ± 0,22	0,78 ± 0,22	0,996
DE (nº.mm ⁻²)	757 ± 459	780 ± 417	0,867
DCEO (nº.mm ⁻²)	2917,32 ± 1017,94	2843,35 ± 1011,07	0,867
IE (%)	22,03 ± 11,7	22,06 ± 12,03	0,823
AE (µm ²)	258 ± 99,38	252 ± 101,86	0,996

Em seus resultados, Rozendaal et al. (2006) mostraram que o fator que mais determina diferenças entre características morfoanatômicas no desenvolvimento foliar de plantas de uma floresta tropical na Amazônia boliviana é a quantidade de luz e quando elas ocupam um determinado nicho, sol ou sombra, a tendência é que elas se desenvolvam de maneira diferente. Assim os resultados de desenvolvimento das folhas nos períodos mais e menos chuvoso em que realizou-se o estudo apontam que as folhas de dossel têm quantidades muito próximas de radiação luminosa (Rakocevic et al. 2011, Mendes et al. 2017).

Trabalhando com características anatômicas de folha em floresta Ombrófila Densa na região de Joinville, Jardim et al. (2018) encontraram valores de densidade estomática semelhantes aos verificados para este trabalho, quando as folhas se encontravam no dossel, contudo à medida que as folhas foram submetidas à menores quantidades de radiação luminosa os valores de densidade estomática tenderam a diminuir. Assim, aumento da densidade estomática está diretamente relacionado a aumentos da intensidade luminosa, que foi tendência em alguns estudos (Duz et al., 2004; Santos et al., 2010; Melo Jr. et al., 2012).

Para as características morfológicas não foram verificadas diferenças estatísticas para as folhas formadas no período de maior e menor precipitação, assim como as características anatômicas, ou seja, a sazonalidade da Amazônia no período estudado para esta localidade, não determinou mudanças nas características morfológicas avaliadas em folhas com ontogênese nas duas épocas. Na tabela 2 verifica-se que as folhas formadas nos dois períodos são semelhantes para as relações entre LMA.

Tabela 2. Valores médios e os desvios padrões em folhas emitidas no período de maior e menor precipitação (chuva e seca, respectivamente), e *p* é o valor da probabilidade estatística para as amostras dos dois períodos sazonais; para massa foliar por área (LMA), área foliar específica (AFE), densidade foliar (DF), espessura foliar (EF) e teor de água (TA).

Parâmetros	Chuva	Seca	<i>P</i>
Massa foliar específica (g.m ²)	115,26 ± 47,37	129,42 ± 39,71	0,465
Densidade foliar (g.cm ⁻³)	0.40 ± 0,08	0,37 ± 0,12	0,061
Espessura (mm)	0,35 ± 0,08	0,34 ± 0,15	0,193
Teor de água (%)	48,87 ± 4,77	52,22 ± 6,25	0,116

Assim como a análise das características anatômicas avaliadas neste trabalho, estas variáveis morfológicas não suportam um indicativo que aponte para luz ou água como fator determinante na formação foliar. A relação área por massa foliar está bem descrita na literatura como fator que é determinado pela variação da disponibilidade de água (Oliveira 2019; Zhang et al. 2010, Bogale et al. 2011, Chu e Farrell 2021) e luz (Yano e Terashima 2004; Terashima et al. 2006, Taiz e Zieger, 2013, Zimmermann et al. 2019), bem como a quantidade de estômatos por unidade de área. De fato, a folha é o órgão da planta que mais apresenta variações estruturais e suas variações tem sido associadas a mudanças ambientais (Lewis 1972, Marques et al. 1999 e Dickison 2000).

Considerando ainda os parâmetros morfológicos em pauta e que a densidade de uma lâmina foliar pode ainda estar relacionada com a quantidade luz disponível no ambiente, as plantas estudadas deste sítio experimental formam as folhas tanto no período chuvoso como no menos chuvoso, sem diferenças estatísticas para a densidade (Tabela 2), indicando mais uma vez que as folhas que são emitidas até o fim de maio, período sazonal com maior precipitação, bem como as do período menos chuvoso são semelhantes. Este dado é acompanhado também

da espessura foliar que não apresenta diferença estatística quando as folhas são formadas em períodos diferentes (Müller et al. 2020).

Como é possível verificar, ainda na tabela 2, os teores de água para as folhas novas nos dois períodos sazonais foram semelhantes entre si, isto pode levar a um indicativo de que mesmo em condições sazonais de maior e menor quantidades de precipitação na Amazônia as folhas mantêm seu teor de água em níveis semelhantes nos dois períodos sazonais. Entretanto para ambientes xerófitos podem ocasionar variações na relação entre a área e a massa foliar, afetando diretamente o teor de água (Müller et al. 2020, Kumarathunge et al. 2019). Gomes et al. (2021) mostraram com o acompanhamento de uma série histórica de precipitação e evapotranspiração para Amazônia (1981-2010) os valores de perda de água não superam as de entrada de água por precipitação.

Observando as médias diárias de radiação fotossinteticamente ativa (PAR) verifica-se valores maiores para os períodos menos chuvoso, de $439 \pm 32,9 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, os meses com maiores valores de PAR foram setembros. Já a média para os meses chuvosos foi de $386 \pm 6,5 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ com as menores médias de PAR verificadas de dezembro e maio (Figura 2A). A diferença das médias entre um período sazonal e outro foi de $53 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. As máximas de PAR para ambos os períodos sazonais foram maiores que $1500 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. Estas condições ambientais de alta irradiação geralmente ultrapassam aquelas consideradas ótimas para as plantas (Franco et al. 2007; Costa et al. 2015) o que as permite, sob tais condições, desenvolver características morfoanatômicas semelhantes nos dois períodos sazonais.

