MINISTÉRIO DA CIÊNCIA, TECNOLOGIA E INOVAÇÃO – MCTI
INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA – INPA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS DE FLORESTAS TROPICAIS

SAZONALIDADE DA RENOVAÇÃO DE FOLHAS NO DOSSEL AO LONGO DE UMA TOPOSSEQUÊNCIA E EM ANO DE SECA SEVERA EM FLORESTA DE TERRA FIRME NA AMAZÔNIA CENTRAL

DALTON FREITAS DO VALLE

Manaus, Amazonas
Setembro, 2016

DALTON FREITAS DO VALLE

SAZONALIDADE DA RENOVAÇÃO DE FOLHAS NO DOSSEL AO LONGO DE UMA TOPOSSEQUÊNCIA E EM ANO DE SECA SEVERA EM FLORESTA DE TERRA FIRME NA AMAZÔNIA CENTRAL

Orientador: Dr. Bruce Walker Nelson

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências de Florestas Tropicais, do Instituto de Pesquisas da Amazônia, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências de Florestas Tropicais área de concentração em Manejo florestal.

Manaus, Amazonas

Setembro, 2016

RELAÇÃO DA BANCA JULGADORA

ITEM	NOME	IES	E-mail
1	Eliane Gomes Alves	INPA-ATTO	<elianegomes.alves@gmail.com >
2	Giordane Augusto Martins	INPA-ATTO	<giordanemartins@gmail.com>
3	Henrique Nascimento	UFAM	< hnasci@gmail.com>

V 181 Valle, Dalton Freitas do

Sazonalidade da renovação de folhas no dossel ao longo de uma topossequência e em ano de seca severa em floresta de terra firme na Amazônia Central / Dalton Freitas do Valle . --- Manaus: [s.n.], 2016.

46 f.: il.

Dissertação (Mestrado) --- INPA, Manaus, 2016.

Orientador: Bruce Walker Nelson

Área de concentração: Ciências de Florestas Tropicais

1. Fenologia foliar . 2.Serapilheira . 3. Topossequência . I. Título.

CDD 634.9

Sinopse:

Avaliou-se a produção do componente foliar da serapilheira e estrutura etária das folhas do dossel em quatro ambientes de terra firme (platô, vertente-superior, campinarana-alta e baixio) na Amazônia Central em um ano de *El Niño* (2015/2016). Atributos como área foliar específica, quantidade e idade de folhas no dossel foram estimados mensalmente durante 12 meses, por meio de 120 coletores de serapilheira espalhados por 24 transectos.

Palavras-chave: 1.Floresta tropical. 2.Fenologia foliar. 3.Topossequência. 4.Densidade de área foliar. 5. Demografia foliar

Agradecimentos

À vida que me deu a oportunidade conviver, estudar e evoluir com a floresta;

Ao meu pai e guia Jaime do Valle;

À minha família que sempre me apoiou e incentivou em tudo;

À minha musa e companheira Shamila Magalhães

Ao meu orientador Dr. Bruce Nelson pela oportunidade de aprendizado constante;

Aos amigos e para-botânicos Edemilson (Movido), Antônio (Tio) e Lucas (Mergulhão);

Ao parceiro de pesquisa Diogo Rosas e de laboratório Nathan, Aline e Danilo Pulga;

Ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA/MCTI) e ao Programa de Pós-Graduação em Ciências de Florestas Tropicais (CFT). Ao Programa e a equipe do Projeto de Grande Escala da Biosfera-Atmosfera na Amazônia (LBA/INPA) pela área de estudo e apoio logístico;

Ao projeto de pesquisa "Understanding the Response of Photosynthetic Metabolism in Tropical Forests to Seasonal Climate Variations" financiado pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Amazonas (FAPEAM), no âmbito do experimento Green Ocean Amazon (GOAmazon);

Ao CNPQ pela bolsa de pesquisa;

Ao Laboratório Temático de Solos e Plantas (LTSP) do INPA pelas análises de solo. E suas colaboradoras Maria, Suely e Regina.

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS 7
LISTA DE TABELAS 8
RESUMO 9
ABSTRACT 10
1. INTRODUÇÃO 11
2. OBJETIVO 13
2.1. Hipóteses: 13
3. MATERIAL E MÉTODOS 15
3.1. Área de estudo 15
3.2. Dados climáticos 18
3.3. Delimitação dos quatro segmentos da topossequência e alocação dos transectos 19
3.4. Coleta de Serapilheira 21
3.5 Tempo de residência de folhas no dossel 22
3.6. Área Foliar Específica 23
3.7 Análises estatísticas 24
3.7.1. Hipótese 1. 24
3.7.2. Hipótese 2. 25
3.7.3. Hipótese 3. 25
3.7.4. Hipótese 4. 26
4. RESULTADOS 26
5. DISCUSSÃO 35
5.1. Forte sazonalidade na taxa de troca de folhas 35
5.1. Variação interanual na produção de serapilheira 36
5.2. Área foliar específica (SLA) 39
6. CONCLUSÃO 40
REFERÊNCIAS 40

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Localização da área de estudo, na Estação Experimental de Silvicultura Tropical situada na Reserva Biológica do Cuieiras. 16

Figura 2. Série histórica de precipitação de 2000 a 2014 para a área de estudo. Dados mensais do *Tropical Rainfall Measuring Mission* obtidos da NASA <disc.sci.gsfc.nasa.gov/giovanni>. Para casar com nosso período de coleta se serapilheira, utilizamos a chuva dos 30 dias centrados no dia 01 do mês indicado no eixo X. 17

Figura 3. Precipitação mensal na área de estudo, a média histórica em preto e os meses do estudo em cinza. 18

Figura 4. Porcentagem de cobertura de nuvens para área de estudo, a média histórica em preto e os meses do estudo em cinza. 19

Figura 5. Distribuição dos 24 transectos de 150m de comprimento e dos cinco coletores de serapilheira por transecto, em cada uma das quatro tipologias florestais. Mapa base de Altura Sobre Drenagem local (ASDL). 20

Figura 6. Gradiente textural do solo ao longo da topossequência. O IC é 95% para a média. 21

Figura 7. Coletores de serapilheira com área de 0.5 m² e 50 cm de altura (a); coletores da no baixio com um metro de altura (b); detalhe de luva de ¾ que permite ajustar o nível de cada pé (c). 22

Figura 8. Discos retirados do limbo de 30 folhas diferentes e secas ao ar, de cada coletor para calcular área foliar específica (SLA) média de cada tipologia florestal no mês seco de setembro de 2015 e no mês úmido de março de 2016. 24

Figura 9. *Boxplots* para a produção média mensal de serapilheira de 30 coletores em cada ambiente nos cinco meses mais secos (caixas cinzas) e os cinco meses mais úmidos (caixas brancas), baseado na média histórica da precipitação local. 27

Figura 10. Variação mensal em cada ambiente do estoque de folhas no dossel (LAI, medido com LiDAR, IC = 95% para a média), da saída de folhas para a serapilheira e da produção de folhas novas no dossel, obtida pela diferença entre a mudança mensal do estoque no dossel e a saída mensal para a serapilheira, após conversão para unidades de LAI. 28

Figura 11. Taxas mensais de produção de folhas na serapilheira para cada ambiente em 2015-16 (linhas) e as taxas detectadas no platô em 2004-2009 pelo projeto TEAM (pontos) (a); precipitação média histórica de 15 anos (com IC=95% para a média) e precipitação observada no período do estudo, 2015-16 (b). 30

Figura 12. Produção mensal de folhas na serapilheira ($Mg.ha^{-1}.mês^{-1}$) em cada ambiente (linhas), com IC = 95% para a média de 30 coletores, comparada com a precipitação mensal no ano de estudo (Barras). 31

Figura 13. Produção mensal de folhas na serapilheira ($Mg.ha^{-1}.mês^{-1}$) em cada ambiente (linhas), com IC = 95% para a média de 30 coletores, comparada com a precipitação mensal no ano de estudo (Barras). 33

Figura 14. Distribuição dos valores de SLA (eixo y), sendo a média de cinco coletores para cada transcecto, em relação ao modelo ASDL (eixo x) que define cada tipologia ao longo da topossequência. 34

Figura 15. Comparação de produção anual de folhas na serapilheira, em platô, para dez anos diferentes na mesma área de estudo. 37

Figura 16. Produção mensal de folhas na serapilheira do projeto TEAM e a média histórica da precipitação mensal (TRMM, 2000-2014), inversamente correlacionados, com r =-0.94. 39

LISTA DE TABELAS

Tabela 1: Correlações de Pearson entre a produção mensal de folhas na serapilheira e as variáveis climáticas mensais de precipitação e de fração de cobertura por nuvens. As correlações são mais fortes com as médias históricas, conforme proposito na H2. 29

Tabela 2. Correlação de Pearson (r) dos valores mensais da produção de serapilheira entre todos os pares de tipologia florestal.....31

Tabela 3. Correlação de Pearson (r) dos incrementos mensais da produção de serapilheira entre todos os pares de tipologia florestal. 32

Tabela 4. Produção anual de folhas na serapilheira e o tempo de residência de folhas no dossel.....32

Tabela 5. Médias de área foliar específica (SLA) para cada tipologia nos meses de setembro de 2015 e março de 2016, representando os períodos de seca e chuva respectivamente. A diferença entre ambos e o valor de "t" pareado para cada par de tipologia em cada estação. 34

Tabela 6. Médias anuais de produção de folhas na serapilheira para estudos realizados na mesma área. IC = 95% para a média. 37

RESUMO

Na Amazônia Central, perto de Manaus, a produção de folhas caídas na serapilheira e o estoque de folhas vivas no dossel foram medidos, e a produção de folhas novas foi inferida, mensalmente de abril de 2015 a março de 2016, em quatro tipos de floresta de terra firme dispostas ao longo de um gradiente topográfico, desde a zona ripária com areia branca mal drenada até o platô com solo argiloso bem drenado. A produção mensal de folhas caídas na serapilheira seguiu o mesmo padrão nos quatro ambientes, com um comportamento mensal similar. Durante os cinco meses mais secos, as taxas de produção de folhas caídas na serapilheira e de folhas novas formadas no dossel foram 2,3-2,7 vezes maior do que nos cinco meses mais úmidos (utilizando médias mensais de - históricos de precipitação). Isso resulta em uma forte sazonalidade na estrutura etária das folhas no dossel, antes documentada apenas na floresta de platô na Amazônia Central. Detectar o mesmo padrão em todas as partes da paisagem local é importante porque os platôs ocupam menos de 50% da área de terra firme da Amazônia Central e porque a mudança sazonal na estrutura etária das folhas no dossel é a principal causa da sazonalidade na capacidade fotossintética do dossel e da sazonalidade de GEP - Produtividade Bruta do Ecossistema. A produção de serapilheira foi mais fortemente correlacionada com as médias mensais históricas de duas variáveis climáticas (precipitação e cobertura de nuvens) do que com seus valores mensais no período de estudo, apesar de o estudo ocorrer durante a seca mais intensa desde 1997-98. Isto sugere que a fenologia florestal está programada para seguir o clima sazonal histórico. Uma possível exceção - uma breve resposta à seca do período de estudo - foi um segundo pico, anômalo, na produção de folhas na serapilheira durante o mês 15/09-15/10 de 2015. Neste período ocorreu o menor valor (63 mm) para a precipitação acumulada de 60 dias, desde 1998. Este segundo pico na queda de folhas não é visível nas médias mensais (2004-2008) de dados de serapilheira obtidos para o platô no mesmo local pelo projeto TEAM (*Tropical Ecology Assessment & Monitoring*). Na floresta de baixio foram registradas as menores taxas de produção de folhas na serapilheira e de produção de folhas novas no dossel; o maior tempo de residência das folhas no dossel; e a menor área foliar específica (SLA), em comparação com os outros três tipos de floresta. Os outros três tipos de floresta não foram separáveis quanto a esses atributos.

Palavras-chave: 1.Floresta tropical 2.Fenologia foliar 3.Topossequência 4. Demografia foliar

ABSTRACT

In the central Amazon near Manaus, leaf litter production and canopy leaf stock were measured and new leaf production was inferred, at monthly increments from April 2015 to March 2016, for four upland forest types arrayed along a topographic gradient ranging from poorly drained white sand riparian zone to well drained clay-loam plateau. All four-forest types closely tracked one to another on a monthly basis. Production rates of leaf litter and of new leaves in the canopy during the five driest months were 2.3-2.7 times higher than in the five wettest months, using historical monthly rainfall means. This results in a strong seasonality in the leaf-age structure, previously documented only for central Amazon plateau forests. Detecting the same pattern in all parts of the local upland landscape is important because plateaus occupy less than 50% of the area of central Amazon upland and because seasonal change in leaf age structure is the main driver of seasonality in canopy photosynthetic capacity and Gross Ecosystem Productivity (GEP). Leaf-litter production was more strongly correlated with historical monthly means of two climate variables (rainfall and cloud cover) than with the study period values of these two climate variables, despite of this study was carried out during the most extreme El Nino drought since 1997-98. This suggests that forest phenology is programmed to follow expected (historical) seasonal climate. A possible exception - a brief response to the study period El Niño - was an anomalous second peak in leaf litter rates during the month 15Sept-15Oct 2015, when accumulated 60-day rainfall reached its lowest level (63 mm) since at least 1998. This second peak in leaf drop was not visible in the monthly averages (2004-2008) of leaf litter data obtained for plateau by TEAM for the same site. Riparian forest had the lowest levels of leaf litter production, of new leaf production, longer leaf residence time and lower specific leaf area, compared to the other three forest types. The other three forest types were not separable on these attributes.

Palavras-chave: 1.Tropical forest 2.Leaf phenology 3.Catena 4. Age structure.

1. INTRODUÇÃO

Informações sobre os mecanismos de controle ecofisiológicos da capacidade fotossintética são um importante subsídio na calibração de modelos terrestres para construção de futuros panoramas para a Amazônia. Tais elementos se fazem ainda mais necessários nos cenários atuais de mudanças climáticas intensas, onde a ocorrência de eventos de seca extrema como *El Niño* são uma realidade cada vez mais comum, colocando a prova a capacidade de resistência e resiliência da floresta amazônica (Cox et al., 2008; Malhi et al., 2008; Saatchi et al., 2013).

