

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

A holística do metabolismo do carbono no processo de respiração: as relações entre o efluxo de CO₂ e as variações de temperatura nas árvores de uma floresta de Terra Firme na Amazônia Central

LETICIA OLIVEIRA COBELLO

Manaus, Amazonas

Março, 2018

LETICIA OLIVEIRA COBELLO

A holística do metabolismo do carbono no processo de respiração: as relações entre o efluxo de CO₂ e as variações de temperatura nas árvores de uma floresta de Terra Firme na Amazônia Central

ORIENTADOR: Dr. KOLBY JEREMIAH JARDINE

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

Fonte financiadora: Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES).

Manaus, Amazonas

Março, 2018

DEFESA PÚBLICA DISSERTAÇÃO / PPG-CFT - INPA

Ata da Defesa Pública da Dissertação de Mestrado do (a) Sr (a) LETICIA OLIVEIRA COBELLO aluno (a) do Programa de Pós-Graduação Stricto Sensu em CIÊNCIAS DE FLORESTAS TROPICAIS, realizada no dia 08 de março de 2018.

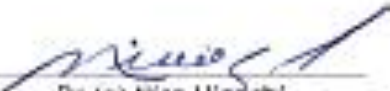
Aos oito dias do mês de março de 2018, às 09h00, na Sala de Aula do Programa de PG em Ciências de Florestas Tropicais, PPG-CFT, Campus III, INPA-VB, realizou-se a Defesa Pública da Dissertação de Mestrado intitulada: "A HOLÍSTICA DO METABOLISMO DO CARBONO NO PROCESSO DE RESPIRAÇÃO: AS RELAÇÕES ENTRE O EFLUXO DE CO₂ E AS VARIAÇÕES DE TEMPERATURA NAS ÁRVORES DE UMA FLORESTA DE TERRA FIRMÊ NA AMAZÔNIA CENTRAL" em conformidade com o Artigo 68 do Regimento Interno do PPG-CFT e Artigo 52 do Regimento Geral da Pós-Graduação do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (MCTI-INPA) como parte final de seu trabalho para a obtenção do título de MESTRE EM CIÊNCIAS DE FLORESTAS TROPICAIS, área de concentração em Manejo Florestal. A Banca Examinadora foi constituída pelos seguintes professores doutores: JOÃO VICTOR FIGUEIREDO CARDOSO RODRIGUES (UFAM), ADRIANO JOSÉ NOGUEIRA LIMA (INPA), NILVANDA DOS SANTOS MAGALHÃES (INPA). O (a) Presidente da Banca Examinadora, Dr (a) Kolby Jeremiah Jardine (Orientador/INPA), deu início à sessão convidando os senhores membros e o (a) Mestrando (a) a tomarem seus lugares e informou sobre os procedimentos a serem observados para o prosseguimento do exame. A palavra foi, então, facultada ao (à) Mestrando (a) que apresentou uma síntese do seu estudo e respondeu às perguntas formuladas pelos membros da Banca Examinadora. Depois da apresentação e arguição, a referida Banca Examinadora se reuniu e decidiu por

APROVAR

A sessão foi encerrada às 11:20 e, para constar eu, Ana Serra, Assistente em C&T do INPA/PPG-CFT lavrei a presente Ata, que depois de lida e aprovada foi assinada pelo Presidente e membros da Banca Examinadora. Banca Examinadora:

| | | | |
|------------------------------------|--|--|---|
| Dr (a) JOÃO VICTOR F. C. RODRIGUES | <input checked="" type="checkbox"/> Aprovado (a) | <input type="checkbox"/> Reprovado (a) |  |
| Dr (a) ADRIANO JOSÉ NOGUEIRA LIMA | <input checked="" type="checkbox"/> Aprovado (a) | <input type="checkbox"/> Reprovado (a) |  |
| Dr (a) NILVANDA DOS S. MAGALHÃES | <input checked="" type="checkbox"/> Aprovado (a) | <input type="checkbox"/> Reprovado (a) |  |


Dr (a) Kolby Jeremiah Jardine
Presidente da Banca/Orientador


Dr (a) Niro Higuchi
Coordenador do PPG-CFT
PO. 242/2017

C 653 Cobello, Leticia Oliveira

A holística do metabolismo do carbono no processo de respiração: as relações entre o efluxo de CO₂ e as variações de temperatura nas árvores de uma floresta de Terra Firme na Amazônia Central./ Leticia Oliveira Cobello . --- Manaus: [s.n.], 2018.