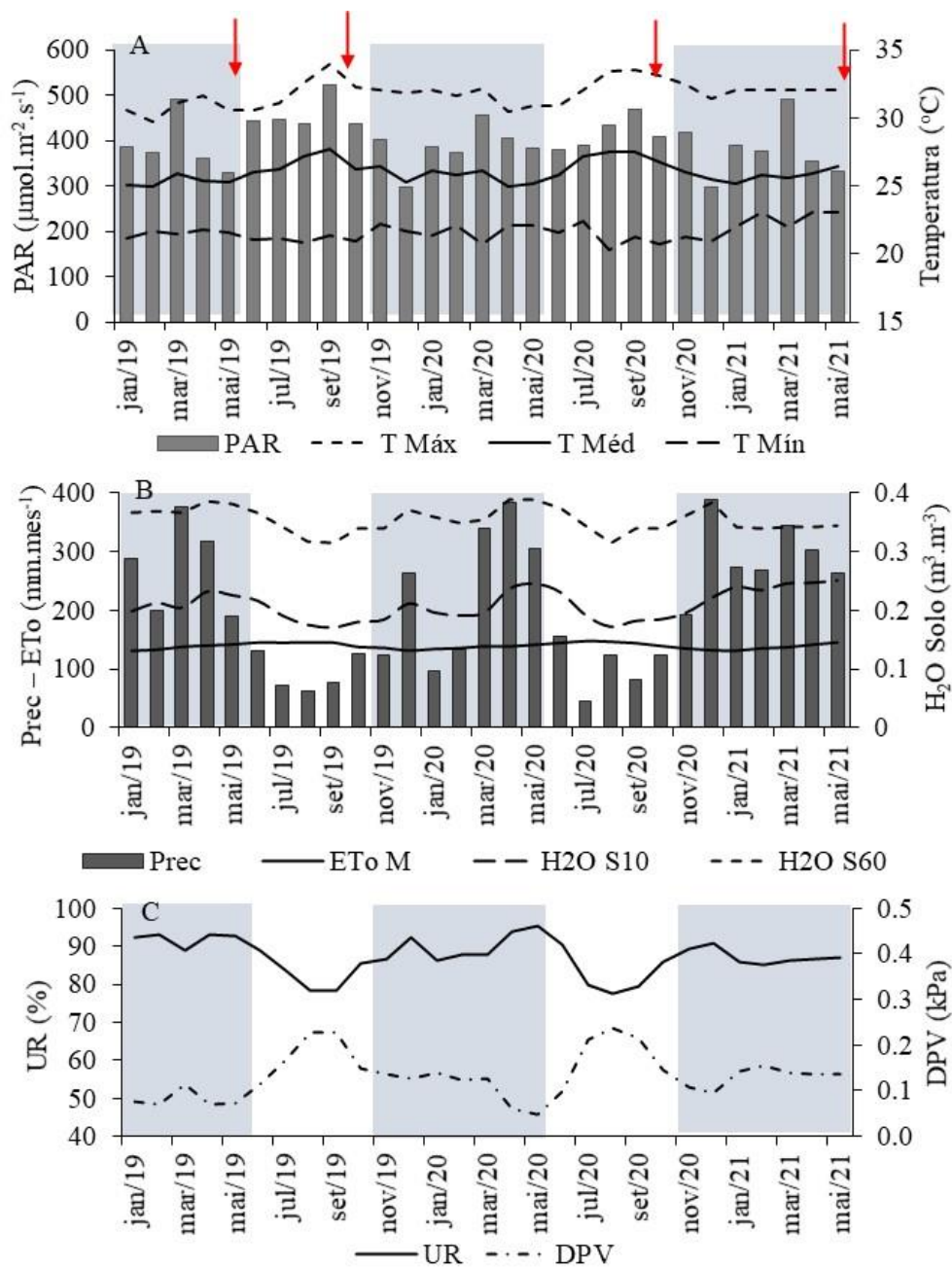


Figura 2. Distribuio dos valores dos parametros meteorologicos no perodo de coleta. A parte em tom azul refere-se ao perodo chuvoso enquanto a em branco a epoca que menos chove do ano. As setas em vermelho indicam a epoca das coletas. Em **A** valores medios de radiao fotossinteticamente ativa (■ PAR) expressa em $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, no eixo y principal e temperaturas maxima (----T Max), media (— T Med) e minima (---T Min) expressas $^{\circ}\text{C}$, no secundario; **B** apresenta valores para precipitao (■ Prec) e evapotranspirao (— ETo), ambos em $\text{mm}\cdot\text{mes}^{-1}$, no eixo y principal, enquanto no secundario apresenta valores de gua no solo a profundidade em centimetros de 10 (— H₂O S10) e 60 (---H₂O S60), expressos em $\text{m}^3\cdot\text{m}^{-3}$; enquanto **C** apresenta no eixo y principal valores para umidade relativa do ar (— UR) expressa em porcentagem (%) e no eixo y secundario deficit de presso de vapor do ar (- · - DPV) expresso em quilo Pascal (kPa).

Ainda na figura 2A, as temperaturas média e máxima do ar foram maiores 1 °C no período seco quando comparado ao chuvoso, enquanto a temperatura mínima foi praticamente constante ao longo do ano. Notadamente, observa-se que há uma maior quantidade de energia nos períodos mais secos, com picos de temperatura média e máxima em setembro. Nesta época mais seca evidencia-se ainda, menores quantidades de chuva que se estendem de junho a outubro valores entre 50 e 100 mm.mês⁻¹, enquanto a precipitação média nos meses mais chuvosos fica em torno de 260 mm.mês⁻¹ (figura 2B). Os valores de evapotranspiração (ET_o) variaram muito pouco entre os períodos, contudo, no período mais seco há uma maior ET_o em torno de 144 mm.mês⁻¹, sendo que nos meses chuvosos a demanda de ET_o fica em torno de 136 mm.mês⁻¹.

Em ambas as profundidades de solo analisadas (10 e 60 cm), para teor de H₂O neste trabalho, como pode ser observado na figura 2B, verifica-se que o período seco teve menor teor de água no solo, com valor médio de 0,190 m³.m⁻³ na profundidade de 10 cm enquanto nos 60 cm o valor médio foi de 0,338 m³.m⁻³. Já no período de chuva verifica-se teores de água no solo de 0,217 e 0,361 m³.m⁻³ para as profundidades de 10 e 60 cm, respectivamente.

A fração mineral do solo para áreas de latossolo amarelo distróficos representa cerca de 50 a 60 % do volume do solo (Marques et al. 2010, Silva et al. 2021) desta forma valores de 18 e 25 % de água no solo que são aqueles verificados para o período seco (figura 2B), para Konings et al. (2021) os teores de água no solo estão bem relacionados com o status hídrico das plantas e mostram ainda em seu trabalho que um solo com valores de 0,15 m³. m⁻³ elevam a concentração de água no vegetal aos seus limites de saturação acima de 8 kg.m⁻² que podem ser considerados adequados. Isto pode estar refletir na falta de diferença nos parâmetros anatômicos e morfológicos avaliados neste trabalho (tabela 1 e 2), que podem estar associados as condições das disponibilidades hídricas ou luminosas locais (Duz et al. 2004; Santos et al. 2010; Melo Jr. et al. 2012, Aasamaa et al. 2021).