Estudos recentes (Restrepo-Coupe et al., 2013b; Jin Wu et al., 2016) indicam que a sazonalidade da estrutura etária (a demografia) das folhas no dossel - e não a quantidade sazonal de folhas, nem a sazonalidade das forçantes climáticas - é a principal causa da sazonalidade da fotossíntese em floresta de platô de terra firme na Amazônia Central. Ao nível foliar, a capacidade fotossintética está ligada ao estádio de desenvolvimento de cada folha, aumentando desde o surgimento até atingir o ápice com a completa expansão foliar, se mantendo por um período de tempo e declinando até a senescência (Doughty and Goulden, 2008; Kitajima et al., 2002; Restrepo-Coupe et al., 2013b; Wu et al., 2013, 2012). No entanto, a sazonalidade na estrutura etária das folhas ainda não foi estudada fora do ambiente de platô, o que se torna um fato crítico, pois os platôs ocupam menos da metade da área de floresta de terra firme na Amazônia Central.

Para retratar a dinâmica da estrutura etária, é necessário estimar o aporte mensal de folhas novas no dossel. Este pode ser deduzido confrontando a taxa mensal de produção de folhas na serapilheira e o estoque de folhas no dossel -- LAI (*Leaf Area Index*) ou Índice de Área Foliar, que é definido como a área foliar total por unidade de área do solo (Watson, 1947). Para expressar as três variáveis na mesma unidade, a produção de folhas na serapilheira é convertida em unidades de LAI. A conversão requer a obtenção do SLA (*Specific Leaf Area*) ou Área Foliar Específica que é a área da folha por unidade de massa seca (Evans and Poorter, 2001; Malhado et al., 2009).

A variação sazonal do LAI pode ser estimada com dois instrumentos, que constituem o LAI -2000. Mas isto requer que uma torre que se projeta fora do dossel esteja equipada com um dos instrumentos e que os dois instrumentos estejam muito próximos e sincronizados. Esta restrição torna difícil estimar o LAI longe das poucas torres disponíveis, localizadas geralmente em platôs, dificultando a estimativa de produção mensal de folhas novas fora dos platôs. Este problema pode ser contornado, estimando o estoque mensal de folhas no dossel

com o sensor LiDAR (Light Detection and Ranging) terrestre portátil (Rosa, 2016), sem necessidade de uma torre próxima.

No ambiente de platô, perto de Manaus e perto de Santarém, o pico de produção de serapilheira, causado pela abscisão das folhas velhas menos eficientes, está sincronizado com o surgimento de folhas novas mais eficientes no uso da luz, levando à renovação das folhas do dossel durante a estação seca e um incremento na capacidade fotossintética do dossel até o final da estação seca e início da chuvosa (Wu et al., 2016). Fora dos platôs, ainda não se sabe se a acelerada queda de folhas novas no período seco é acompanhada por um aporte de folhas novas.

Mudanças no comportamento fenológico podem representar adaptações a fatores abióticos ou bióticos (van Schaik et al., 1993a). Um fator biótico é a maior taxa de predação das folhas novas e palatáveis, quando insetos herbívoros são mais abundantes (Wolda, 1978), pressionando as plantas a produzirem suas folhas novas nos meses quando estes insetos são menos abundantes. O simples fato de produzir folhas novas de forma sincronizada em qualquer parte do ano, também pode ser um mecanismo de escape aos predadores, pelo efeito de saturação (Janzen et al., 1973).

Nas florestas tropicais, durante as estações das chuvas, a água é abundante mas há maior cobertura de nuvens reduzindo a luz disponível na superfície. Em contrapartida, durante a estação seca na Amazônia Central, há 2-5 meses com déficit hídrico em anos normais (dependendo do local), porém a floresta recebe mais luz solar (Kitajima et al.,1997). Nesse período seco ocorre uma maior taxa de perda de folhas do dossel (produção de serapilheira) em ambientes de platô, de vertente e de baixio (Luizão and Schubart, 1987; Luizao et al., 2004; Ourique, 2014; Rice et al., 2004; Silva et al., 2009), caracterizando um efeito abiótico sobre a fenologia.

Os estudos que avaliaram a produção sazonal de serapilheira na Amazônia Central nas últimas décadas, abrangem, em sua maioria, apenas as tipologias florestais de Platô e Baixio. Não avaliaram a variação ao longo do gradiente edáfico da topografia (Luizao et al., 2004). Na Amazônia Central, as características edáficas e ecofisiológicas da vegetação variam ao longo de uma catena de solos ou topossequência (Magalhães et al.,1998). Embora constituem um gradiente contínuo, são propostos quatro tipos florestais: platô, vertente superior, vertente suave inferior ou campinarana, e baixio (Ribeiro et al. 1999).

Nos ambientes de Platô, os solos apresentam uma textura argilosa, tornando-se argilo-arenoso nas vertentes, até chegar ao nível mais baixo da paisagem, onde os perfis se apresentam arenosos e mal drenados (Chauvel et al.,1987 e Nobre et al.,2011). Malhado et al.

(2009) e Wu et al. (2016) mostraram que o pico de troca de folhas velhas por folhas novas ocorre no período seco em florestas de platô argiloso bem drenado da Amazônia Central, perto de Santarém. Possivelmente, isto ocorre para aproveitar as maiores taxas de radiação fotossinteticamente ativa (PAR) no período seco (van Schaik et al., 1993a). Luizão et al. (2004) e Ourique (2014) detectaram concordância na sazonalidade de produção de folhas na serapilheira, entre o baixio e o platô perto de Manaus

Neste estudo, pela primeira vez, foram obtidas as taxas mensais de produção de folhas novas fora do ambiente de platô. Foram caracterizados os padrões sazonais da fenologia foliar no período de 12 meses ao longo de um gradiente edáfico de uma floresta na Amazônia Central, abrangendo quatro fitofisionomias da toposequência: Baixio, Campinarana alta, Vertente superior e Platô. Foram obtidos dados de produção mensal e anual de folhas na serapilheira e de folhas novas no dossel; o tempo de residência das folhas; e o SLA para cada ambiente. Para o melhor entendimento de possíveis forçantes e gatilhos ambientais, os dados de fenologia foram correlacionandos com duas variáveis climáticas (precipitação e PAR) observadas durante o ano de extrema seca do período deste estudo, e com suas médias históricas para um período histórico sem secas extremas.

2. OBJETIVO

Em floresta de terra firme da Amazônia Central, examinar os efeitos de precipitação sazonal, de PAR sazonal, e da topografia sobre a produção de folhas na serapilheira, sobre a produção de folhas novas no dossel, sobre o tempo de residência das folhas e sobre a área foliar específica (SLA).

2.1. Hipóteses:

Foram elencadas quatro hipóteses testáveis abaixo em itálico, cada uma seguida de uma contextualização sucinta:

H1: A produção de folhas na serapilheira e de folhas novas no dossel é sazonal em todos os ambientes de terra firme, causando forte sazonalidade na estrutura etária das folhas no dossel. Malhado et al. (2009), Wu et al. (2016) mostraram que o pico de troca de folhas velhas por folhas novas ocorre no período seco em florestas de platô argiloso bem drenado da Amazônia Central, possivelmente para aproveitar as maiores taxas de radiação fotossinteticamente ativa (PAR) no período seco (van Schaik et al., 1993). A consequente

variação sazonal nas proporções de folhas novas, maduras e velhas é a principal causa de uma variação de ~27% na capacidade fotossintética do dossel e da própria fotossíntese (GEP -- Produtividade Bruta do Ecossistema) (Wu et al., 2016). Luizao et al. (2004) e Ourique (2014) detectaram concordância na sazonalidade de produção de folhas na serapilheira, entre o baixio e o platô perto de Manaus. Usando câmeras montadas em duas torres, Nelson et al. (2014) e (Lopes et al., 2016) mostraram que o lançamento de folhas novas ocorre principalmente no período seco nos platôs. A sazonalidade de lançamento de folhas novas não foi examinada ainda fora dos platôs. Os platôs constituem menos de 50% da área da floresta de terra firme na Amazônia Central. Aqui postulamos que o comportamento sazonal na produção de folhas novas é concordante ao longo de toda a topossequência. O monitoramento mensal desta produção e do estoque de folhas no dossel, permitiu caracterizar a sazonalidade do aporte de folhas novas, que controla a variação mensal das porcentagens de folhas novas, maduras e velhas no dossel, que, por sua vez, controla a variação sazonal da capacidade fotossintética do ecossistema.

H2. A produção mensal de folhas na serapilheira é mais fortemente correlacionada com a precipitação média histórica e com o PAR médio histórico, do que com a precipitação e o PAR mensais observados durante o ano de estudo. O tempo necessário para programar os processos fisiológicos que controlam a fenologia foliar das árvores, pode fazer com que estes processos estejam “calibrados” com o clima que a árvore espera nos próximos meses, ou seja, baseada na sua experiência; ou então, com base em algum gatilho ambiental fiel ao ciclo climático histórico. O clima histórico é o clima “esperado”, no qual a planta aposta evolutivamente quando programa antecipadamente seu comportamento fenológico. Como as anomalias climáticas são comuns em qualquer ano, estas precisam ultrapassar limiares de duração e de amplitude para engendrar uma alteração no comportamento fenológico.

H3: As partes inferiores da toposequência, com solos mal drenados e arenosos (baixio e campinarana alta), tem menor produção anual de folhas e maior tempo de residência das folhas no dossel, comparadas com as partes superiores da toposequência, cujos solos são bem drenados e argilosos (vertente superior e platô). O estresse induzido por alagamento sazonal da zona de raízes, alternando com drenagem completa do solo arenoso no período seco nestes dois ambientes (Nobre et al., 2011), pode afetar negativamente a produção de folhas novas, ampliar o tempo de vida das folhas como forma de estratégia de adaptação. E consequentemente diminuir a taxa anual de produção de folhas na serapilheira.

H4: *As partes inferiores da toposequência, com solos mal drenados e arenosos, tem área foliar específica (SLA) mais baixa (folhas mais coriáceas), comparadas com as partes superiores da toposequência.* Com maior tempo de residência, as folhas serão mais longevas nestes dois ambientes. Portanto as árvores devem investir na durabilidade de suas folhas. Folhas mais coriáceas no baixio (maior razão C:N) comparadas com o platô já foram documentadas (Luizao et al., 2004; Ourique, 2014). Postulamos aqui que a campinarana alta também seguirá a tendência do baixio, por ter solo arenoso e mal drenado (Magalhães et al., 1998; Nobre et al., 2011).

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Área de estudo

O monitoramento mensal de produção de folhas na serapilheira e do estoque de folhas (LAI) no dossel, foi realizado em uma área de aproximadamente 3 x 3 km, nos quatro ambientes topo-edáficos mais extensos encontrados no *footprint* da torre de fluxo turbulento K-34. A torre é mantida pelo programa LBA (*Large Scale Biosphere-Atmosphere Experiment in Amazonia*). Suas coordenadas são 2,60907S; 60,20917W, aproximadamente 60 km a noroeste da cidade de Manaus, na Estação Experimental de Silvicultura Tropical (EEST) do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), dentro da Reserva Biológica do Cuieras (Figura 1).

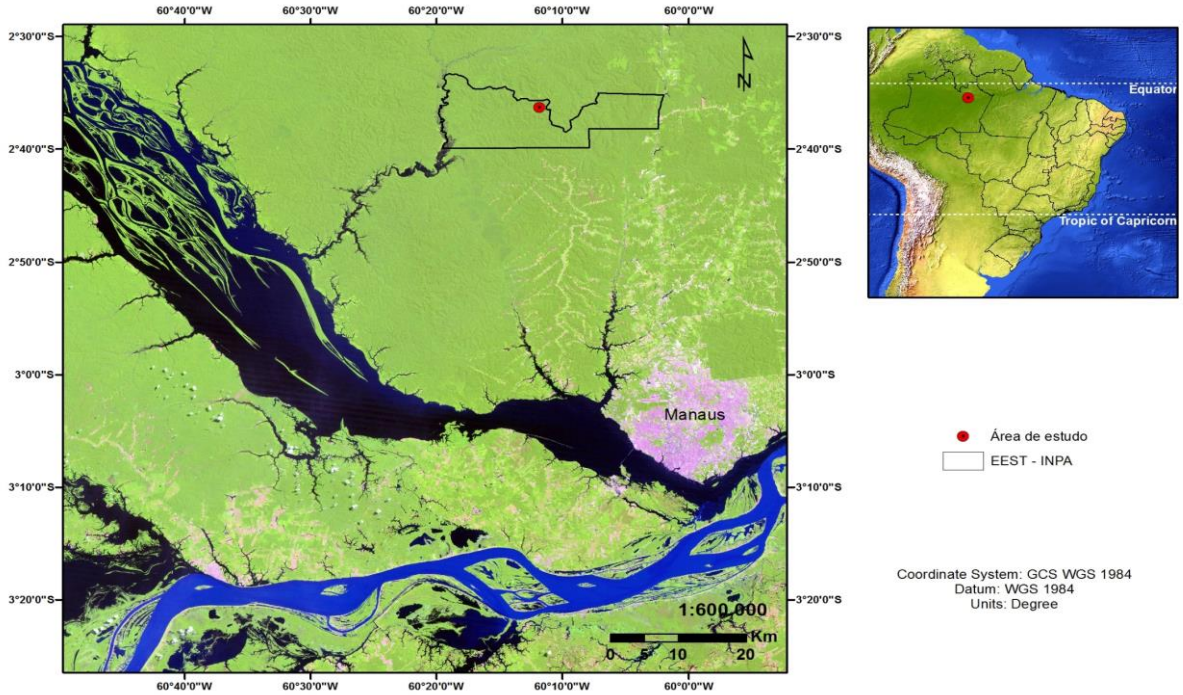

Figura 1. Localização da área de estudo, na Estação Experimental de Silvicultura Tropical situada na Reserva Biológica do Cuieiras.

No sistema de classificação de Köppen, o clima na região é Am, caracterizado como tropical chuvoso, com temperaturas médias entre 24 e 27 °C. (RADAM, 1978). A umidade relativa do ar atinge um valor mínimo de 75% no mês de agosto e um máximo de 92% no mês de abril durante o período de alta precipitação. Nos meses mais chuvosos, 75% dos dias têm precipitação superior a 1 mm. (ARAÚJO *et al*, 2002)

Dados do *Tropical Rainfall Measuring Mission* (TRMM), em série histórica de 2000 a 2014 (Figura 2), indicam precipitação média anual de 2610 mm. Os meses de dezembro a maio são os mais chuvosos. Nos meses agosto e setembro, a precipitação média mensal está abaixo dos 100mm, caracterizando a estação seca quando a evapotranspiração excede a precipitação (Malhi et al., 2009).