49 f.: il.

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

Orientador: Kolby Jeremiah Jardine

Área de concentração: Ciências de Florestas Tropicais

Sinopse:

Estudou-se o processo de respiração sob a perspectiva do efluxo de CO₂ na superfície do tronco de árvores de floresta de terra firme na Amazônia central, considerando-se as mediações que as variações em temperatura, sobretudo na copa das árvores, exercem sobre o transporte de seiva e as consequentes respostas da variável efluxo de CO₂ nos troncos.

Palavras-chave: Respiração do tronco, transporte de CO₂ dissolvido no xilema, ciclo da água e ciclo do carbono no tecido lenhoso das árvores.

AGRADECIMENTOS

Agradeço sinceramente e imensamente por todas as experiências que esses dois anos de vivência acadêmica proporcionaram ao meu desenvolvimento acadêmico-profissional e sobretudo pessoal. O que somente foi possível por todas as pessoas que estiveram envolvidas neste processo e dessa forma agradeço especialmente:

Aos meus pais Elizabeth e Altimar, também à família: Vera, Raimundo, Daniele, Eliane, Márcia, Helena e Fábio que sempre foram meus grandes incentivadores em todas as conquistas na vida e este momento não poderia ter sido o que foi sem vocês.

Ao Instituto Nacional de Pesquisa da Amazônia e todas as pessoas que dedicam suas vidas para fazer desse local o berço da vida acadêmica de muitas e muitos e também da luta diária pela pesquisa e continuidade da educação de nível superior neste país.

Ao meu orientador Kolby J. Jardine que me foi não só um grande mentor na ciência, mas um grande amigo para a vida.

Ao Niro Higuchi e toda a equipe LMF, minhas principais referências de conduta e exemplos de motivação pela ciência como forma de contribuir com a Amazônia.

Ao Sidney (Matapi), Daniela, Bruno e Israel, companheiros de todas as aventuras e momentos inesquecíveis vividos especialmente em campo durante todo esse trajeto.

Aos mais sinceros laços de amizades e parcerias para a vida dos amigos e das amigas com que a vida me presenteou nesse trajeto e que me ampararam até aqui (Carol, Mateus, Kauanna, Amanda, Olivia, Luani, Paulinha, Raquel, Jessica, Nathy, Daniel e tantos outros nomes de pessoas maravilhosas que pude encontrar nesse caminho).

Muito obrigada por tudo sempre!

*“Gosto das cores, das flores, das estrelas, do verde das árvores, gosto de observar.
A beleza da vida se esconde por ali e por mais uma infinidade de lugares, basta
saber e principalmente, basta querer enxergar.”*

Clarice Lispector

RESUMO

O esclarecimento da real capacidade de sequestro de CO₂ pelas florestas e os *feedbacks* da respiração das plantas frente à mudança no clima global são de suma importância para tornar conhecido o balanço de carbono nas florestas tropicais. Sabe-se que as plantas, enquanto produtoras primárias, apresentam baixas taxas de aproveitamento de CO₂ na assimilação via fotossíntese para a formação de folhas, galhos, troncos e raízes. Este baixo aproveitamento reflete em estimativas de que até 70% do total de CO₂ absorvido na fotossíntese não é assimilado na formação ou na manutenção de tecidos celulares e, portanto, é reemitido pelo processo de respiração. Na área de conhecimento de fisiologia vegetal é esclarecido e aceito que o tronco das árvores contribui significativamente para o total de CO₂ emitido pelas plantas em taxas que, por unidade de área, podem inclusive superar a respiração nas folhas. Dessa forma, este estudo teve como finalidade promover o melhor entendimento sobre o transporte interno do CO₂ bem como os possíveis destinos desse carbono na fisiologia das plantas. Para tanto, foram monitorados em três árvores de floresta de terra firme na Amazônia central, os seguintes parâmetros: efluxo de CO₂ na superfície do tronco (E_A), temperatura do tronco, temperatura da copa e a velocidade de transporte de seiva inorgânica. Como resultado, foram encontradas evidências da importância que as variações de temperatura na copa exercem sobre a regulação da variável velocidade de transporte de seiva, o que conseqüentemente implica em variações no E_A. Também foi possível demonstrar as diferenças entre dia e noite que ocorrem para as variáveis que foram coletadas em todas as árvores que compuseram o estudo. Sobretudo, os resultados gerados no presente estudo contribuem para promover uma abordagem holística do ciclo do carbono, em se tratando do produto do processo de respiração, relacionado à dinâmica da água nas árvores estudadas. Dessa forma, as interações e mecanismos que regulam os processos biológicos que não funcionam de forma isolada e compartimentalizada foram descritas sob a perspectiva das variações simultâneas da temperatura da copa das árvores e da velocidade de transporte de seiva no xilema produzindo efeito na regulação dos destinos do CO₂ resultante da respiração celular.