Em seu trabalho, Oliveira (2020), trabalhando na região da Amazônia oriental evidenciou que a recarga de água nas camadas mais profundas a partir de 8 metros só ocorre após as camadas superiores atingirem sua capacidade de campo. A camada a 9 metros apresenta baixa retenção de água mesmo estando entre 2 camadas com bastante teor de água. As camadas em 0,80 m, 3,20 m, 6,40 m e 14,30 m são as que apresentam maiores retenção de água, mantendo-se úmidas mesmo no período seco. Nesta obra o autor mostra que a manutenção da

umidade do solo antecede os eventos de precipitação mostrando um importante mecanismo de redistribuição de água no solo das camadas mais profundas para camadas mais superficiais.

Na figura 2C observa-se os valores de umidade relativa do ar (UR) e déficit de pressão de vapor do ar (DPV), onde pode ser verificado que nos períodos secos há uma tendência de diminuição da UR, enquanto o DPV aumenta implicando em uma maior demanda evaporativa pela atmosfera. Associado a diminuição de chuvas no período sazonal com menor quantidade de chuvas associada a esse aumento da demanda de água pelo ar, explica o leve aumento da ETo e diminuição da água no solo, contudo não foi possível notar reflexos destes parâmetros secos nos aspectos avaliados das plantas estudadas.

A diminuição da UR que proporciona o aumento do DPV que tem sido frequentemente relacionado ao padrão de formação estomática e de características morfológicas das folhas (Eamus 1999, e Niinemets et al. 1999, Angelocci et al. 2004, López et al. 2021), o que pode contribuir para o aumento na temperatura foliar. Por outro lado, as plantas interagem com seu ambiente físico de diversas formas buscando adaptações para permanecer no ambiente (Elhringer, 1989), sendo um dos principais fatores que determinam a manutenção das espécies em um ecossistema. A variação ambiental nos períodos sazonais no sítio de estudo não foram distintas o suficiente a ponto de determinar variações na formação dos órgãos nos períodos menos e mais chuvoso (Tabelas 1 e 2).

Os resultados observados neste trabalho mostram ainda que não houve evidências suficientes que fossem possíveis correlacionar condições hídricas locais com variações morfológicas ou anatômicas que justificassem a hipótese de que folhas são lançadas no período com menor precipitação apresentam características diferenciadas que as habilitassem a suportar o estresse hídrico de forma diferenciada, além de não apresentar dados substanciais para inferir se folhas que são lançadas no período seco tem melhor controle estomático, conforme o sugerido por Lopes et al. (2016). Uma vez que as características morfológicas e anatômicas não apresentaram diferenças quando folhas de um mesmo indivíduo foi lançada no período seco e chuvoso.

Em relação ao ajuste morfológico, anatômico e fisiológico sugerido por Lopes et al. (2016) como resposta das plantas para a maior quantidade de luz no período seco e que são extremamente distintos nos períodos sazonais da Amazônia, verificasse que a luz média diária pode ser distinta nos períodos mas considerando os valores de luz máxima diária nos diferentes

períodos. Para Costa e Marengo (2007) a PAR varia muito durante o dia podendo chegar em ambos os períodos sazonais a valores máximos próximos de $2000 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Alguns mecanismos devem ser considerados para melhor entender a dinâmica do crescimento vegetativo no dossel:

1. As folhas que se formam em ambos os períodos sazonais em um mesmo indivíduo, foram semelhantes entre si, em relação aos aspectos morfológicos e anatômicos avaliados, mostrando que o grupo de indivíduos estudados da região apresentam alta variabilidade nos valores dos parâmetros, mas semelhantes estatisticamente por estarem no mesmo tipo de ambiente ao longo do ano;

2. A alta diversidade taxonômica das plantas de dossel superior da floresta da região de estudo, exibiu valores altos dos desvios fazendo com que não fosse possível, com a metodologia que foi aplicada, identificar o que determina de fato a sinalização para que as folhas inicializem o processo de quebra da dormência da gema vegetativa;

3. Sugere-se que para trabalhos futuros sejam considerados aspectos endógenos da planta podem controlar o desenvolvimento e devem ser considerados, assim o desenvolvimento vegetativo pode estar associado com variação das taxas hormonais de giberelina e citocinina, associadas ou não, que atuam na regulação do desenvolvimento da gema apical no desenvolvimento vegetativo (Durbak et al. 2012), variação nas concentrações e fluxos de carboidratos nos vegetais (Signori-Müller et al. 2021), mecanismos de alocação de recursos podem ser diferentes em período sazonais distintos, como maior crescimento de raízes finas no período chuvoso (Cordeiro et al. 2020). As plantas ainda podem ter seu próprio ritmo de crescimento, ao invés de responder a uma fator ambiental que pode estar variando. As plantas tem em seu material genético uma determinação que sinaliza o ciclo anual para emissão de folhas novas, que pode estar relacionado com padrões evolutivos de sobrevivência a estresses e ou a condições ambientais antigas da região (Srivastava et al. 2019).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Aasamaa, K., Sõber, A., & Rahi, M. (2001). Leaf anatomical characteristics associated with shoot hydraulic conductance, stomatal conductance and stomatal sensitivity to changes of leaf water status in temperate deciduous trees. *Functional Plant Biology*, 28(8), 765-774.

Albert, L P.; Wu, J.; Prohaska, N.; de Camargo, P. B.; Huxman, T. E.; Tribuzy, E. S. et al. 2018. Age-dependent leaf physiology and consequences for crown-scale carbon uptake during the dry season in an Amazon evergreen forest. *New Phytologist.*, 1-15.

Alencar, J. C. (1991). Estudos fenológicos de espécies florestais arbóreas e de palmeiras nativas da Amazônia. In A. L. Val, R. Figliuolo, & E. Feldberg (Eds.), *Bases científicas para estratégias de preservação e desenvolvimento da Amazônia: Fatos e perspectivas* (pp. 215–220). Manaus: Instituto Nacional de Pesquisas da Amazonia.

Alencar, J. C., de Almeida, R. A., & Fernandes, N. P. (1979). Fenologia de espécies florestais em floresta tropical úmida de terra firme na Amazonia Central. *Acta Amazonica*, 9(1), 163–198.

Almeida, M. 2007. Simulação gráfica do crescimento do plantio de milho. Dissertação de mestrado, Universidade Federal de Santa Maria, Rio Grande do Sul. 57pp.

Andreae, M. O., Acevedo, O. C., Araújo, A., Artaxo, P., Barbosa, C. G. G., Barbosa, H. M. J., ... & Yáñez-Serrano, A. M. (2015). The Amazon Tall Tower Observatory (ATTO) in the remote Amazon basin: overview of first results from ecosystem ecology, meteorology, trace gas, and aerosol measurements. *Embrapa Amazônia Oriental-Artigo em periódico indexado (ALICE)*.