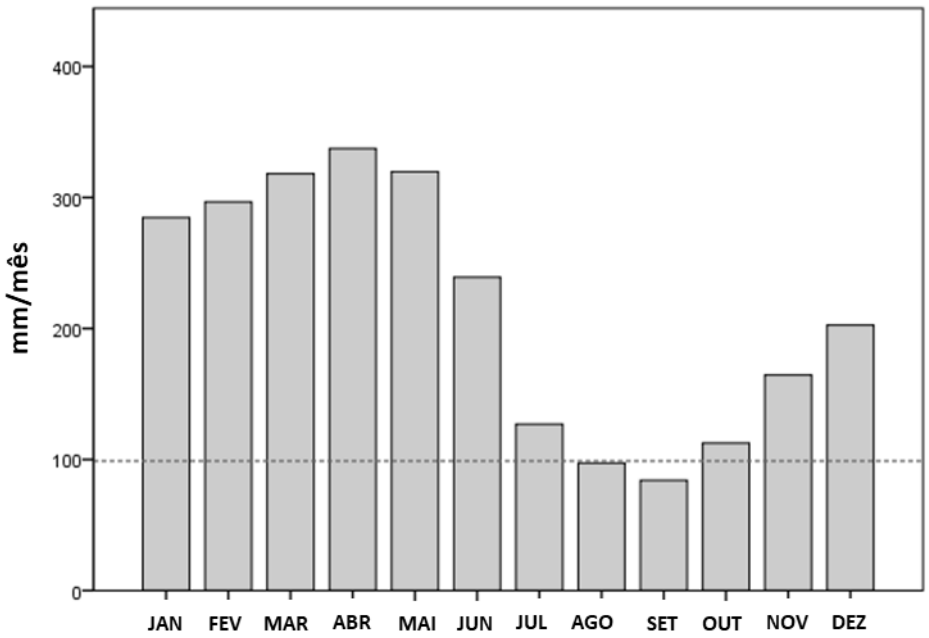

Figura 2. Série histórica de precipitação de 2000 a 2014 para a área de estudo. Dados mensais do *Tropical Rainfall Measuring Mission* obtidos da NASA <disc.sci.gsfc.nasa.gov/giovanni>. Para casar com nosso período de coleta se serapilheira, utilizamos a chuva dos 30 dias centrados no dia 01 do mês indicado no eixo X.

No ano do estudo, fortes anomalias negativas se manifestaram a partir do quinto mês. Ocasionadas pelo fenômeno *El Niño*, as anomalias negativas mensais mantiveram-se fortes por oito meses seguidos: 15 de julho de 2015 a 15 de março de 2016 (Figura 3). O período com precipitação inferior a 100 mm se estendeu para seis meses descontínuos: agosto, setembro, outubro e dezembro de 2015 e janeiro e fevereiro de 2016.

A nível local, o relevo é profundamente cortado pela densa rede de drenagem, que formou um padrão de planaltos e vales com uma diferença de altura máxima de cerca de 60 m (60-120 m). (Araújo et al., 2002) . Esse padrão é originado a partir da erosão química causada por ácidos nos cursos d'água, provocando gradualmente a podzolização do solo e resultando na formação de "vales geoquímicos" (Chauvel et al., 1987).

No platô os solos possuem uma textura argilosa. Tornam-se progressivamente mais arenosos nas vertentes, até chegar nas partes mais baixas da paisagem (Luizao et al., 2004). O gradiente edáfico de textura e drenagem condiciona fitofisionomias distintas para cada segmento da topossequência: platô, vertente, campinarana com floresta alta, e baixio(Schietti et al., 2014). As famílias mais ricas em espécies são Sapotaceae, Lecythidaceae e Burseraceae para áreas de platô e Sapotaceae, Fabaceae e Chrysobalanaceae para áreas de baixio. A densidade e a área basal dos caules >10 cm DAP são similares entre estes dois ambientes no local de estudo, sendo ~28-29 m^2 e ~620 indivíduos por hectare (CARNEIRO, 2004).

3.2. Dados climáticos

A precipitação foi obtida do *Tropical Rainfall Measuring Mission* (TRMM), 3b42 versão 7, para o quadrante de 0.25x0.25 graus que inclui a área de estudo. Foi calculada a precipitação mensal "esperada" com base nas médias mensais do período 2000 a 2014. Neste período, na Amazônia Central não houve secas extremas associadas nem com o "*El Niño*", nem com o aquecimento anômalo do Atlântico Tropical Norte (Lewis et al., 2011; Marengo et al., 2008). Obtivemos também a precipitação mensal "observada" para os 12 meses do estudo, de abril de 2015 a março 2016 (Figure 3), período que inclui o *El Niño* chamado de "Godzila" devido sua intensidade que foi semelhante àquelas de 1982-83 e de 1997-98, baseado no ONI – *Oceanic Niño Index* (K. Trenberth, 2016, <https://climatedataguide.ucar.edu/climate-data/nino-sst-indices-nino-12-3-34-4-oni-and-tni>).

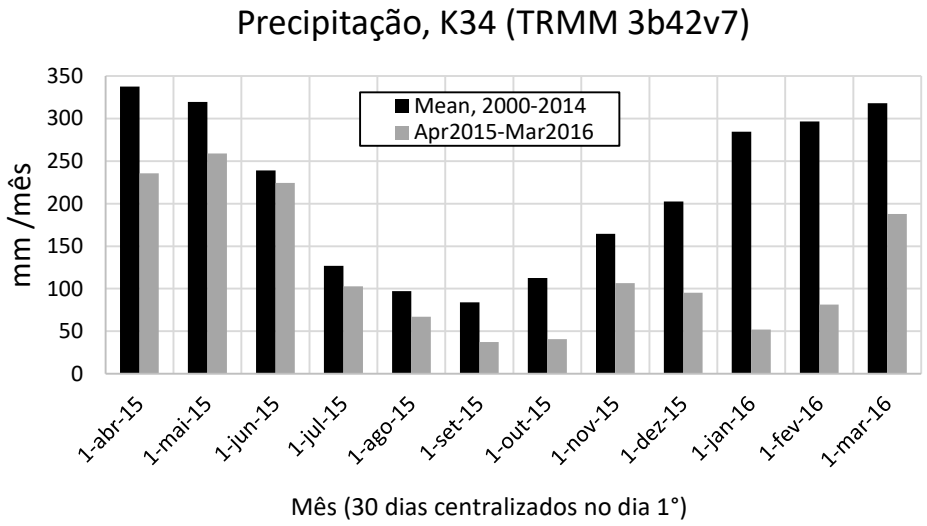

Figura 3. Precipitação mensal na área de estudo, a média histórica em preto e os meses do estudo em cinza.

Como *proxy* para o PAR, utilizamos a média mensal da fração de cobertura de nuvens, proveniente do sensor AIRS (*Atmospheric Infrared Sounder*). Utilizamos o produto AIRX3STD, versão 6, com resolução espacial de 1°, disponível no site NASA-Giovanni. Utilizamos o quadrante vizinho ao leste da área de estudo para evitar as grandes áreas de água aberta (Rio Negro), presentes no quadrante que inclui nossa área de estudo. Como no caso da precipitação, preparamos dois conjuntos mensais: (1) a média mensal histórica (2003-2014)

para um período sem fortes secas anômalas e (2) para os 12 meses do período de estudo, que inclui o período do El Niño (2015-16) (Figura 4).

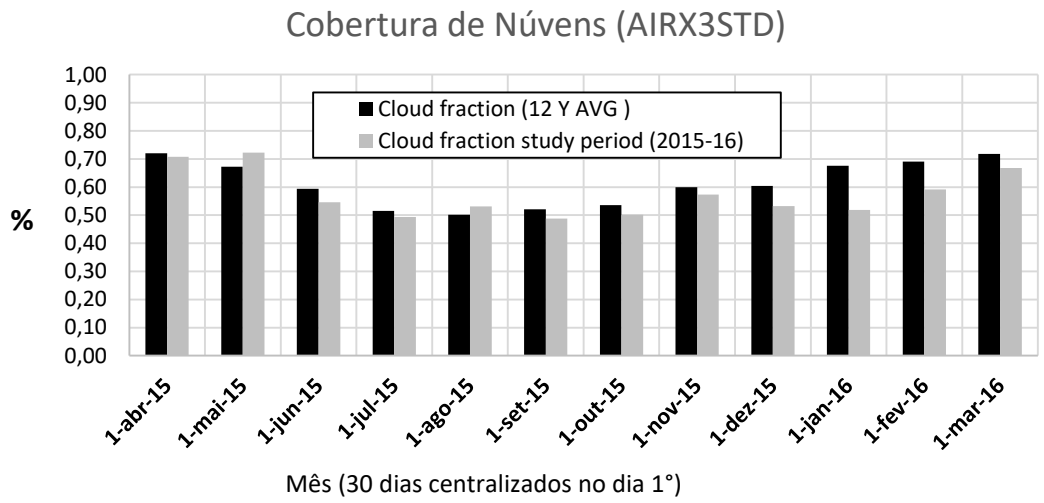

Figura 4. Porcentagem de cobertura de nuvens para área de estudo, a média histórica em preto e os meses do estudo em cinza.

Para os dois tipos de dados climáticos (tanto os dados históricos como os do ano de estudo) cada mês foi padronizado para 30 dias de duração, sendo os 30 dias antecedentes ao dia 15 de cada mês, pois a serapilheira acumulada foi recolhida sempre próximo do dia 15 de cada mês.

3.3. Delimitação dos quatro segmentos da topossequência e alocação dos transectos

Para a delimitar quatro tipologias florestais que constituem segmentos ao longo da topossequência, foi utilizado a rotina ASDL (Altura Sobre Drenagem Local) rodado no ArcGIS, um procedimento adaptado do modelo HAND (*Height Above the Nearest Drainage*) (Nobre et al., 2011; Rennó et al., 2008; Schietti et al., 2014). Para as florestas de terra firme da Amazônia Central, o HAND é um bom *proxy* para os gradientes topográficos de drenagem e textura do solo que controlam a composição florística, captando 72% da variação na composição de árvores (Schietti et al., 2014) . Semelhante ao HAND, o ASDL constrói um modelo digital de elevações (MDE) normalizadas, considerando como elevação zero as drenagens mais próximas que tem água aflorando. A rotina ASDL foi alimentada com o MDE do SRTM (*Shuttle Radar Topography Mission*). Utilizamos o SRTM com resolução espacial de 30m, filtrado com uma janela móvel de médias, de 3x3 pixels, para atenuar as micro-irregularidades causadas pela rugosidade do dossel.

Vinte e quatro transectos de 150m, representando os quatro ambientes (seis por ambiente) foram distribuídos com distância mínima de 300m entre si, de acordo com a ASDL. Os seis transectos sobre platô foram alocados onde ASDL >40m e inclinação <6º; os seis transectos de vertentes superiores onde ASDL = 25-35m e inclinação >6º; os seis transectos na campinarana alta onde ASDL = 8 -20m e inclinação < 6º; e os seis de baixio próximos à drenagem onde ASDL <1m e inclinação <6º (Figura 4). As campinaranas altas foram alocadas exclusivamente na parte inferior de inclinações suaves de interflúvios alongados, pois a podzolização não ocorre em vertentes inferiores íngremes (Chauvel et al., 1987). Com a exceção de vertente superior, os transectos foram colocados onde a inclinação da terra é plana (< 6º), para permitir o uso de uma imagem do sensor orbital óptico Landsat 8 como auxílio na alocação dos transectos. Nas áreas planas as sombras topográficas não afetam as cores dos pixels desta imagem.

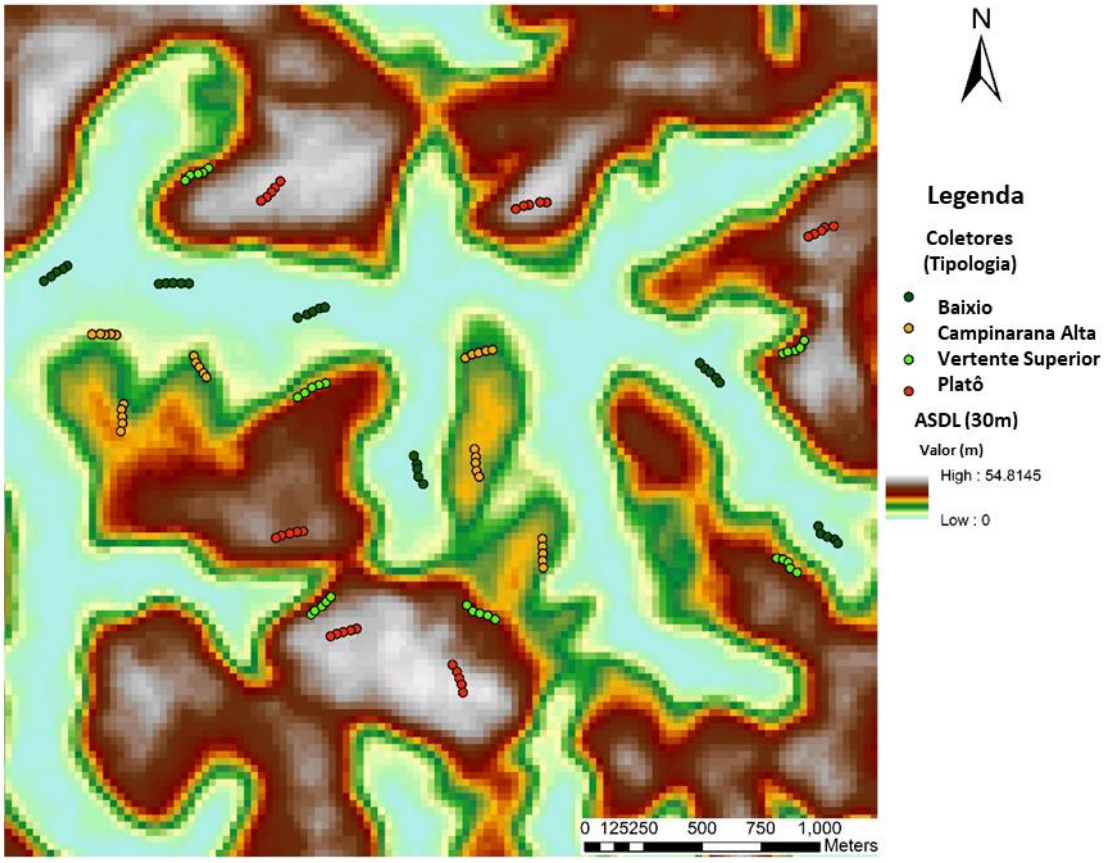

Figura 5. Distribuição dos 24 transectos de 150m de comprimento e dos cinco coletores de serapilheira por transecto, em cada uma das quatro tipologias florestais. Mapa base de Altura Sobre Drenagem local (ASDL).

Para confirmar a esperada separação edáfica entre os tipos florestais (Figura 5), foram coletadas amostras de solo para análise granulométrica, sendo 14 amostras compostas

espalhadas em cada fitofisionomia, retiradas a 25cm de profundidade, abaixo da matéria orgânica. As análises seguiram o método da pipeta proposto por (EMBRAPA, 1997).