ABSTRACT

The real carbon sink represented by Amazon forest and the autotrophic feedback respiration in trees facing the climate change are emergency questions to be answered and it can help to better characterize the carbon balance in tropical forests. It is well known that plants as primary producer presents low efficiency rates of CO₂ assimilation via photosynthesis. Considering this, a large amount of carbon (approximately 70%) can be lost to respiration processes and it can represent a potential carbon loss that is reemitted as CO₂ to the atmosphere. It is clearly known and well accepted at plants physiology area of knowledge that trunks significantly contribute for the plants CO₂ emissions, in rates that can be greater than the leaves emissions by unit area. Considering this, the aim of this study was to provide information about the intern transport of CO₂ in plants and the routes of this carbon emitted by respiration. To conduct this research three trees were monitored at the "terra firme" forest at the central Amazon, by collecting data of: stem CO₂ efflux (E_A), stem temperature, crown temperature and sap velocity. As results, evidences of the control that temperature shows by mediating the inner water transport, and consequently on E_A were found. It was also possible to show the differences between day and night time for all the measured variables obtained for all the trees that composed this study. Mainly, the contribution of this study is a holistic aspect in what concerns the E_A that is an important component of the carbon cycle in plants. The interactions and also the mechanisms that controls the respiration processes which doesn't works separately, could be characterized by the importance that temperature shows to the inner water transport and the connections of this mechanism with the respiration processes at the trees.

SUMÁRIO

| | |
|---|-----------|
| LISTA DE FIGURAS..... | 8 |
| 1. INTRODUÇÃO | 11 |
| 2. REVISÃO DE LITERATURA..... | 14 |
| 2.1. Processo de respiração das árvores e a relação com o conceito do efluxo de CO₂ na superfície do tronco | 14 |
| 2.2. A respiração do tronco no balanço global do carbono..... | 15 |
| 2.3. Mudanças no processo de respiração mediadas pela temperatura | 17 |
| 2.4. Relação entre o transporte de carbono pelas vias da transpiração e o metabolismo das plantas..... | 18 |
| 3. OBJETIVOS | 20 |
| 3.1. Objetivo geral..... | 20 |
| 3.2. Objetivos específicos | 20 |
| 4. MATERIAL E MÉTODOS..... | 21 |
| Temperatura da copa e do tronco | 23 |
| Velocidade do fluxo de seiva | 24 |
| Efluxo de CO ₂ da superfície do tronco para a atmosfera (E _A)..... | 25 |
| 4.3. Análise de dados..... | 28 |
| 5. RESULTADOS E DISCUSSÃO | 30 |
| 6. CONCLUSÃO..... | 48 |
| 7. PERSPECTIVAS | 49 |
| REFERÊNCIAS..... | 50 |
| GLOSSÁRIO | 55 |