Angelocci, L. R.; Marin, F. R.; Oliveira, R. F.; Righi, E. Z. (2004). Transpiration, leaf diffusive conductance, and atmospheric water demand relationship in an irrigated acid lime orchard. **Brasilian Journal Plant Physiology**, v.16, n.1, p.53-64.

Ayres, M., Ayres Júnior, M., Ayres, D.L. & Santos, A.A. 2007. BIOESTAT –Aplicações estatísticas nas áreas das ciências biomédicas. Ong Mamiraua. Belém, PA.

Baruch Z, Pattison RR & Goldstein G (2000) Responses to light and water availability of four invasive Melastomataceae in the Hawaiian Islands. *International Journal of Plant Sciences*. 161: 107-118.

Binks, O.; Meir, P.; Rowland, L.; da Costa, A. C.; Vasconcelos, S. S.; de Oliveira, A. A. R. et al. 2016. Limited acclimation in leaf anatomy to experimental drought in tropical rainforest trees. *Tree Physiology*., (36): 1550–1561.

Bogale, A., Tesfaye, K., & Geleto, T. (2011). Morphological and physiological attributes associated to drought tolerance of Ethiopian durum wheat genotypes under water deficit condition. *Journal of Biodiversity and Environmental Sciences*, 1(2), 22-36.

Bosabalidis, A. M.; Kofidis, G. 2002. Comparative effects of drought stress on leaf anatomy of two olive cultivars. *Plant Science*., 1(63): 375 - 379.

Bosco, L. C., Bergamaschi, H., & Marodin, G. A. B. (2020). Solar radiation effects on growth, anatomy, and physiology of apple trees in a temperate climate of Brazil. *International Journal of Biometeorology*, 64(11), 1969-1980.

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.

Bucci, S. J., Scholz, F. G., Campanello, P. I., Montti, L., Jimenez-Castillo, M., Rockwell, F. A., ... & Goldstein, G. (2012). Hydraulic differences along the water transport system of South American *Nothofagus* species: do leaves protect the stem functionality?. *Tree physiology*, 32(7), 880-893.

Camargo, A.P.; Marin, F.R.; SEntelhas, P.C. & Picini, A.G. (1999). Ajuste da equação de Thornthwaite para estimar a evapotranspiração potencial em climas áridos e superúmidos, com base na amplitude térmica diária. *Revista Brasileira de Agrometeorologia*, Santa Maria, v. 7, n. 2, . 251-257.

Castro, A. H. F., & Alvarenga, A. D. (2002). Influência do fotoperíodo no crescimento inicial de plantas de confrei (*Symphytum officinale* L.). *Ciência e agrotecnologia*, 26(1), 77-86.

Chauvel, A. (1982). Os latossolos amarelos, álicos, argilosos dentro dos ecossistemas das bacias experimentais do INPA e da região vizinha. *Acta Amazonica*, 12, 47-60.

Chauvel, A., Guillaumet, J. L., Schubart, H. O. C. (1987). Importance et distribution des racines et des êtres vivants dans un «latossol» argileux sous forêt amazonienne. *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol*, 24(1), 19-48.

Chartzoulakis, K.; Patakas, A.; Kofidis, G.; Bosabalidis, A.; Nastoub, A. 2002. Water stress affects leaf anatomy, gas exchange, water relations and growth of two avocado cultivars. *Scientia Horticulturae*. (95): 39–50.

Chu, H. H., & Farrell, C. (2021). Fast plants have water-use and drought strategies that balance rainfall retention and drought survival on green roofs. *Ecological Applications*, e02486.

Cordeiro, A. L., Norby, R. J., Andersen, K. M., Valverde-Barrantes, O., Fuchslueger, L., Oblitas, E., ... & Quesada, C. A. (2020). Fine-root dynamics vary with soil depth and precipitation in a low-nutrient tropical forest in the Central Amazonia. *Plant-Environment Interactions*, 1(1).

Costa, A.C.; Rezende-Silva, S.L.; Megguer, C.A.; Moura, L.M.F.; Rosa, M.; Silva, A.A. (2015) The effect of irradiance and water restriction on photosynthesis in young jatobá-do-cerrado (*Hymenaea stigonocarpa*) plants. *Photosynthetica*, v.53, p.118-127.

Costa, G. F. D., & Marengo, R. A. (2007). Fotossíntese, condutância estomática e potencial hídrico foliar em árvores jovens de andiroba (*Carapa guianensis*). *Acta amazônica*, 37, 229-234.

Da Rocha, H. R., Manzi, A. O., Cabral, O. M., Miller, S. D., Goulden, M. L., Saleska, S. R., ... & Maia, J. F. (2009). Patterns of water and heat flux across a biome gradient from tropical forest to savanna in Brazil. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 114(G1).

Dias, D. P., Freitas, K. K. S., De Freitas, D. V.: Características estruturais de folhas em diferentes estádios fenológicos de *Tectona grandis* L.f. *Enciclopédia biosfera*, Centro Científico Conhecer - Goiânia, v.13 n.23; p. 2016. DOI: 10.18677/Enciclopedia_Biosfera_2016_022.

Dickison, W.C. (2000) *Integrative plant anatomy*. Harcourt Academic Press, San Diego.

Durbak, A., Yao, H., & McSteen, P. (2012). Hormone signaling in plant development. *Current opinion in plant biology*, 15(1), 92-96.

Duz, S.R., Siminski, A., Santos, M., Paulilo, M.T.S., (2004) Crescimento inicial de três espécies arbóreas da Floresta Atlântica em resposta à variação na quantidade de luz. *Revista Brasileira de Botânica* 37, p587-596.

Eamus, D. Ecophysiological traits of deciduous and evergreen woody species in the seasonally dry tropics. *Tree*, v.14, p.11-16, 1999.

Franco, A.C.; Matsubara, S.; Orthen, B. (2007) Photoinhibition, carotenoid composition and the co-regulation of photochemical and non-photochemical quenching in neotropical savanna trees. *Tree Physiology*, v.27, p.717-725.

Garcia, M. N., Ferreira, M. J., Ivanov, V., Dos Santos, V. A. H. F., Ceron, J. V., Guedes, A. V., ... & Oliveira, R. S. (2021). Importance of hydraulic strategy trade-offs in structuring response of canopy trees to extreme drought in central Amazon. *Oecologia*, 1-12.

Jardim, R. I. L., Silva, M. M., & Melo Jr, J. C. F. (2018) Efeito do Gradiente de Luminosidade sobre Respostas Estruturais de *Hyeronima alchorneoides* (Phyllanthaceae) em Ambiente Florestal. *Revista Brasileira de Geografia Física*, 11(03), 913-923.