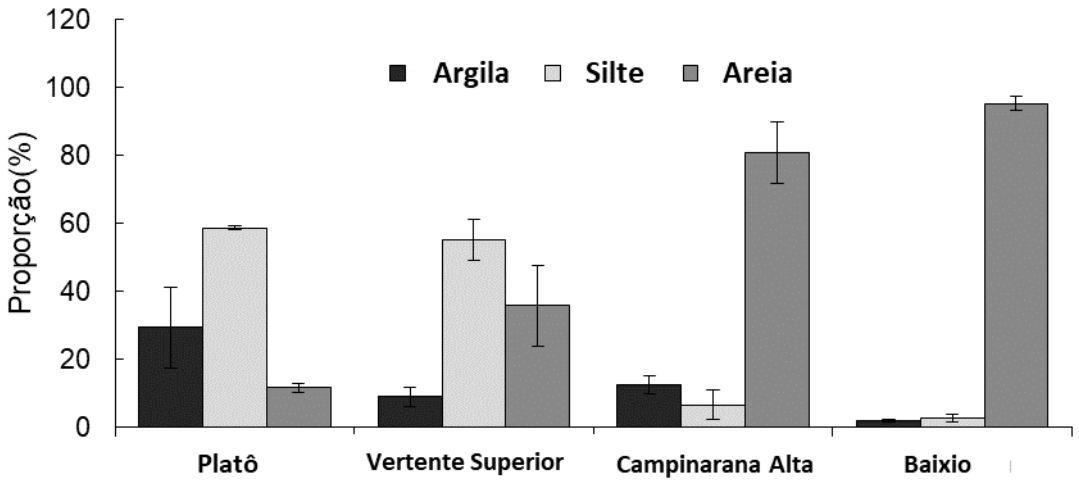

Figura 6. Gradiente textural do solo ao longo da topossequência. O IC é 95% para a média.

Foram distribuídos cinco coletores de serapilheira em intervalos de 30 m ao longo de cada transecto, totalizando 120 coletores, ou 30 por ambiente. Para alocação em campo foi utilizado um GPS portátil Garmin modelo 62s e bússola. Em áreas de vertente, que foram implantadas seguindo a curva de nível, foi utilizado um clinômetro Suunto.

3.4. Coleta de Serapilheira

A confecção dos coletores, a secagem, a triagem e a obtenção do peso seco seguiram o protocolo do RAINFOR e do STRI, *Smithsonian Tropical Research Institute* (Muller-landau and Wright, 2010). Cada coletor teve uma área de 0.5 m², medindo 70.7 cm de cada lado, com um metro acima do chão nas áreas de baixio e 0.5m acima do chão para os demais ambientes. A armação foi de tubos de PVC de ½ polegada. Para nivelar o coletor em locais inclinados, foram utilizadas luvas deslizáveis em cada pé, feitas de tubos de ¾ de polegada (Figura 6). Utilizamos tela com malha de 1x5mm, por ser mais resistente e mais fácil de costurar que tela de plástico convencional.

Figura 7. Coletores de serapilheira com área de 0.5 m² e 50 cm de altura (a); coletores no baixio com um metro de altura (b); detalhe de luva de ¾ que permite ajustar o nível de cada pé (c).

Coletas mensais foram realizadas entre abril de 2015 e março de 2016, sempre próximo ao dia 15 de cada mês. O material coletado foi acondicionado em sacos plásticos identificados no campo. Os sacos foram deixados abertos e secos ao ar em sala com ar condicionado. Após esse procedimento, cada amostra foi triada, sendo dividida em duas frações: folhas e outros. As folhas foram então acondicionadas em bandejas de alumínio e secas em estufa a 65ºC por 72 horas. Logo após a retirada da estufa o material foi pesado para minimizar a absorção de umidade. Foi utilizada uma balança eletrônica Gehaka, Modelo BG2000, com precisão de 0,01g.

3.5 Tempo de residência de folhas no dossel

Segundo Malhado et al. (2009), o tempo de residência das folhas no dossel em cada ambiente é dado pela razão entre a média anual do estoque de folhas no dossel e a média anual de produção (queda) de folhas nos coletores, ambas expressas em unidades de índice de Área Foliar:

$$TR = \frac{\text{LAI } \bar{\text{X}}_{estoque}}{\text{LAI } \bar{\text{X}}_{saída}}$$

Estimativas mensais do estoque (LAI) no dossel em cada tipo florestal foram obtidos em cada transecto de 150 m no mesmo momento da coleta da serapilheira (Rosa et al. 2016), utilizando um LiDAR portátil terrestre modelo Riegl LD90-3100VHS-FLP. As unidades de massa das folhas nos coletores foram convertidas em unidades de LAI, multiplicando pela Área Foliar Específica (sigla SLA em inglês, cujas unidades são m^2/Kg):

$$LAI_{saída} = g * m2/Kg$$

3.6. Área Foliar Específica

O SLA (*Specific Leaf Area*) é a razão, "área da folha úmida (cm^2)/ peso seco (g)" (Garnier et al., 2001). Aqui utilizamos a área foliar seca ao ar e não a área viva, o que resulta em subestimativa da SLA pelo encolhimento de área foliar na secagem. A perda de área, no entanto, é compensada pela perda de massa por remobilização de nutrientes antes da abscisão e pela perda de massa por decomposição durante os 30 dias, em média, que as folhas permanecem no coletor, antes de serem colhidas e secas.

A decomposição das folhas nos coletores varia sazonalmente, devido às condições de temperatura e umidade (Luizao, 1989). Este efeito sazonal teve que ser corrigido. Presumindo que não há variação sazonal de SLA para folhas senescentes, antes de iniciar sua decomposição, utilizamos o SLA médio de cada ambiente em setembro de 2016 como base de referência. Neste mês mais seco, a decomposição nos coletores deve atingir seu mínimo. Os valores de SLA das folhas coletadas mensalmente foram ajustados para seu valor em setembro. Para configurar este ajuste, obtivemos a área foliar específica média em setembro de 2015 (mês seco) e em março de 2016 (mês chuvoso). A razão entre os dois valores, por ambiente, é o fator de correção daquele ambiente de março para setembro (mês referência). Para o fator de correção dos outros meses, em cada ambiente, ajustamos o fator de março de forma linear, com base na precipitação de cada mês a ser corrigido.

Os valores de SLA de cada ambiente em setembro e em março foram obtidos a partir do peso seco médio de discos com área de 1,4 cm^2 extraídos das folhas usando um vazador manual circular afiado, evitando-se as nervuras centrais (Evans and Poorter, 2001) . Foram extraídos 10-30 discos por coletor (Figura 6), sendo, de preferência um disco por folha. Os discos foram secos em estufa a 65 °C por 72 horas.

Figura 8. Discos retirados do limbo de 30 folhas diferentes e secas ao ar, de cada coletor para calcular área foliar específica (SLA) média de cada tipologia florestal no mês seco de setembro de 2015 e no mês úmido de março de 2016.

3.7 Análises estatísticas

3.7.1. Hipótese 1.

Para detectar sazonalidade na produção de serapilheira, em cada ambiente comparamos a produção total de serapilheira nos cinco meses mais chuvosos (estação úmida) com os cinco meses mais secos (estação seca). A divisão foi feita com base na precipitação histórica (médias mensais de 15 anos se secas extremas, do TRMM), como veremos posteriormente, foi a melhor preditora da produção de serapilheira no ano do estudo do que a precipitação mensal observada naquele ano. Utilizamos o teste Wilcoxon com modo (o equivalente não paramétrico do teste-*t* pareado) para detectar as diferenças entre as duas estações, para a serapilheira. Cada coletor de serapilheira serviu como objeto pareado entre as duas estações (n=30 coletores para cada tipologia florestal). A análise de sazonalidade não foi realizada entre os meses do ano, pois cada mês seria tratado como uma de 12 categorias, desprezando os diferentes graus de proximidade temporal entre cada par de meses.

Apenas um valor médio de LAI foi estimado mensalmente para cada tipologia florestal, devido à alta variância espacial do LAI dentro de cada ambiente (Rosa, 2016). Desta forma, para cada tipologia florestal, temos apenas cinco observações para a produção mensal de folhas novas no período úmido e outras cinco observações no período seco. Aplicamos um

teste Kruskal-Wallis para comparar a produção de folhas novas entre as duas estações. Repetimos o teste para os quatro ambientes (sem a correção Bonferrroni para testes repetidos, considerando o baixo poder de descriminação imposto por apenas cinco observações por tratamento).

Para representar a variação sazonal nas variáveis fenológicas que controlam a capacidade fotossintética do dossel, elaboramos um gráfico ilustrativo para cada ambiente, mostrando mensalmente o aporte de folhas novas, a saída de folhas velhas para a serapilheira, e o estoque total de folhas no dossel, todas em unidades de LAI.

3.7.2. Hipótese 2.

Avaliamos, através da correlação de Pearson, a relação entre a produção de serapilheira em cada ambiente e dois tipos de precipitação mensal: (1) média histórica para precipitação mensal para um período sem secas severas e (2) a precipitação mensal observada no período de estudo. Fizemos o mesmo para a média mensal da cobertura de nuvens. Para confirmar a consistência da relação entre produção mensal de serapilheira e a precipitação média histórica, acessamos quatro anos de produção de serapilheira do projeto TEAM – *Tropical Ecology Assessment & Monitoring Network* disponibilizado no site www.teamnetwork.org. Estes dados foram coletados apenas no platô e no mesmo sítio de nosso estudo (*Litterfal data, LF-MA-5, Vegetation Protocol 1.4, Flavio Luizão, INPA*). Os dados são aproximadamente quinzenais, mas alguns intervalos de tempo são irregulares. Para obter uma estimativa de produção no dia 01 de cada mês (o dia central de nossos dados mensais) aplicamos um suavizador LOESS com janela estreita de suavização, de sete valores de largura. Extraímos o valor de produção suavizada no dia 01 de cada mês.

Realizamos ainda uma correlação entre a produção mensal de serapilheira, para todos os pares de ambientes, como indicador do grau de consistência, entre ambientes, do comportamento temporal na escala fina de tempo. Fizemos isto para os dados de produção mensal e para as diferenças de produção entre um mês e o mês seguinte.

3.7.3. Hipótese 3.

Para testar a terceira hipótese, de que a produção de folhas é menor nos dois ambientes com solo arenoso e/ou mal drenado (baixio e campinarana alta) comparado com os outros dois ambientes, comparamos a produção média anual ente todos os pares de tipos de floresta. Utilizamos o teste não paramétrico Mann-Whitney, equivalente a um teste *t*. Aplicamos a

correção Bonferroni ao valor de “p” por ter repetido o teste seis vezes, que é o número de pares dos quatro ambientes. Também comparamos a produção média nos cinco meses secos, para todos os pares de ambientes (seis testes) e dentro dos cinco meses mais úmidos (mais seis testes), para saber se as diferenças na produção de folhas entre as tipologias se mantem consistentes nas duas estações.

Se o LAI é aproximadamente constante no tempo e no espaço, os ambientes com menor produção de serapilheira terão maiores tempos de residência. Portanto, a produção mensal e sazonal comparadas entre ambientes, servem como indicador indireto de significância para a diferença entre os tempos de residência. Não é possível avaliar diretamente a significância das diferenças nos tempos de residência pois não apresentam repetições.

3.7.4. Hipótese 4.

Para determinar se a área foliar específica (SLA) foi diferente entre os quatro tipos de floresta, realizamos primeiro uma regressão linear entre a variável contínua independente “altura vertical do transecto sobre a drenagem local -- ASDL” e a dependente “média da área foliar específica do transecto”. A variável contínua ASDL aqui representa o efeito do tipo de floresta. O uso de transectos como observações permitiu suprimir a variância interna de cada transecto, pois utilizamos a média de SLA de cinco coletores para representar cada um dos transectos.

4. RESULTADOS

H1: A produção de folhas na serapilheira e de folhas novas no dossel é sazonal, causando forte sazonalidade na estrutura etária das folhas no dossel

Em todos os ambientes a produção de folhas na serapilheira foi maior nos cinco meses mais secos quando comparados com a produção nos cinco meses mais úmidos (Figura 9). O teste de Wilcoxon confirmou esse padrão para todos os coletores de serapilheira nos ambientes de Baixio, Campinarana alta e Vertente superior ($T= 0$, $p<0.001$, $r =-0.62$) e para 28 dos 30 coletores do ambiente de Platô ($T=4$, $p <0.001$, $r = -0.61$). Com $|r| > 0.50$, tamanho do efeito de estação do ano sobre a produção de serapilheira, é considerado forte.

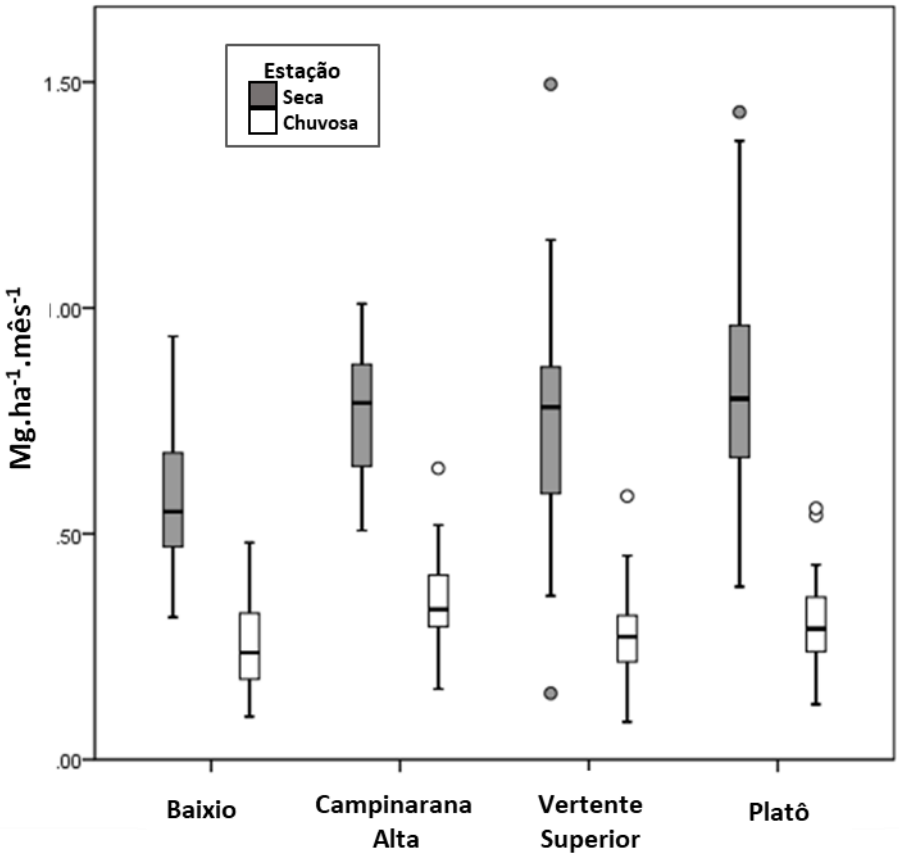

Figura 9. *Boxplots* para a produção média mensal de serapilheira de 30 coletores em cada ambiente nos cinco meses mais secos (caixas cinzas) e os cinco meses mais úmidos (caixas brancas), baseado na média histórica da precipitação local.