LISTA DE FIGURAS

| | |
|--|----|
| Figura 1. Mapa de localização do sítio de coleta deste estudo..... | 21 |
| Figura 2. Métodos de coleta da temperatura da copa e do tronco. | 24 |
| Figura 3. Métodos de coleta da velocidade do transporte de seiva e fluxo de emissão de CO ₂ na superfície do tronco. | 25 |
| Figura 4. <i>Layout</i> dos sistemas de coleta de dados das variáveis E _A , velocidade de transporte de seiva e temperatura da copa..... | 27 |
| Figura 5. Padrão da variável E _A | 31 |
| Figura 6. Repetições do experimento diurno para as três árvores estudadas | 33 |
| Figura 7. Relação gráfica entre a variável E _A , a temperatura da copa e a velocidade de transporte de seiva para as três árvores nas horas mais quentes | 35 |
| Figura 8. Relação gráfica entre a variável E _A , a temperatura do tronco e a velocidade de transporte de seiva para as três árvores nas horas mais quentes. | 36 |
| Figura 9. Padrão diurno das variáveis E _A , velocidade de transporte de seiva no sistema de coleta em modo estático com experimento de 12 horas de duração | 38 |
| Figura 10. Gráficos de dados reunidos referente às temperaturas do tronco e da copa entre novembro de 2016 e novembro de 2017 | 39 |
| Figura 11. Testes de correlação entre as variáveis de velocidade de transporte de seiva (cm h ⁻¹) e a temperatura da copa (°C) | 41 |
| Figura 12. Resultados do teste de regressão entre o E _A e a temperatura da copa para as três árvores estudadas | 43 |
| Figura 13. Resultado do teste de regressão entre o E _A e a velocidade de transporte de seiva para as três árvores estudadas | 44 |
| Figura 14. Ajuste e projeção dos dados referentes a variável de E _A respondendo ao aumento de temperatura da copa das árvores: coeficiente Q ₁₀ dos indivíduos de <i>P. anomala</i> , <i>P. erythrochrysa</i> e <i>E. bracteosa</i> | 46 |

1. INTRODUÇÃO

As florestas do bioma Amazônia fixam de 4 a 6 Pg C ano⁻¹, ou o equivalente a 10% da produtividade primária líquida (PPL) global, o que faz com que este seja o ecossistema terrestre que mais armazena CO₂ atmosférico no planeta (FEARNSIDE, 1992; NOBRE; MARENGO; ARTAXO, 2009). Entretanto, tendências de redução dos estoques de biomassa e conseqüentemente do CO₂ armazenado por essa floresta têm sido documentadas. A razão para a redução nos estoques de carbono pode ser explicada pela massiva atividade antrópica (desmatamento e queimadas) que ocorrem na Amazônia (FEARNSIDE, 1992). Além disso, existe comprovada relação entre a ocorrência de fenômenos extremos do clima, a exemplo das secas severas cada vez mais frequentes e a redução da PPL (ZENG et al., 2008; PHILLIPS et al., 2009; LEWIS et al., 2011). Embora este assunto seja largamente explorado, uma vez que os efeitos do El Niño de 2005 e 2010 puderam ser quantificados, a trajetória da floresta amazônica como fonte e dreno de carbono especialmente sob às condições de aumento da temperatura global ainda é incerta (BRIENEN et al., 2015).

Essas lacunas de informações na descrição do ciclo do carbono fazem com que a Amazônia represente uma importante fonte de incertezas aos modelos globais do clima (RYAN, 1991; LITTON et al., 2007). Nesse contexto, os *feedbacks* da respiração das plantas no cenário de mudança climática são determinantes para estimar as concentrações futuras de CO₂ na atmosfera. Dessa forma, o processo de respiração representa um aspecto chave para esclarecer a sensibilidade dos fluxos de carbono, especialmente na maior floresta tropical remanescente do planeta (AMTHOR, 2000; IPCC, 2007; POWERS; MARSHALL, 2011). Embora existam muitos estudos relevantes sobre o assunto, o entendimento do processo de respiração dos organismos autotróficos e a influência de fatores ambientais como a temperatura ainda é consideravelmente inferior se comparado ao nível do conhecimento do processo fotossintético (AMTHOR, 2000; ATKIN; MACHEREL, 2009).