Konings, A. G., Saatchi, S. S., Frankenberg, C., Keller, M., Leshyk, V., Anderegg, W. R., ... & Zuidema, P. A. (2021). Detecting forest response to droughts with global observations of vegetation water content. *Global change biology*, 27(23), 6005-6024.

Kraus, J. E., Arduin, M. (1997). Manual básico de métodos em morfologia vegetal.

Kumarathunge, D. P., Medlyn, B. E., Drake, J. E., Tjoelker, M. G., Aspinwall, M. J., Battaglia, M., ... & Way, D. A. (2019). Acclimation and adaptation components of the temperature dependence of plant photosynthesis at the global scale. *New Phytologist*, 222(2), 768-784.

Larcher, W. *Ecofisiologia Vegetal*. São Carlos: Rima, 531p. 2000.

Lewis, M.G. (1972). The physiological significance of variation in leaf structure. *Science Progress* 60:25-51.

Lima Junior, E.C.; Alvarenga, A.A.; Castro, E.M.; Vieira, C.V.; Barbosa, J.P.R.A.D. Aspectos fisiológicos de plantas jovens de *Cupania vernalis* Camb. submetidas a diferentes níveis de sombreamento. *Revista Árvore*, v.30, n.1, p.33-41, 2006.

Lopes, A. P., Nelson, B. W., Wu, J., Graça, de A. P. M. L., Tavares, J. V., Prohaska, N., ... & Saleska, S. R. (2016). Leaf flush drives dry season green-up of the Central Amazon. *Remote Sensing of Environment*, 182, 90-98.

López, J., Way, D. A., & Sadok, W. (2021). Systemic effects of rising atmospheric vapor pressure deficit on plant physiology and productivity. *Global change biology*, 27(9), 1704-1720.

Liu Y., Dawson W., Prati D., Haeuser E., Feng Y, Van Kleunen M. (2016). Does greater specific leaf area plasticity help plants to maintain a high performance when shaded? *Annals of Botany* 118: 1329-1336.

Marques, A.R., Garcia, Q.S., Fernandes, G.W. (1999) Effects of sun and shade on leaf structure and sclerophylly of *Sebastiania myrtilloides* (Euphorbiaceae) from Serra do Cipó, Minas Gerais, Brazil. *Boletim Botânico* 18:21-27.

Marques, J. D. D. O., Teixeira, W. G., Reis, A. M., Cruz Junior, O. F., Batista, S. M., & Afonso, M. A. C. B. (2010). Atributos químicos, físico-hídricos e mineralogia da fração argila em solos do Baixo Amazonas: Serra de Parintins. *Acta Amazonica*, 40, 01-12.

Mediavilla, S., Martín, I., & Escudero, A. (2021). Plant ontogenetic changes in vein and stomatal traits and their relationship with economic traits in leaves of three Mediterranean oaks. *Journal of Plant Ecology*. 14(6), 1090-1104.

Melo Jr, J.C.F., Bona, C., Ceccantini, G., (2012) Anatomia foliar de *Copaifera langsdorffii* Desf. (Leguminosae): interpretações ecológicas em diferentes condições edáficas de Cerrado. *Biotemas* 25, 29-36.

Mendes, K. R., Marengo, R. A., & Nascimento, H. C. S. (2017). Velocidade de carboxilação da rubisco e transporte de elétrons em espécies arbóreas em resposta a fatores do ambiente na Amazônia Central. *Ciência Florestal*, 27, 947-959.

Müller, A O., Franco, A A, Ribeiro Junior, N G, Gressler, E, Rocha, V L P, Silva I V da (2020). Estratégias adaptativas foliares de *Miconia nervosa* (Melastomataceae) na Amazônia Matogrossense. *Rodriguésia* [online]. v. 71 [Acessado 07 Novembro 2021], e01052018. Disponível em: <<https://doi.org/10.1590/2175-7860202071094>>. Epub 05 Out 2020. ISSN 2175-7860. <https://doi.org/10.1590/2175-7860202071094>.

Niinemets, U.; Oja, V.; Kull, O. Shape of leaf photosynthetic electron transport versus temperature response curve is not constant along canopy light gradients in temperate deciduous trees. **Plant Cell and Environment**, v.22, n.12, p.1497-1513, 1999.

Oliveira, A.F. de C. (2019) Caracterização morfofisiológica foliar em duas espécies de lianas: *Fridericia florida* (DC.) L.G.Lohmann, e *Banisteriopsis argyrophylla* (A. Juss.) B. Gates, em um fragmento de floresta estacional semidecidual. 35 f. Dissertação (Mestrado em Biologia Vegetal) - Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia.

Oliveira, R. D. C. D. (2020). Partição da evapotranspiração em uma floresta de terra firme na Amazônia Central. Dissertação de mestrado. INPA. Manaus-AM.

Perez-Harguindeguy, N., Diaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., ... & Cornelissen, J. H. C. (2016). Corrigendum to: new handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of botany*, 64(8), 715-716.

Poole, I.; Weyers, J. D. B.; Lawson, T.; Raven, J. A. 1996. Variations in stomatal density and index: implication for paleoclimatic reconstructions. *Plant, Cell and Environment*, Amsterdam, v.19, (6): 705-712.

Poorter, H., Niinemets, Ü., Ntagkas, N., Siebenkäs, A., Mäenpää, M., Matsubara, S., & Pons, T. (2019). A meta-analysis of plant responses to light intensity for 70 traits ranging from molecules to whole plant performance. *New Phytologist*, 223(3), 1073-1105.

Poorter, H., Niinemets, Ü., Poorter, L., Wright, I. J., & Villar, R. (2009). Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New phytologist*, 182(3), 565-588.

Rakocevic, M.; Borsato, A. V.; Bona, C.; Medrado, M. J. S. Distribuição de estômatos em folhas de diferentes idades de erva-mate cultivada em monocultura e subbosque. In: *Congreso Sudamericano De La Yerba Mate*, 5, 2011. *Actas*. Posadas, INYM/INTA/INaM, 2011. p.45-50.

Reich, P. B.; Borchert, R. 1988. Changes with leaf age in stomatal function and water status of several tropical tree species. *Biotropica*, 20(1): 60–69.

Rozendaal DMA, Hurtado VH & Poorter L (2006) Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light; relationships with light demand and adult stature. *Functional Ecology* 20: 207-216.

Rueden, C. T., Schindelin, J., Hiner, M. C., DeZonia, B. E., Walter, A. E., Arena, E. T., & Eliceiri, K. W. (2017). ImageJ2: ImageJ for the next generation of scientific image data. *BMC bioinformatics*, 18(1), 1-26.