O estoque de folhas no dossel (LAI) teve pequena variação mensal em todos os ambientes. Portanto a taxa mensal de formação de novas folhas no dossel segue a curva das folhas velhas que saiam mensalmente para a serapilheira (Figura 10). Consequentemente, em todos os ambientes, os cinco meses mais secos tiveram maior produção de folhas novas no dossel quando comparado com os cinco meses mais úmidos (teste Mann-Whitney, $p = 0.047$, 0.009, 0.016 e 0.016, respectivamente para baixio, campinarana alta, vertente superior e platô). A sazonalidade foi similar entre todos os ambientes e para as duas medidas de fluxo de folhas (velhas caindo e novas sendo lançadas no dossel) - a produção no período seco foi 2.3 a 2.7 vezes maior que a respectiva produção no período úmido.

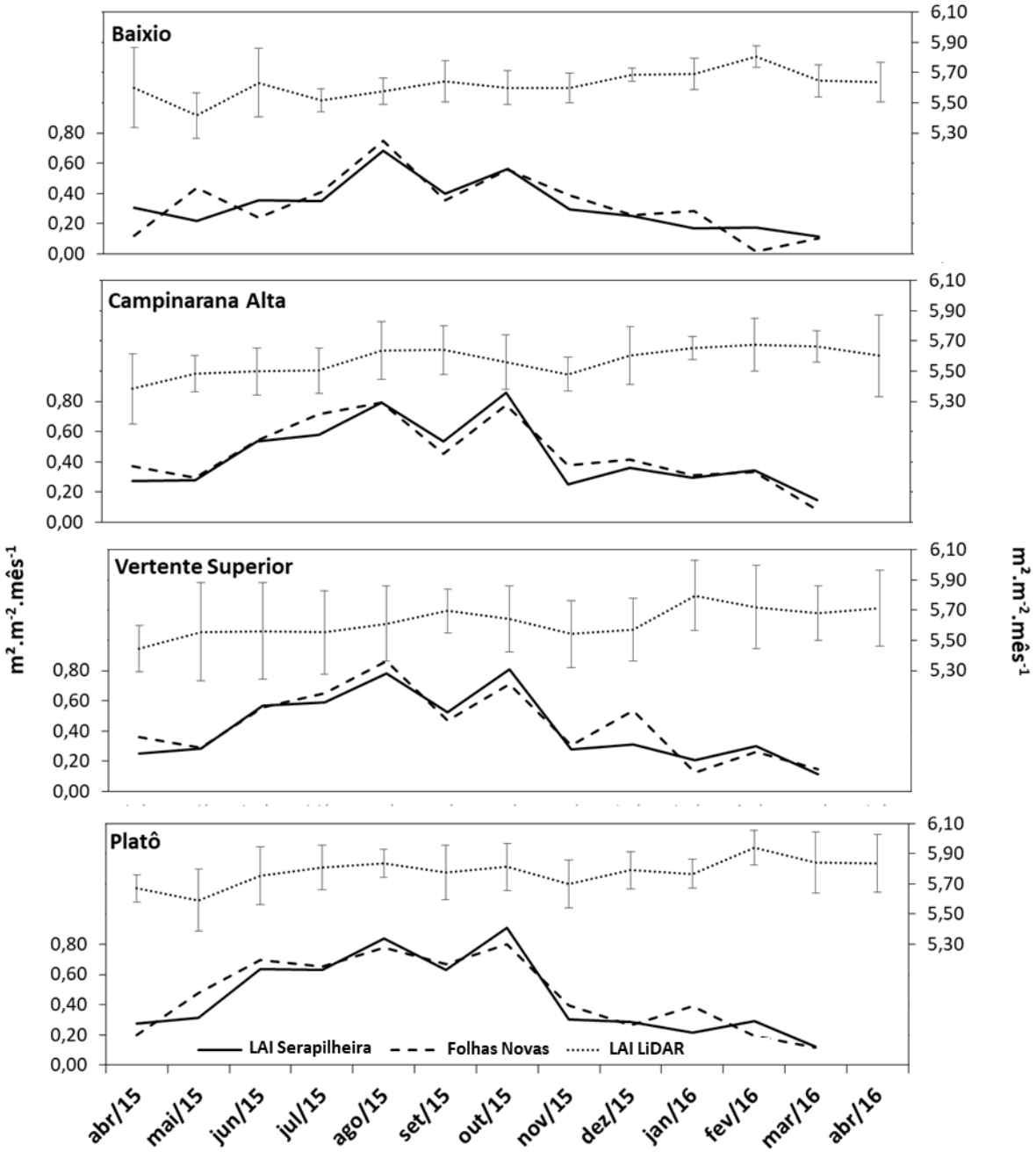

Figura 10. Variação mensal em cada ambiente do estoque de folhas no dossel (LAI, medido com LiDAR, IC = 95% para a média), da saída de folhas para a serapilheira e da produção de folhas novas no dossel, obtida pela diferença entre a mudança mensal do estoque no dossel e a saída mensal para a serapilheira, após conversão para unidades de LAI.

H2. A produção mensal de folhas na serapilheira tem correlação mais forte com a precipitação média histórica e com o PAR médio histórico do que com a precipitação e o PAR observados durante o ano de estudo.

A Hipótese 2 foi confirmada para as duas variáveis climáticas. O clima médio histórico - obtido de intervalos de anos sem secas extremas na Amazônia Central - explicou melhor a variância na produção de folhas do que o clima no próprio ano do estudo, quando ocorreu uma forte seca. Nos quatro ambientes, 58-62% da variação na produção de folhas na serapilheira foi explicada pela precipitação mensal histórica. A produção mensal de serapilheira de folhas no platô, obtida pelo grupo TEAM ao longo de cinco anos (sem seca extrema), também foi fortemente correlacionada com a precipitação média histórica (r= -094), explicando 88% de sua variação. Por outro lado, a precipitação mensal observada no ano de estudo explicou apenas 13-23% da variação na produção de folhas neste estudo.

Para a "fração de cobertura de nuvens", usada aqui como *proxy* para PAR, as médias mensais históricas explicaram 64-74% da variação mensal na produção de folhas na serapilheira, enquanto os valores no período de estudo explicaram apenas 22-42% (Tabela 1).

Tabela 1 Correlações de Pearson entre a produção mensal de folhas na serapilheira e as variáveis climáticas mensais de precipitação e de fração de cobertura por nuvens. As correlações são mais fortes com as médias históricas, conforme propósito na H2.

Variável climática	Produção de folhas na serapilheira $Mg.ha^{-1}.m^{-1}$				
	Baixio	Campinarana alta	Vertente superior	Platô	Médias
Precip mensal (2000-2014)	-0.76	-0.77	-0.79	-0.79	-0.78
Precip mensal, 2015/16	-0.37	-0.48	-0.40	-0.39	-0.41
Fração de cobertura de nuvens (2003-2014)	-0.80	-0.84	-0.86	-0.86	-0.84
Fração de cobertura de nuvens, 2015-16	-0.47	-0.65	-0.61	-0.60	-0.58

A dissociação entre a produção de folhas na serapilheira e a precipitação observada no ano de estudo ocorreu nos meses de dezembro de 2015 e janeiro e fevereiro de 2016. São meses normalmente chuvosos, mas que tiveram taxas abaixo de 100 mm mensais em 2016. A fenologia foliar se comportou normalmente nestes meses, "ignorando", em grande parte, o fato de estarem menos chuvosos que o esperado (Figura 11).

O grau de explicação da produção em um ano seco pela média histórica de precipitação (~60%) é intermediário entre o alto grau de explicação de produção em anos não secos pela chuva histórica em anos não secos (88%, dados do TEAM) e a baixa explicação da chuva no próprio ano seco do estudo (~18%). Isto sugere que a seca de 2015-16 alterou, mas

apenas parcialmente, a sazonalidade da produção. Esta alteração é vista como um forte, porém breve, desvio entre os dados do TEAM e nossos dados no mês mais seco do *El Niño*. Na Figura 11, as duas curvas aumentam de abril a agosto, e atingem um pico em agosto e começam a diminuir em setembro. Esta descida continua até março nos dados do TEAM, mas nossos dados exibem um segundo e alto pico de queda de folhas no mês de setembro de 2015 a outubro de 2015, voltando a cair apenas após um pequeno aumento na precipitação que ocorre em outubro. Houve mais de 100 mm de chuva em novembro de 2015, o que parece ter sido suficiente para estancar abscisão anômala de folhas, possivelmente causada pelo efeito acumulativo de seca forte até outubro.

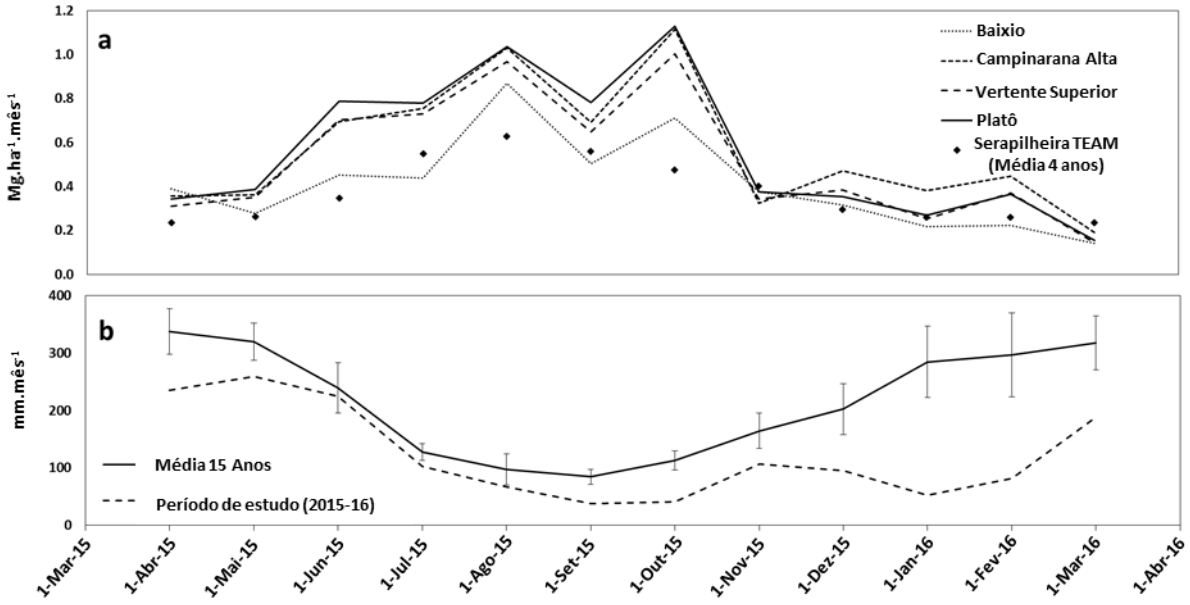

Figura 11. Taxas mensais de produção de folhas na serapilheira para cada ambiente em 2015-16 (linhas) e as taxas detectadas no platô em 2004-2009 pelo projeto TEAM (pontos) (a); precipitação média histórica de 15 anos (com IC=95% para a média) e precipitação observada no período do estudo, 2015-16 (b).

Nos quatro ambientes foram registrados padrões mensais quase idênticos na escala mensal (Figura 12), resultando em alta correlação positiva entre si, tanto na comparação dos valores mensais de produção entre ambientes (Tabela 2), quanto na comparação dos incrementos mensais Tabela 3).

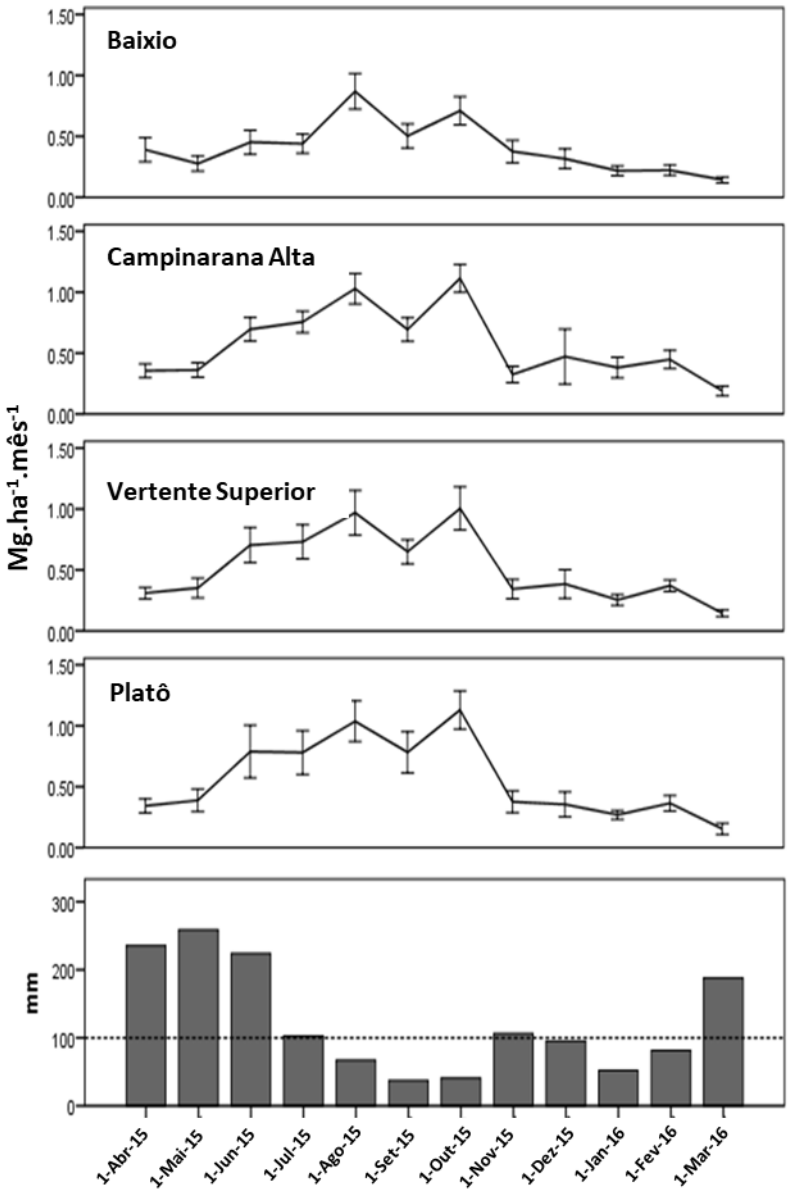

Figura 12. Produção mensal de folhas na serapilheira ($Mg.ha^{-1}.mês^{-1}$) em cada ambiente (linhas), com IC = 95% para a média de 30 coletores, comparada com a precipitação mensal no ano de estudo (Barras).

Tabela 2. Correlação de Pearson (r) dos valores mensais da produção de serapilheira entre todos os pares de tipologia florestal.

	Campinarana alta	Vertente superior	Platô
Baixio	0.91	0.92	0.92
Campinarana alta		0.99	0.98
Vertente superior			0.99

Tabela 3. Correlação de Pearson (r) dos incrementos mensais da produção de serapilheira entre todos os pares de tipologia florestal.

	Campinarana alta	Vertente superior	Platô
Baixio	0.83	0.85	0.83
Campinarana alta		0.99	0.98
Vertente superior			0.99

H3: As partes inferiores da toposequência (baixio e campinarana alta), com solos mal drenadas e arenosas, tem menor produção anual de folhas e maior tempo de residência das folhas no dossel, comparadas com as partes superiores da toposequência, cujos solos são bem drenadas e argilosos (vertente superior e platô).

A hipótese se sustenta apenas para o baixio, pois o platô, a vertente superior e a campinarana alta não diferem entre si quanto à produção anual de folhas na serapilheira (Tabela 4, Figura 13). Os tempos de residência foram muito próximos nestes três ambientes, entre de 12 e 13,5 meses. No baixio, onde as folhas são mais longevas, com 17,4 meses de residência no dossel.

Tabela 4. Produção anual de folhas na serapilheira e o tempo de residência de folhas no dossel.

Tipologia florestal	Média anual de produção de serapilheira ($Mg.ha^{-1}.y^{-1}$)			Tempo de residência (meses)
	Média	IC95_min	IC95_max	
Platô	6.85[a]	0.58	0.58	12.7
Vertente superior	6.30[a]	0.5	0.5	13.5
Campinarana alta	6.91[a]	0.49	0.49	12.8
Baixio	4.98[b]	0.39	0.39	17.4

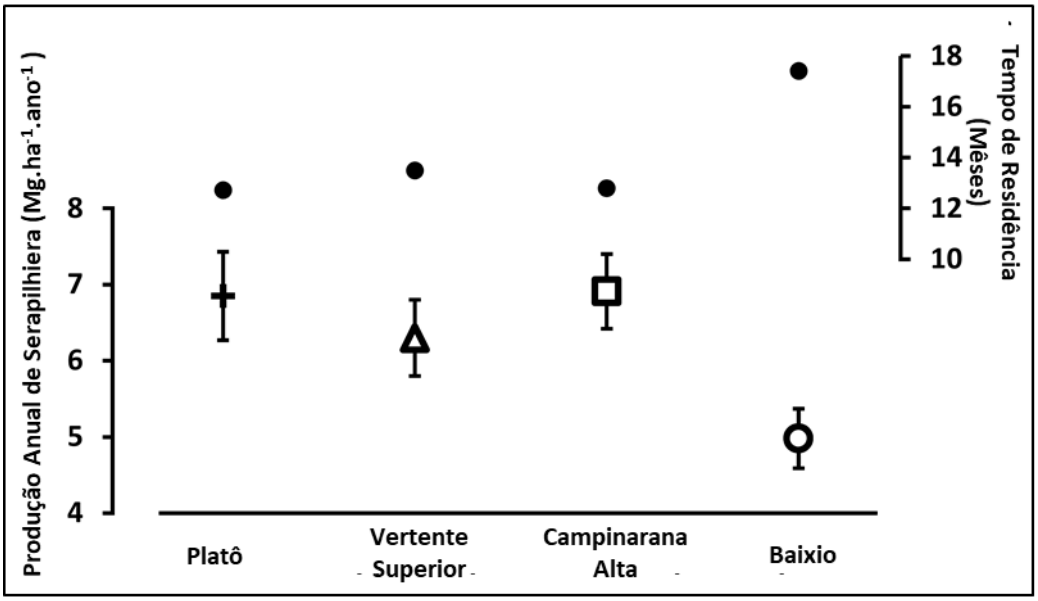

Figura 13. Produção anual de folhas na serapilheira ($Mg.ha^{-1}.ano^{-1}$) em cada ambiente, e o tempo de residência das mesmas.

As diferenças na produção anual nos quatro ambientes é consequência principalmente de suas produções diferentes no período seco (p ajustado < 0.013 para Baixio x Campinarana alta, p ajustado < 0.001 para os pares Baixio x Vertente superior e Baixio x Platô). Estas diferenças durante o período seco podem ser vistas no boxplot (Figura 9), onde vemos que a floresta de baixio claramente teve a menor produção. Durante a estação úmida, todos os quatro ambientes reduziram sua produção de serapilheira e reduziram suas diferenças, de modo que o Baixio teve uma menor produção que a tipologia florestal de Platô, mas não foi distinguível das outras duas tipologias.

H4. As partes inferiores da toposequência, com solos mal drenadas e arenosos, tem área foliar específica (SLA) mais baixa (folhas mais coriáceas), comparadas com as partes superiores da toposequência.

Confirmando parcialmente a Hipótese 4, detectamos um gradiente de SLA ao longo da toposequência no mês de março, com o baixio e a campinarana alta localizadas na extremidade mais coriácea (menor SLA). Porém, o gradiente contínuo de altura sobre a drenagem local, explicou a apenas 27% da variância do SLA (F=8.16, df= 23, p=0.01, R^2=0.27). Todavia, sem a alavancagem dos dados pelo baixio, a relação torna-se não-significativa (p=0.09, R^2 = 0.05), indicando nenhuma diferença entre campinarana alta e os dois ambientes mais argilosos, ao contrário de nossa hipótese.

Tabela 5. Médias de área foliar específica (SLA) para cada tipologia nos meses de setembro de 2015 e março de 2016, representando os períodos de seca e chuva respectivamente. A diferença entre ambos e o valor de "t" pareado para cada par de tipologia em cada estação.

	SLA ($m^2.kg^{-1}$)			
Mês	**Baixio**	**Campinarana alta**	**Vertente superior**	**Platô**
Setembro, 2015	7.88	7.68	8.07	8.07
Março, 2016	8.03	8.61	9.11	9.33
Diferença (%)	**+2**	**+11**	**+11**	**+14**
Valor p (teste t pareado)	0.65	0.004	0.003	0.001

Houve maiores valores de SLA na estação chuvosa (Março/2016) e menores para a estação seca (Setembro/2015) (Tabela 5). Na análise de nossos dados de produção se serapilheira, adotamos a suposição de que esta diferença é causada por maior decomposição do material nos coletores, durante o período chuvoso. Este efeito de decomposição foi retirado nos cálculos mensais de produção de liteira, ajustando todos os valores de produção mensal em função da chuva do mês, conforme explicado nos métodos.

Não houve gradiente significativo no mês seco de setembro de 2016 (p= 0.2) (Figura 14).

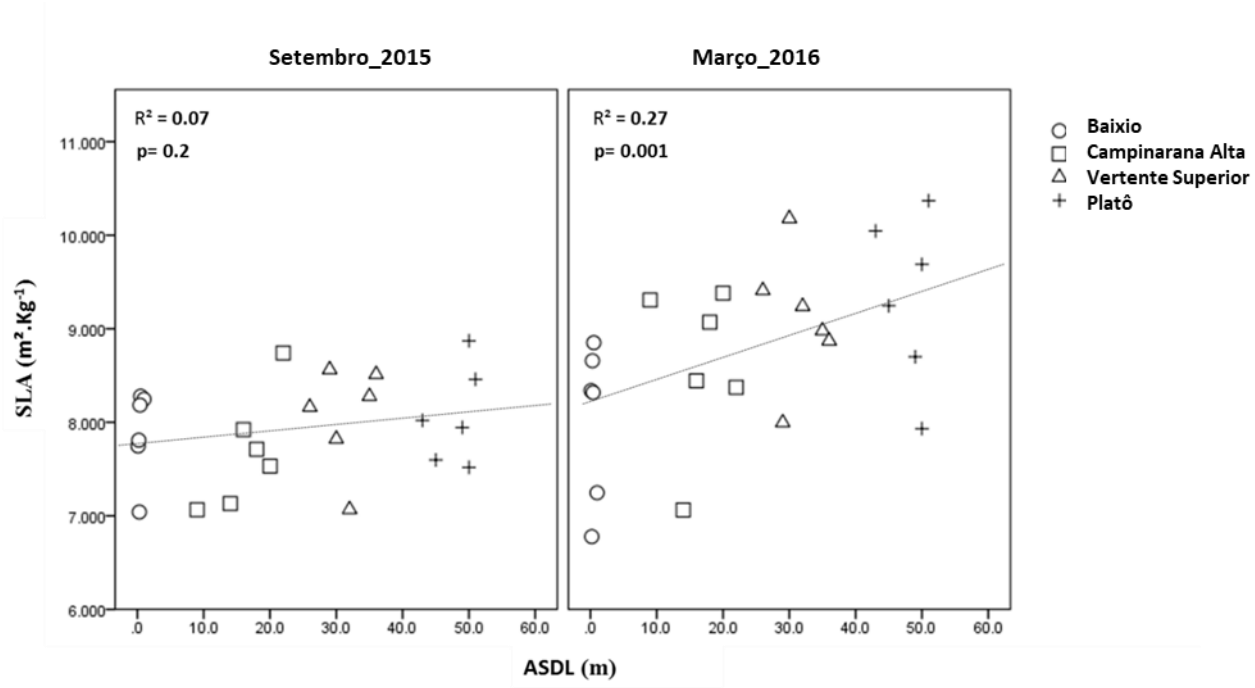

Figura 14. Distribuição dos valores de SLA (eixo y), sendo a média de cinco coletores para cada transcecto, em relação ao modelo ASDL (eixo x) que define cada tipologia ao longo da topossequência.

5. DISCUSSÃO

5.1. Forte sazonalidade na taxa de troca de folhas

Como previsto, houve uma forte variação sazonal na quantidade e idade das folhas no dossel superior (Lopes et al., 2016; Restrepo-Coupe et al., 2013a; J. Wu et al., 2016). Os maiores valores de produção de folhas novas ocorreram nos meses secos, assim como é o previsto para os picos abscisão de folhas (Chave et al., 2010; Luizao, 1995, 1989; Martius et al., 2004). Como o estoque de folhas varia pouco, necessariamente haverá maiores taxas de produção de folhas novas também na estação seca, causando forte variação sazonal na composição relativa das classes de idade “nova”, “madura” e “velha”. Esse comportamento está relacionado principalmente com as mudanças sazonais na insolação diária e o consequente aumento da demanda evaporativa associado a baixo a disponibilidade hídrica (Chave et al., 2010; Wagner et al., 2016; Wright and Cornejo, 1990). Mas também pode ser uma estratégia para evitar o ataque de insetos herbívoros e patógenos, durante a estação chuvosa (Wu et al., 2016)

Porém, neste estudo, devido a questões de confiabilidade do valor de LAI obtido com o LiDAR, os valores dos tempos de residência ainda podem ser questionados. Segundo Rosa (2016), grande parte do topo do dossel está oclusa quando medida com o LiDAR a partir do chão. Isto pode levar a uma subestimativa da quantidade de folhas nesta parte do perfil, nas quatro tipologias florestais. Os histogramas das 450 estimativas de LAI, feitas em cada ambiente em intervalos de dois metros lineares, exibem clara saturação, faltando a cauda superior. Um estudo com 45 medidas diretas de LAI em floresta tropical teve uma distribuição normal na frequência sem término abrupto da cauda superior (Clark et al 2009). A oclusão do dossel superior e a consequente não detecção dos maiores valores de LAI, pode criar uma saturação parcial do valor médio do histograma, usando como nossa estimativa de LAI em cada ambiente, em cada mês. Se, nos ambientes testados, os quatro tipos de floresta têm valores médios de LAI acima do limiar de detectabilidade, as diferenças de LAI entre os ambientes não serão detectadas. É possível, por exemplo, que o baixio tenha um LAI menor que os outros ambientes, mas todos foram classificados como tendo valores similares de LAI, devido aos efeitos de oclusão e saturação. Neste caso, com LAI real menor, o tempo de residência de folhas no dossel do baixio pode ser similar ao tempo dos outros ambientes, pois uma produção anual menor de serapilheira seria suficiente para fazer o *turnover* deste estoque menor, neste ambiente.

5.1. Variação interanual na produção de serapilheira

Taxas anuais para um total de dez intervalos de um ano inteiro, entre 1979 e 2016, são comparadas na Tabela 6 e Figura 15. Menores volumes de produção de folhas foram encontrados na tipologia de Baixio e os maiores nos Platôs, padrão que se repete em diversos estudos sobre a produção de serapilheira na Amazônia Central (Chave et al., 2010; Luizao, 1989; Luizao et al., 2004; Ourique, 2014). Porém, neste estudo que incluiu ainda o ambiente de Campinarana alta, localizadas em áreas de solo arenoso, esses ambientes detiveram os maiores valores de produção, chegando a 6.91 ± 0.49 $Mg.ha^{-1}.ano^{-1}$. Esse padrão pode estar relacionado também com a estrutura da floresta e com cada ambiente e com a fertilidade do solo (Chave et al., 2010).

Tabela 6. Médias anuais de produção de folhas na serapilheira para estudos realizados na mesma área. IC = 95% para a média.