Salisbury, E. J. (1928). I. On the causes and ecological significance of stomatal frequency, with special reference to the woodland flora. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Containing Papers of a Biological Character*, 216(431-439), 1-65.

Santos, M., Junior, P.C.P.F., Vailati, M.G., Paulilo, M.T.S., 2010. Aspectos estruturais de folhas de indivíduos de *Guapira opposita* (Vell) Reitz (Nyctaginaceae) ocorrentes em Restinga e na Floresta Ombrófila Densa. *Revista de Botânica* 39, 59-78.

Schluter, U.; Muschak, M.; Berger, D.; Altmann, T. Photosynthetic performance of an *Arabidopsis* mutant with elevated stomatal density (*sdd1-1*) under different light regimes. *Journal of Experimental Botany*, v. 54, n. 383, p. 867-874, 2003.

Shao, H; Chu, L.; Jaleel, C. A.; Chao, C. X. Z., 2008. Water-deficit stress-induced anatomical changes in higher plants. *C. R. Biologies*, v. 331, p. 215–225.

Signori-Müller, C., Oliveira, R. S., de Vasconcellos Barros, F., Tavares, J. V., Gilpin, M., Diniz, F. C., ... & Galbraith, D. (2021). Non-structural carbohydrates mediate seasonal water stress across Amazon forests. *Nature communications*, 12(1), 1-9.

Silva, L. M. da, Pereira, M., Moreira, F. D. S., Wadt, P., & Polidoro, J. (2021). Solos da Amazônia Ocidental: base da sustentabilidade agrícola e ambiental. Embrapa Solos-Livro técnico (INFOTECA-E).
<https://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/infoteca/handle/doc/1131504>

Souza, R. A. F.; Corrêa, M. P.; Ceballos, J. C.; Angelis, C. F.; Machado, L. A. T.; Lima, F. A.; Macedo, S. R. (2005) Contribuições à Meteorologia por satélite: produtos operacionais do CPTEC. *Boletim da Sociedade Brasileira de Meteorologia*, vol. 29, n. 2, p. 52-64.

Srivastava, D., Shamim, M., Kumar, M., Mishra, A., Maurya, R., Sharma, D., ... & Singh, K. N. (2019). Role of circadian rhythm in plant system: An update from development to stress response. *Environmental and Experimental Botany*, 162, 256-271.

Taiz L, Zeiger E. *Fisiologia vegetal*. 5ª ed. Porto Alegre: Artmed; 2013.

Terashima I, Hanba YT, Tazoe Y, Vyas P, Yano S. (2006). Irradiance and phenotype: comparative eco-development of sun and shade leaves in relation to photosynthetic CO₂ diffusion. *Journal of Experimental Botany*. 57(2):343-54.

Thornthwaite, C. W. (1948). An approach toward a rational classification of climate. *Geographical review*, 38(1), 55-94.

Tozato, H. D. C. (2015). Impactos das mudanças climáticas na biodiversidade das zonas úmidas: uma análise sobre políticas públicas e gestão no Brasil e na França (Doctoral dissertation, Universidade de São Paulo).

Walcroft, A., Le Roux, X., Diaz-Espejo, A., Dones, N., & Sinoquet, H. (2002). Effects of crown development on leaf irradiance, leaf morphology and photosynthetic capacity in a peach tree. *Tree Physiology*, 22(13), 929-938.

Warren, C.R. and M.A. Adams. (2001). Distribution of N, Rubisco and photosynthesis in *Pinus pinaster* and acclimation to light. *Plant Cell Environ.* 24:597–609.

Wu, J.; Albert, L. P. ; . Lopes, A. P; Restrepo-Coupe, N.; Hayek, M.; Wiedemann, K. T. et al. 2016. Leaf development and demography explain photosynthetic seasonality in Amazon evergreen forests. *Science*. (351): 972-976.

Yano S, Terashima I. (2004). Developmental process of sun and shade leaves in *Chenopodium album* L. *Plant, Cell and Environment*. 27:781-93.

Zhang, B., Liu, W., Chang, S. X., & Anyia, A. O. (2010). Water-deficit and high temperature affected water use efficiency and arabinoxylan concentration in spring wheat. *Journal of Cereal Science*, 52(2), 263-269.

Zimmermann, A. P. L., Fleig, F. D., Tabaldi, L. A., & Aimi, S. C. (2019). Plasticidade morfológica e fisiológica da árvore jovens de cabralea canjerana (vell.) Mart em diferentes condições de luz. *Revista Árvore*, 43, 1-8.

3. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Neste trabalho foi investigado quais motivos levam a floresta amazônica a fazer um brotação maciça de folhas novas no período seco e foi verificado se este *flush* de folhas se dá em função de uma tentativa de fuga da herbivoria, ou para melhor aproveitar recursos, como disponibilidade de radiação fotossinteticamente ativa e água, em uma floresta de terra firme na Amazônia Central. Para tanto três hipóteses levantadas por Lopes et al. (2016) foram testadas:

- Hipótese hídrica - Folhas lançadas no início da estação seca apresentam características estomáticas que permitem melhor desempenho frente à condição de estresse hídrico. Além disso, folhas lançadas no início da estação seca há suporte nas análises que indiquem diferenças entre os dois períodos sazonais.
- (II) Hipótese PAR (Hipótese da disponibilidade de radiação) - As folhas lançadas no início e durante a estação seca - período que coincide com maior disponibilidade de luz; e
- (III) Hipótese ecológica (fuga de herbivoria) - o *flush* foliar durante a estação seca está relacionado a uma estratégia evolutiva das plantas para fugir do ataque de herbívoros. O lançamento foliar intenso na época seca coincide com a época onde se tem menos herbívoros, aumentando as chances de sobrevivência e consequente amadurecimento das folhas.

Além disso, para poder ser analisado os efeitos da herbivoria sobre as folhas novas que, foi necessário desenvolver e validar um modelo que pudesse determinar com boa confiabilidade os danos causados por herbívoros no dossel florestal.

Este trabalho contou com esforço amostral muito grande para apresentar resultados consistentes, assim, foram realizadas quatro campanhas de coletadas, divididas em duas campanhas da estação chuvosa (maio de 2019 e maio de 2021) e outras duas no período seco (setembro de 2019 e setembro de 2020). Coletando 105 indivíduos na área de estudo. Foram investigados ainda indivíduos arbóreos que fizeram lançamento de folhas novas nos dois períodos sazonais seco e chuvoso. Estes indivíduos que apresentaram lançamento nas duas estações foram utilizados para comparar as características morfoanatômicas entre os dois períodos.

Como sugestão de estudos futuros seria importante a determinação do filocrono de cada espécie e assim avaliar o período exato que antecede o surgimento da folha e o período em que ela se desenvolve.

O surgimento de folhas novas no período menos chuvoso não é uma estratégia de fuga aos insetos herbívoros, pois a maior atividade de herbivoria no dossel superior da floresta é mais intensa na estação menos chuvosa. A ação da herbivoria no período seco foi duas vezes maior que no chuvoso.

As folhas que se formam em ambos os períodos sazonais em um mesmo indivíduo, foram semelhantes entre si, em relação aos aspectos morfológicos e anatômicos avaliados, mostrando que os indivíduos da região apresentam uma homogeneidade estrutural por estarem no mesmo tipo de ambiente ao longo do ano.

Como principais resultados foram criados e validados modelos consistentes que permitem a determinação de massa foliar consumida por herbivoria, verificou-se que a floresta não faz uma fuga da herbivoria, uma vez que no período de maior lançamento foliar também ocorre maiores atividades de herbivoria, o dobro das verificadas na estação chuvosa e não foi possível verificar nenhuma modificação morfoanatômica que pudesse sustentar as hipóteses hídricas ou PAR.

4. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Albert, L P.; Wu, J.; Prohaska, N.; de Camargo, P. B.; Huxman, T. E.; Tribuzy, E. S. et al. 2018. Age-dependent leaf physiology and consequences for crown-scale carbon uptake during the dry season in an Amazon evergreen forest. *New Phytologist.*, 1-15.

Alencar, J. C. (1991). Estudos fenológicos de espécies florestais arbóreas e de palmeiras nativas da Amazônia. In A. L. Val, R. Figliuolo, & E. Feldberg (Eds.), *Bases científicas para estratégias de preservação e desenvolvimento da Amazônia: Fatos e perspectivas* (pp. 215–220). Manaus: Instituto Nacional de Pesquisas da Amazonia.

Alencar, J. C., de Almeida, R. A., & Fernandes, N. P. (1979). Fenologia de espécies florestais em floresta tropical úmida de terra firme na Amazonia Central. *Acta Amazonica*, 9(1), 163–198.

Amazonia with particular reference to the RAINFOR sites. *Biogeosciences*. v.8. 1415-1440.

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.

Cao, M. & Woodward, F. I. Net primary and ecosystem production and carbon stocks of terrestrial ecosystems and their responses to climate change. *Global Change Biology* 4, 185–198 (1998).

Contribution of working group I to the fourth assessment report of the IPCC. In Cambridge Feldpausch, T. R. et al. Tree height integrated into pantropical forest biomass estimates. *Biogeosciences* 9, 3381–3403 (2012).

Freeland, R.O. 1952. Effect of age of leaves upon the rate of photosynthesis in some conifers. *Plant Physiology.*, (27): 685-690pp.

Galvão, L.S.; dos Santos, J. R.; Breunig, F. M.; de Moura, Y. M. 2011. Avaliação da influência da geometria de iluminação e visada na determinação do EVI de florestas tropicais a partir de dados Hyperion/EO-1. *Anais XV SBSR, Curitiba, PR, Brasil*, p.8528-8535pp.

Gedney N. & Valdes, P. : The effect of Amazonian deforestation on the northern hemisphere circulation and climate. *Geophysical research letters*, vol. 27, no. 19, pages 3053-3056, october 1, 2000.

Huete, A. R., Didan, K., Shimabukuro, Y. E., Ratana, P., Saleska, S. R., Hutyrá, L. R., & Myneni, R. B. (2006). Amazon rainforests green-up with sunlight in dry season. *Geophysical Research Letters*, 33(6), L06405. <http://dx.doi.org/10.1029/2005GL025583>.

Intergovernmental Panel on Climate Change *Climate change 2007: the physical science basis*. Jurik, T. W, Chabot, J. F, Chabot, B. F. 1979. Ontogeny of photosynthetic performance in *Fragaria virginiana* under changing light regimes. *Plant Physiol*, (63): 542–547.

Kitajima, K.; Mulkey, S.; Wright, S. 1997. Decline of photosynthetic capacity with leaf age in relation to leaf longevities for five tropical canopy tree species. *American Journal of Botany*, (84): 702-708.

Kitajima, K.; Mulkey, S.S.; Samaniego, M.; Wright, S. 2002. Decline of photosynthetic capacity with leaf age and position in two tropical pioneer tree species. *American Journal of Botany*, (89): 1925-1932.

Lopes, A. P., Nelson, B. W.; Wu, J. Graça, P. M. L. de A.; Tavares, J. V.; Prohaska, N. et al. 2016. Leaf flush drives dry season green-up of the Central Amazon. *Remote Sensing of Environment*, (182): 90–98.

Morton, D. C.; Nagol, J.; Carabajal, C. C.; Rosette, J.; Palace, M.; Cook, B. D. et al. 2014. Amazon forests maintain consistent canopy structure and greenness during the dry season. *Nature*, 506 (7487): 221–224.

Nelson, B.W.; Tavares, J. V.; Wu, J.; Valeriano, D. M.; Lopes, A. P.; Marostica, S. F. et al. 2014. Seasonality of Central Amazon Forest Leaf Flush Using Tower-Mounted RGB Camera. (<https://agu.confex.com/agu/fm14/meetingapp.cgi#Paper/7861>). Acessado: 28/09/2018.

Pan, Y.; Birdsey, RA.; Phillips, OL.; Jackson, RB. 2013. The structure, distribution, and Biomass of the World's Forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 2013. 44:593–622.

Quesada, CA. Lloyd, J. Anderson, LO. Fyllas, NM. Schwarz, M. Czimczik, C. I. 2011. Soils of Quesada, CA., Lloyd, J., Schwarz, M., Patiño, S., Baker, T. R., Czimczik, C., Paiva, R.. 2010.

Restrepo-coupe, N.; da Rochac, H. R.; Hutyrá, L. R.; da Araujo, A. C.; Borma, L. S. et al. 2013. 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*, .182–183, p.128–144.

Richards, P.W. 1996. *The tropical rain forest*. 2nd ed. Cambridge University Press, Cambridge, GB.

Saleska, S.R.; Didan, K.; Huete, A.R.; Da Rocha H. R. 2007. Amazon forests green-up during 2005 drought. *Science*, 318(5850): 612.

Samanta, A.; Ganguly, S. ; Hashimoto, H.; Devadiga, S.; Vermote, E; Knyazikhin, Y.; et. al. 2010. Amazon forests did not green-up during the 2005 drought. *Geophysical Research Letters*, (37) 1-5.