Autor	Período de coleta	Produção ($Mg.ha^{-1}.ano^{-1}$)	Tipologia florestal
F. Luizão e Schubart (1987)	09/1979-08/1980	4.05	Baixio
		4.41	Platô
F. Luizão (1989)	09/1980-08/1981	4.63	Baixio
		5.48	Platô
F. Luizão (1989)	09/1981-08/1982	5.39	Baixio
		5.79	Platô
R. Luizão *et.al.* (2004)	07/2001-06/2002	4.88 ± 0.22	Baixio
		6.16± 0.15	Vertente
		6.94± 0.54	Platô
TEAM	05/2004-04/2005	4.71	Platô
TEAM	05/2005-04/2006	4.23	Platô
TEAM	05/2006-04/2007	4.38	Platô
TEAM	05/2007-04/2008	4.84	Platô
Ourique (2014)	11/2012-10/2013	4.3 ± 0.23	Baixio
		4.97 ± 0.21	Platô
Presente estudo	04/2015-03/2016	4.98 ± 0.39	Baixio
		6.91 ± 0.49	Campinarana alta
		6.30 ± 0.50	Vertente superior
		6.85 ± 0.58	Platô

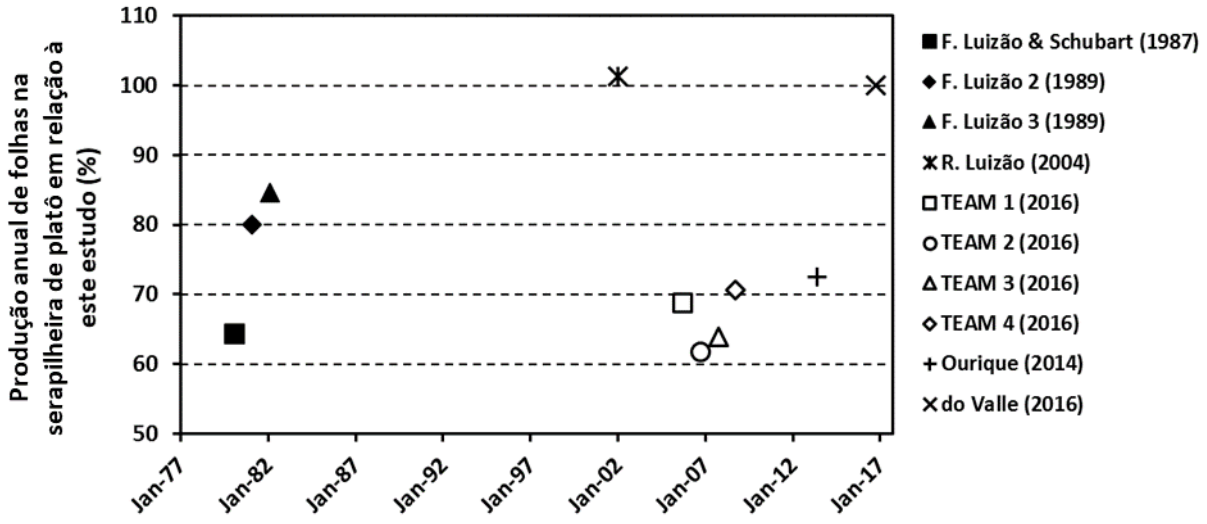

Figura 15. Comparação de produção anual de folhas na serapilheira, em platô, para dez anos diferentes na mesma área de estudo.

Nossas taxas anuais para platô e para baixio são consistentes com os valores destes mesmos ambientes no período Jul/2001-Jun/2002, reportados por Luizão et al. (2004). No entanto, as taxas de produção anual de folhas na serapilheira são muito menores (fato que pode afetar o cálculo da longevidade das folhas no dossel e outras comparações) em outros oito anos, sendo três anos reportados por de F. Luizão (1989) para platô e baixio, um ano reportado por Ourique (2014) no platô e baixo, e quatro anos pelo TEAM (2004-2009) no platô (Figure 15). No platô, onde há mais dados, estes outros trabalhos indicam taxas de produção de folhas na serapilheira variando entre 62%-85% da taxa encontrada no nosso estudo.

A causa das diferenças entre os anos (ou entre os estudos) é ainda desconhecida. Não está relacionada claramente com o fenômeno El Nino de 2015/16 por dois motivos: (1) as produções anuais de três ambientes reportadas por R. Luzão et al. (2004) obtidas para o período Jul/2001-Jun/2002, um ano de precipitação normal, são similares às nossas; e (2) as taxas mensais entre março e julho de 2015 (antes de iniciar os meses secos do *El Niño* corrente) foram consistentemente maiores que as taxas mensais médias para março a julho de monitoramento pelo TEAM durante quatro anos (Figura 11) e durante o ano de estudo de Ourique (2014). Tampouco pode ser atribuído claramente ao uso de coletores menores (50x50cm, menos eficientes na captura de folhas grandes), que os utilizados neste estudo. Todos os estudos compilados utilizaram coletores de 0.25 m^2, incluindo Luizão et al. (2004).

Alguns fatores podem interferir nos resultados, subestimando ou superestimando os valores de produção de serapilheira para cada ambiente. A herbivoria é um dos fatores que frequentemente causa subestimativas nos resultados de estudos de serapilheira, sendo difícil de ser quantificada (Chave et al., 2010; Luizao, 1995). Podendo diminuir em 12 a 19 % da fração foliar da serapilheira (Metcalfe et al., 2014). Apesar disso, não há tendências sazonais claras para a herbivoria na planície amazônica (Girardin et al., 2016). Outro possível viés é a interceptação das folhas que caem do dossel por palmeiras. Na floresta amazônica palmeiras de folha grande tendem a capturar o material que cai, consequentemente reduzindo o montante de serapilheira que chega ao solo (Álvarez-Sánchez and Guevara, 1999; Chave et al., 2010). Fortes ventos convectivos podem aumentar a produção de serapilheira (Luizao, 1989; Silva et al., 2009). Na área deste estudo, um forte vento convectivo em 16 de janeiro de 2005 (Araujo et al., 2013) foi detectado. Esse evento foi evidenciado como um breve pico anômalo na produção se folhas no monitoramento do TEAM (*Tropical Ecology Assessment & Monitoring Network*), que foi filtrado nesta análise.

O "*El Niño*" pode intensificar a abscisão de folhas interferindo na quantidade de serapilheira produzida (Martius et al., 2004). O evento de 2015-16 provavelmente influenciou, principalmente na alta quantidade de folhas registradas neste estudo. No entanto em relação ao padrão intra-anual influenciou apenas em um breve segundo pico anômalo de queda de folhas no mês de outubro, formando um pico bimodal. Mesmo com esse fato, as quatro tipologias tiveram uma maior correlação com a média histórica de precipitação do que com os valores observados durante o período de estudo. A mesma interação com a média histórica de precipitação pode ser observada na série de quatro anos de produção de serapilheira em ambiente de Platô do projeto TEAM na mesma área (Figura 16). Esse comportamento sugere que a fenologia foliar está fortemente sincronizada com o clima esperado ou forçante evolutiva e não sinal proximal (van Schaik et al., 1993a).

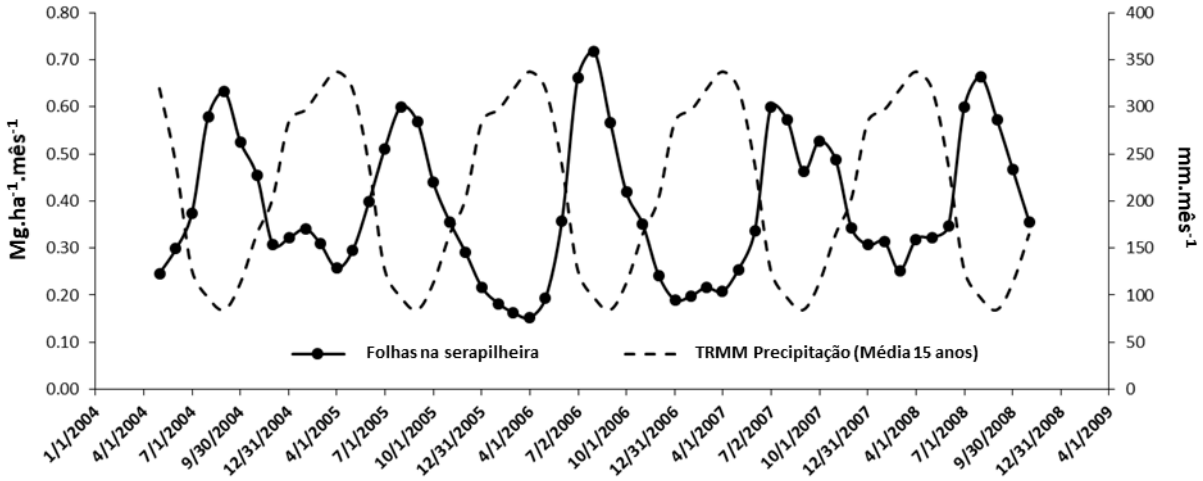

Figura 16. Produção mensal de folhas na serapilheira do projeto TEAM e a média histórica da precipitação mensal (TRMM, 2000-2014), inversamente correlacionados, com r =-0.94.

5.2. Área foliar específica (SLA)

O valor médio encontrado para o SLA no Platô no mês seco (sem decomposição) de 8.07 $m^2.Kg^{-1}$ foi próximo ao valor de 8.16 $m^2.kg^{-1}$ utilizado para esse mesmo ambiente em estudos na Amazônia Central (Malhado et al., 2009; J. Wu et al., 2016). Entre as amostras do período seco (Setembro de 2015) e úmido (Março de 2016) houve um aumento de 14% no valor do SLA do Platô, indicando uma perda de massa pelas folhas, denotando uma sazonalidade no SLA. Porém no ambiente de Baixio nós encontramos um aumento de apenas 2% entre os períodos seco e úmido.

Não houve gradiente significativo no mês seco de setembro de 2016 (p= 0.2). Uma forma de interpretar isso, é que as diferenças na taxa de decomposição no mês úmido amplificaram as diferenças sutis (e não detectadas) presentes entre os ambientes no mês seco de setembro. Folhas menos coriáceas teriam menos lignina e se decompõem mais rapidamente, alterando para cima seu SLA mais rapidamente que folhas coriáceas, que se decompõem mais lentamente. De fato, para todos os ambientes o SLA em março foi mais alto que setembro, e esta diferença foi maior para os três ambientes mais altos da toposequência e menor para o baixo (Tabela 5). Apenas para o baixio, não houve aumento significativo do SLA em março comparando com setembro, sugerindo que suas folhas são mais resistentes à decomposição. Esse fato também está de acordo com estudos realizados na mesma área, onde a razão C:N das folhas da serapilheira nas partes mais baixas foram significativamente maiores do que as mais altas (Luizao et al., 2004; Ourique, 2014).

6. CONCLUSÃO

A produção de folhas novas ocorreu principalmente nos meses secos em todos os quatro ambientes estudados. Portanto, neste sítio, podemos estender para todas as frações da paisagem de terra firme um padrão sazonal de renovação de folhas antes documentado apenas nos platôs. A importância deste resultado reside no fato de que a renovação sazonal de folhas controla a sazonalidade da fotossíntese, por determinar a demografia foliar ao longo do resto do ano (Wu et al., 2016). Além da consistência espacial, encontramos uma provável consistência temporal, mesmo diante da maior seca causada por *El Niño* desde 1998. Esta conclusão se baseia no fato de que o padrão temporal da variação mensal de produção de folhas na serapilheira, documentada pelo projeto TEAM entre 2004 e 2008, se manteve pouco alterado no ano *El Niño* de 2015-16. Em ambos os estudos, a produção de folhas na serapilheira foi fortemente correlacionada com o clima histórico. A floresta parece reagir mais ao clima histórico esperado, do que ao clima anômalo que ocorreu no ano seco deste estudo. A procura dos gatilhos proximais e das forçantes evolutivas subjacentes, que controlam o ciclo fenológico, haverá de levar em conta a "memória" de clima pretérito.

REFERÊNCIAS

Álvarez-Sánchez, J., Guevara, S., 1999. Litter Interception on Astrocaryum mexicanum Liebm. (Palmae) in a tropical rain forest. Biotropica 31, 89–92. doi:10.1111/j.1744-7429.1999.tb00119.x

Araújo, A.C., Nobre, A.D., Kruijt, B., Elbers, J.A., Dallarosa, R., Stefani, P., Randow, C. Von, Manzi, A.O., Culf, A.D., Gash, J.H.C., Valentini, R., Kabat, P., 2002. Comparative measurements of carbon dioxide fluxes from two nearby towers in a central Amazonian rainforest: The Manaus LBA site. J. Geophys. Res. 107, 8090. doi:10.1029/2001JD000676

Araujo, R.F. De, Nelson, B.W., Chambers, J.Q., Tavares, J.V., Henrique, C., Celes, S., 2013. Palavras-chave: blowdowns , Amazônia Central, linha de instabilidade, Central Amazonia, squall line. Abstract. 3352–3357.

CARNEIRO, V.M.C., 2004. COMPOSIÇÃO FLORÍSTICA E ANÁLISE ESTRUTURAL DA FLORESTA PRIMÁRIA DE TERRA FIRME NA BACIA DO RIO CUIEIRAS, MANAUS-AM. Terra.

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

Chave, J., Navarrete, D., Almeida, S., 2010. Regional and seasonal patterns of litterfall in tropical South America. … 43–55.

Cox, P.M., Harris, P.P., Huntingford, C., Betts, R.A., Collins, M., Jones, C.D., Jupp, T.E., Marengo, J.A., Nobre, C.A., 2008. Increasing risk of Amazonian drought due to decreasing aerosol pollution. Nature 453, 212–5. doi:10.1038/nature06960

Doughty, C.E., Goulden, M.L., 2008. Seasonal patterns of tropical forest leaf area index and CO 2 exchange. J. Geophys. Res. 113, G00B06. doi:10.1029/2007JG000590

EMBRAPA, 1997. Manual de Métodos de Análise de Solo. Rio de Janeiro.

Evans, J.R., Poorter, H., 2001. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: The relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. Plant, Cell Environ. 24, 755–767. doi:10.1046/j.1365-3040.2001.00724.x

Figueiredo, F.O.G., Costa, F.R.C., Nelson, B.W., Pimentel, T.P., 2014. Validating forest types based on geological and land-form features in central Amazonia. J. Veg. Sci. 25, 198–212. doi:10.1111/jvs.12078

Garnier, E., Shipley, B., Roumet, C., Laurent, G., 2001. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content 688–695.

Girardin, C.A.J., Malhi, Y., Doughty, C.E., Metcalfe, D.B., Meir, P., del Aguila-Pasquel, J., Araujo-Murakami, A., da Costa, A.C.L., Silva-Espejo, J.E., Farfán Amézquita, F., Rowland, L., 2016. Seasonal trends of Amazonian rainforest phenology, net primary productivity, and carbon allocation. Global Biogeochem. Cycles. doi:10.1002/2015GB005270

Janzen, D.H., Ecology, S., May, N., 1973. SWEEP SAMPLES OF TROPICAL FOLIAGE INSECTS : EFFECTS OF SEASONS , VEGETATION TYPES , ELEVATION , TIME OF DAY , AND INSULARITY ' 54, 687–708.