Steege, H.; Pitman, NCA.; Sebatier, D.; Baraloto, C.; Salomão, RP.; et al. 2013. Hyperdominance in the Amazonian Tree Flora. *Science*. Vol. 342. (6156):1243092.

Turner, Monica G. et al. *Landscape ecology in theory and practice*. Springer New York, 2001. University Press 2007 Cambridge, UK:Cambridge University Press.

Variations in chemical and physical properties of Amazon forest soils in relation to their genesis. *Biogeosciences*, 7, 1515–1541.

Werth, D., & Avissar, R. (2002). The local and global effects of Amazon deforestation. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 107(D20), LBA-55.

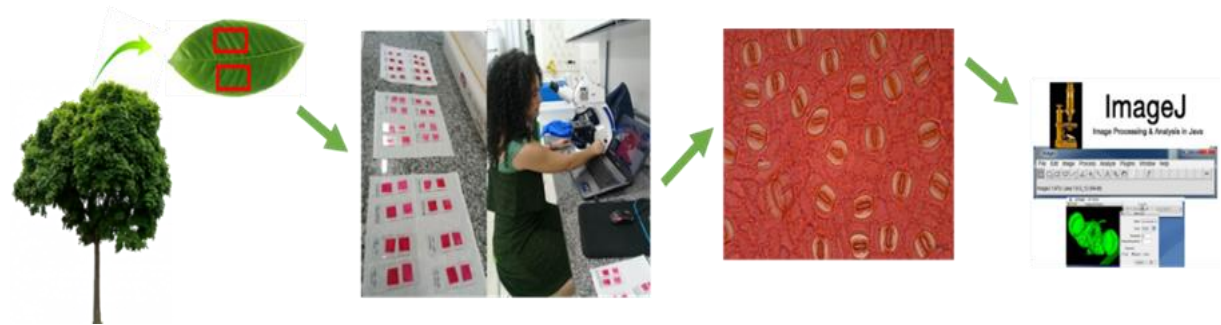
Whitmore, T. C. A review of some aspects of tropical rain forest seedling ecology with suggestions for further enquiry. *Man and the Biosphere Series*, v. 17, p. 3-40, 1996.

WU, J.; Albert, L. P. ; . Lopes, A. P; Restrepo-Coupe, N.; Hayek, M.; Wiedemann, K. T. et al. 2016. Leaf development and demography explain photosynthetic seasonality in Amazon evergreen forests. *Science*. (351): 972-976.

Zhao, M. & Running, S. W. Drought-induced reduction in global terrestrial net primary production from 2000 through 2009. *Science* 329, 940–943 (2010).

5. ANEXOS

Anexo 1: Coleta de galhos, folhas e separação das amostras para anatomia, lâminas, imagens e análises no ImageJ.



Anexo 2: Árvores de dossel superior da Floresta do sítio ATTO, que emitiram folhas novas no período de menor precipitação e também no período que mais chove, e foram utilizadas nas análises de anatomia e morfofisiologia foliar.

ID	Familia	Genero	Epíteto específico
54	Sapotaceae	<i>Manilkara</i>	<i>huberi</i>
80	Humiriaceae	<i>Endopleura</i>	<i>uchi</i>
89	Malvaceae	<i>Scleronema</i>	<i>micranthum</i>
92	Lecythidaceae	<i>Eschweilera</i>	<i>cyathiformis</i>
105	Fabaceae	<i>Vataireopsis</i>	<i>surinamensis</i>
109	Vochysiaceae	<i>Erisma</i>	<i>calcaratum</i>
111	Anacardiaceae	<i>Astronium</i>	<i>lecointei</i>
119	Sapotaceae	<i>Pouteria</i>	<i>calcaratum</i>
122	Lauraceae	<i>Mezilaurus</i>	<i>duckei</i>
123	Lecythidaceae	<i>Eschweilera</i>	<i>cyathiformis</i>
125	Malvaceae	<i>Scleronema</i>	<i>micranthum</i>
127	Anacardiaceae	<i>Astronium</i>	<i>lecointei</i>
134	Lauraceae	<i>Rhodostemonodaphne</i>	<i>grandis</i>
139	Sapotaceae	<i>Pouteria</i>	<i>retinervis</i>
144	Lecythidaceae	<i>Eschweilera</i>	<i>pedicellata</i>
184	Sapotaceae	<i>Ecclinusa</i>	<i>guianensis</i>
188	Lauraceae	<i>Rhodostemonodaphne</i>	<i>grandis</i>
211	Fabaceae	<i>Inga</i>	<i>laurina</i>

Anexo 3: Árvores de dossel superior da Floresta do sítio ATTO, que emitiram folhas novas no período de menor precipitação e também no período que mais chove, e foram utilizadas nas análises de massa e área foliar que foram consumidas pela herbivoria.

ID	Familia	Genero	Epíteto específico
14	Moraceae	<i>Helicostylis</i>	<i>tomentosa</i>
54	Sapotaceae	<i>Manilkara</i>	<i>huberi</i>
80	Humiriaceae	<i>Endopleura</i>	<i>uchi</i>
89	Malvaceae	<i>Scleronema</i>	<i>micranthum</i>
92	Lecythidaceae	<i>Eschweilera</i>	<i>cyathiformis</i>
105	Fabaceae	<i>Vataireopsis</i>	<i>surinamensis</i>
109	Vochysiaceae	<i>Erisma</i>	<i>calcaratam</i>
111	Anacardiaceae	<i>Astronium</i>	<i>lecointei</i>
119	Sapotaceae	<i>Pouteria</i>	<i>calcaratam</i>
122	Lauraceae	<i>Mezilaurus</i>	<i>duckei</i>
123	Lecythidaceae	<i>Eschweilera</i>	<i>cyathiformis</i>
125	Malvaceae	<i>Scleronema</i>	<i>micranthum</i>
127	Anacardiaceae	<i>Astronium</i>	<i>lecointei</i>
131	Fabaceae	<i>Swartzia</i>	<i>recurva</i>
134	Lauraceae	<i>Rhodostemonodaphne</i>	<i>grandis</i>
139	Sapotaceae	<i>Pouteria</i>	<i>retinervis</i>
144	Lecythidaceae	<i>Eschweilera</i>	<i>pedicellata</i>
184	Sapotaceae	<i>Ecclinusa</i>	<i>guianensis</i>
188	Lauraceae	<i>Rhodostemonodaphne</i>	<i>grandis</i>
211	Fabaceae	<i>Inga</i>	<i>laurina</i>
232	Chrysobalanaceae	<i>Parinari</i>	<i>excelsa</i>