Kitajima, K., Mulkey, S.S., Samaniego, M., Joseph Wright, S., 2002. Decline of photosynthetic capacity with leaf age and position in two tropical pioneer tree species. Am. J. Bot. 89, 1925–32. doi:10.3732/ajb.89.12.1925

Kitajima, K., Mulkey, S.S., Wright, S.J., 1997. Seasonal leaf phenotypes in the canopy of a tropical dry forest: photosynthetic characteristics and associated traits. Oecologia 109, 490–498. doi:10.1007/s004420050109

Lewis, S.L., Brando, P.M., Phillips, O.L., van der Heijden, G.M.F., Nepstad, D., 2011. The 2010 Amazon drought. Science 331, 554. doi:10.1126/science.1200807

Lopes, A.P., Nelson, B.W., Wu, J., Graça, P.M.L. de A., Tavares, J.V., Prohaska, N., Martins, G.A., Saleska, S.R., 2016. Leaf flush drives dry season green-up of the Central Amazon. Remote Sens. Environ. 182, 90–98. doi:10.1016/j.rse.2016.05.009

Luizao, F., 1995. Ecological studies in contrasting forest types in central Amazonia. Zhurnal Eksp. i Teor. Fiz.

Luizao, F., 1989. Litter production and mineral element input to the forest floor in a central Amazonian forest. GeoJournal 407–417.

Luizão, F., Schubart, H., 1987. Litter production and decomposition in a terra-firme forest of Central Amazonia. Experientia 43, 6–12.

Luizao, R.C.C., Luizao, F.J., Paiva, R.Q., Monteiro, T.F., Sousa, L.S., Kruijt, B., 2004. Variation of carbon and nitrogen cycling processes along a topographic gradient in a central Amazonian forest. Glob. Chang. Biol. 10, 592–600. doi:10.1111/j.1529-8817.2003.00757.x

Magalhães, L.M.S., Blum, W.E.H., Higuchi, N., Santos, J. dos, 1998. Relações entre o solo e a floresta no estabelecimento de unidades de paisagens florestais, na Amazônia. Floresta em Ambient. 5, 89–103.

Malhado, A.C.M., Costa, M.H., de Lima, F.Z., Portilho, K.C., Figueiredo, D.N., 2009. Seasonal leaf dynamics in an Amazonian tropical forest. For. Ecol. Manage. 258, 1161–1165. doi:10.1016/j.foreco.2009.06.002

Malhi, Y., Roberts, J.T., Betts, R.A., Killeen, T.J., Li, W., Nobre, C.A., 2008. Climate Change, Deforestation, and the Fate of the Amazon. Science (80-.). 319, 169–172. doi:10.1126/science.1146961

Malhi, Y.S., Aragão, L.E.O.C., Galbraith, D., Huntingford, C., Fisher, R., Zelazowski, P.,

Sitch, S., Mcsweeney, C., Meir, P., 2009. Exploring the likelihood and mechanism of a climate-change-induced dieback of the.

Marengo, J.A., Nobre, C.A., Tomasella, J., Oyama, M.D., de Oliveira, G.S., de Oliveira, R., Camargo, H., Alves, L.M., Brown, I.F., 2008. The drought of Amazonia in 2005. J. Clim. 21, 495–516. doi:10.1175/2007JCLI1600.1

Martius, C., Höfer, H., Garcia, M.V.B., Römbke, J., Hanagarth, W., 2004. Litter fall, litter stocks and decomposition rates in rainforest and agroforestry sites in central Amazonia. Nutr. Cycl. Agroecosystems 68, 137–154. doi:10.1023/B:FRES.0000017468.76807.50

Metcalfe, D.B., Asner, G.P., Martin, R.E., Silva Espejo, J.E., Huasco, W.H., Farfán Amézquita, F.F., Carranza-Jimenez, L., Galiano Cabrera, D.F., Baca, L.D., Sinca, F., Huaraca Quispe, L.P., Taype, I.A., Mora, L.E., Dávila, A.R., Solórzano, M.M., Puma Vilca, B.L., Laupa Román, J.M., Guerra Bustios, P.C., Revilla, N.S., Tupayachi, R., Girardin, C.A.J., Doughty, C.E., Malhi, Y., 2014. Herbivory makes major contributions to ecosystem carbon and nutrient cycling in tropical forests. Ecol. Lett. 17, 324–332. doi:10.1111/ele.12233

Muller-landau, H.C., Wright, S.J., 2010. Litterfall Monitoring Protocol 1–16.

Nelson, B.W., Tavares, V.T., Wu, J., Valeriano, D.M., Lopes, A.P., Marostica, S.F., Martins, G.F., Prohaska, N., Albert, L., Araujo, A.C. De, Manzi, A.O., Saleska, S.R., Alfredo, R., 2014. Seasonality of Central Amazon Forest Leaf Flush Using Tower-Mounted RGB Camera 7–8.

Nobre, A.D., Cuartas, L.A., Hodnett, M., Rennó, C.D., Rodrigues, G., Silveira, A., Waterloo, M., 2011. Height Above the Nearest Drainage – a hydrologically relevant new terrain model. J. Hydrol. 404, 13–29. doi:10.1016/j.jhydrol.2011.03.051

Ourique, L.K. de, 2014. Produção de serapilheira e incremento diamétrico em uma Floresta de Terra Firme na Amazônia Central.

RADAM, 1978. Programa de integração Nacional, levantamentos de recursos naturais. Geologia, geomorfologia, pedologia, vegetação e uso potencial da terra.

Rennó, C.D., Nobre, A.D., Cuartas, L.A., Soares, J.V., Hodnett, M.G., Tomasella, J., Waterloo, M.J., 2008. HAND, a new terrain descriptor using SRTM-DEM: Mapping terra-firme rainforest environments in Amazonia. Remote Sens. Environ. 112, 3469–3481. doi:10.1016/j.rse.2008.03.018

Restrepo-Coupe, N., da Rocha, H.R., Hutyra, L.R., da Araujo, A.C., Borma, L.S., Christoffersen, B., Cabral, O.M.R., de Camargo, P.B., Cardoso, F.L., da Costa, A.C.L., Fitzjarrald, D.R., Goulden, M.L., Kruijt, B., Maia, J.M.F., Malhi, Y.S., Manzi, A.O.,

Miller, S.D., Nobre, A.D., von Randow, C., S??, L.D.A., Sakai, R.K., Tota, J., Wofsy, S.C., Zanchi, F.B., Saleska, S.R., 2013a. What drives the seasonality of photosynthesis across the Amazon basin? A cross-site analysis of eddy flux tower measurements from the Brasil flux network. Agric. For. Meteorol. 182–183, 128–144. doi:10.1016/j.agrformet.2013.04.031

Restrepo-Coupe, N., Rocha, H.R., Hutyra, L.R., Araújo, A.C., Borma, L.S., Christoffersen, B., Cabral, O.M., Camargo, P.B., Cardoso, F.L., Lola, A.C., Fitzjarrald, D.R., Goulden, M.L., Kruijt, B., Maia, J.M.F., Malhi, Y.S., Manzi, A.O., Miller, S.D., Nobre, A.D., Randow, C. Von, Abreu, L.D., Sakai, R.K., Tota, J., Wofsy, S.C., Zanchi, F.B., Saleska, S.R., 2013b. What drives the seasonality of photosynthesis across the Amazon basin? A cross-site analysis of eddy flux tower measurements from the Brasil flux network. Agric. For. Meteorol. doi:10.1016/j.agrformet.2013.04.031

Ribeiro, J.E.L. da S.; Hopkins, M.J.G.; Vicentini, A.; Sothers, C.A.; Costa, M.A. da S.; Brito, J.M. de; Souza, M.A.D.de; Martins, L.H.P.; Lohmann, L.G.; Assunção, P.A.C.L.; Pereira, E.da C.; Silva, C.F.da; Mesquita, M.R.; Procópio, L.C. 1999. Flora da Reserva Ducke: guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra-firme na Amazônia Central. Manaus: INPA.816p.

Rice, A.H., Pyle, E.H., Saleska, S.R., Hutyra, L.R., Palace, M., Keller, M., de Camargo, P.B., Portilho, K., Marques, D.F., Wofsy, S.C., 2004. CARBON BALANCE AND VEGETATION DYNAMICS IN AN OLD-GROWTH AMAZONIAN FOREST. Eol. Appl. 14.

Saatchi, S., Asefi-Najafabady, S., Malhi, Y., Aragao, L.E.O.C., Anderson, L.O., Myneni, R.B., Nemani, R., 2013. Persistent effects of a severe drought on Amazonian forest canopy. Proc. Natl. Acad. Sci. 110, 565–570. doi:10.1073/pnas.1204651110

Schietti, J., Emilio, T., Rennó, C.D., Drucker, D.P., Costa, F.R.C., Nogueira, A., Baccaro, F.B., Figueiredo, F., Castilho, C. V., Kinupp, V., Guillaumet, J.-L., Garcia, A.R.M., Lima, A.P., Magnusson, W.E., 2014. Vertical distance from drainage drives floristic composition changes in an Amazonian rainforest. Plant Ecol. Divers. 7, 241–253. doi:10.1080/17550874.2013.783642

Silva, R.M. Da, Costa, J.M.N. Da, Ruivo, M.D.L.P., Costa, A.C.L. Da, Almeida, S.S., 2009. Influência de variáveis meteorológicas na produção de liteira na Estação Científica Ferreira Penna, Caxiuanã, Pará. Acta Amaz. 39, 573–582. doi:10.1590/S0044-59672009000300012

van Schaik, C.P., Terborgh, J.W., Wright, S.J., 1993a. The Phenology of Tropical Forests:

Adaptive Significance and Consequences for Primary Consumers. Annu. Rev. Ecol. Syst. 24, 353–377. doi:10.1146/annurev.es.24.110193.002033

van Schaik, C.P., Terborgh, J.W., Wright, S.J., 1993b. The Phenology of Tropical Forests: Adaptive Significance and Consequences for Primary Consumers. Annu. Rev. Ecol. Syst. 24, 353–377. doi:10.1146/annurev.es.24.110193.002033

Wagner, F.H., Hérault, B., Bonal, D., Stahl, C., Anderson, L.O., Baker, T.R., Becker, G.S., Beeckman, H., Boanerges Souza, D., Botosso, P.C., Bowman, D.M.J.S., Bräuning, A., Brede, B., Brown, F.I., Camarero, J.J., Camargo, P.B., Cardoso, F.C.G., Carvalho, F.A., Castro, W., Chagas, R.K., Chave, J., Chidumayo, E.N., Clark, D.A., Costa, F.R.C., Couralet, C., da Silva Mauricio, P.H., Dalitz, H., de Castro, V.R., de Freitas Milani, J.E., de Oliveira, E.C., de Souza Arruda, L., Devineau, J.-L., Drew, D.M., Dünisch, O., Durigan, G., Elifuraha, E., Fedele, M., Ferreira Fedele, L., Figueiredo Filho, A., Finger, C.A.G., Franco, A.C., Freitas Júnior, J.L., Galvão, F., Gebrekirstos, A., Gliniars, R., Graça, P.M.L. de A., Griffiths, A.D., Grogan, J., Guan, K., Homeier, J., Kanieski, M.R., Kho, L.K., Koenig, J., Kohler, S.V., Krepkowski, J., Lemos-Filho, J.P., Lieberman, D., Lieberman, M.E., Lisi, C.S., Longhi Santos, T., López Ayala, J.L., Maeda, E.E., Malhi, Y., Maria, V.R.B., Marques, M.C.M., Marques, R., Maza Chamba, H.M., Mbwambo, L., Melgaço, K.L.L., Mendivelso, H.A., Murphy, B.P., O'Brien, J.J., Oberbauer, S.F., Okada, N., Pélissier, R., Prior, L.D., Roig, F.A., Ross, M., Rossatto, D.R., Rossi, V., Rowland, L., Rutishauser, E., Santana, H., Schulze, M., Selhorst, D., Silva, W.R., Silveira, M., Spannl, S., Swaine, M.D., Toledo, J.J., Toledo, M.M., Toledo, M., Toma, T., Tomazello Filho, M., Valdez Hernández, J.I., Verbesselt, J., Vieira, S.A., Vincent, G., Volkmer de Castilho, C., Volland, F., Worbes, M., Zanon, M.L.B., Aragão, L.E.O.C., 2016. Climate seasonality limits carbon assimilation and storage in tropical forests. Biogeosciences Discuss. 1–50. doi:10.5194/bg-2015-619

Watson, D.J., 1947. Comparative Physiological Studies on the Growth of Field Crops XI.

Wolda, H., 1978. Fluctuations in Abundance of Tropical Insects. Am. Nat. 112, 1017–1045.

Wright, S.J., Cornejo, F.H., 1990. Linked references are available on JSTOR for this article : SEASONAL DROUGHT AND LEAF FALL IN A TROPICAL FOREST ' 71, 1165–1175.

Wu, J., Albert, L.P., Lopes, A.P., Restrepo-Coupe, N., Hayek, M., Wiedemann, K.T., Guan, K., Stark, S.C., Christoffersen, B., Prohaska, N., Tavares, J. V., Marostica, S., Kobayashi, H., Ferreira, M.L., Campos, K.S., Silva, R. da, Brando, P.M., Dye, D.G., Huxman, T.E., Huete, A.R., Nelson, B.W., Saleska, S.R., 2016. Leaf development and

demography explain photosynthetic seasonality in Amazon evergreen forests. Science (80-.). 1–34. doi:10.1126/science.aad5068

Wu, J., Albert, L.P., Lopes, A.P., Restrepo-Coupe, N., Hayek, M., Wiedemann, K.T., Guan, K., Stark, S.C., Christoffersen, B., Prohaska, N., Tavares, J. V, Marostica, S., Kobayashi, H., Ferreira, M.L., Campos, K.S., da Silva, R., Brando, P.M., Dye, D.G., Huxman, T.E., Huete, A.R., Nelson, B.W., Saleska, S.R., 2016. Leaf development and demography explain photosynthetic seasonality in Amazon evergreen forests. Science (80-.). 351, 972–976. doi:10.1126/science.aad5068

Wu, J., Restrepo-Coupe, N., Hayek, M., Marostica, S., Stark, S., Wiedemam, K., Woodcock, T., da Silva, R., Nelson, B.W., Huete, A.R., Saleska, S.R., 2012. Tropical forest phenology and carbon dioxide fluxes: a tower-mounted camera system for integrating canopy-scale phenology with seasonality of ecosystem-scale photosynthesis. AGU Fall Meet. Abstr. 1, 440.

Wu, J., Restrepo-Coupe, N., Hayek, M., Stark, S.C., Smith, M., Wiedemann, K., Marostica, S., Ferreira, M., Woodcock, T., Prohaska, N., da Silva, R., Nelson, B.W., Huete, A.R., Saleska, S.R., 2013. Tropical forest phenology and metabolism: Integrated analysis of tower-mounted camera images and tower derived GPP for interpreting ecosystem scale processes. AGU Fall Meet. Abstr. 1, 7.