Sabe-se que as árvores são organismos autotróficos e produtores primários, que absorvem CO₂ durante a fotossíntese e armazenam carbono ao fixá-lo nos tecidos celulares formando as folhas, os galhos, o tronco e as raízes. No entanto, observações de campo e estimativas de modelos baseados em floresta de terra firme, na região da Amazônia central, demonstram que grande parcela (em torno de 70%) do carbono

assimilado pelas árvores retorna à atmosfera na forma de CO₂, como produto do processo de respiração dos organismos autotróficos (CHAMBERS et al., 2004). Essa informação corrobora com as estimativas de que 30 a 70% do carbono fixado pelas florestas via fotossíntese pode ser utilizado nas etapas inerentes ao processo de respiração dos organismos autotróficos (RYAN; LAVIGNE; GOWER, 1997). Com isso, sugere-se que a floresta Amazônica apresente baixa eficiência de uso do carbono (EUC) (AMTHOR, 2000; CHAMBERS et al., 2004; VALENTINI et al., 2000). Portanto, o processo de respiração não pode ser estudado de forma isolada e independente, em virtude da sua relação com outros processos, como a fotossíntese (MACKENZIE; MCINTOSH, 1999).

Neste contexto, evidências encontradas em estudos sobre a ciclagem do carbono realizados na Amazônia central esclarecem que a respiração do solo e a respiração das folhas são os componentes de maior contribuição para o total de CO₂ liberado por esse tipo ecossistema florestal (CHAMBERS et al., 2004). Já a respiração dos tecidos lenhosos (que considera tronco e galhos) representa o terceiro elemento de maior contribuição para a emissão de CO₂ na escala de ecossistema (CHAMBERS et al., 2004). Ainda assim, a respiração do tronco e o processo de ciclagem de carbono que ocorre nesse compartimento das árvores representa um importante componente do ciclo do carbono (RYAN et al., 2009; TRUMBORE, 2006; YANG et al., 2016). Especialmente quando se considera o mecanismo de transporte de CO₂ nos tecidos lenhosos, que dessa forma, fazem a ligação entre o solo e a copa das árvores.

As abordagens que promovem a caracterização das variações de padrões diurnos e sazonais no processo de respiração nos organismos autotróficos são fundamentais para maior entendimento acerca da temática respiração celular (CHAMBERS et al., 2004). Para tanto, abordagens que têm por objetivo a descrição dos mecanismos de regulação do processo fisiológico de respiração, bem como a relação com outros processos, tais como a transpiração e a regulação da temperatura, podem contribuir nesse sentido. Ademais, o uso de métodos com o propósito de medir o fluxo de CO₂ no tronco contribui com o melhor entendimento do transporte interno e das rotas alternativas do carbono no processo de respiração dos organismos autotróficos (CHAMBERS et al., 2004). Usualmente, medições das taxas de respiração são feitas a partir da quantificação do CO₂ por meio do uso de câmaras de fluxo acopladas à superfície de interesse, nesse caso, o tronco das árvores (TRUMBORE et al., 2013).

Entretanto, é importante esclarecer que muitos estudos sugerem que o efluxo de CO₂ dos troncos (que corresponde as emissões de CO₂ que ocorrem na superfície do tronco em direção a atmosfera por difusão) não pode ser tomado como uma medida direta do processo de respiração, pois o CO₂ resultante do processo pode assumir diferentes destinos no metabolismo da planta (BLOEMEN et al., 2013a; TRUMBORE et al., 2013). Uma vez emitido no processo de respiração, o CO₂ pode chegar à atmosfera por difusão ao atravessar as paredes celulares do floema, xilema e casca da árvore, o que caracteriza o efluxo de CO₂ pela superfície do tronco (E_A). Pode ainda haver transporte interno quando o CO₂ é dissolvido na água do xilema (ANGERT et al., 2012; AUBREY; TESKEY, 2009a; BLOEMEN et al., 2013a; MCGUIRE; TESKEY, 2004). Porém, vale ressaltar que a realização de medições contínuas que caracterizam o padrão diurno do E_A, em conjunto com outras variáveis fisiológicas como o transporte de seiva nas plantas, são relevantes para o melhor entendimento do processo de respiração nas árvores e devem ser amplamente utilizados em estudos sobre o assunto (BLOEMEN et al., 2013a; TRUMBORE et al., 2013).

A abordagem utilizada no presente estudo consistiu em descrever aspectos relevantes da regulação do processo de respiração integrado a outros aspectos da fisiologia das plantas, como a transpiração e as variações de temperatura no tronco e na copa das árvores. Com isso, as principais questões que motivaram a realização deste trabalho foram: **a.** como determinados processos e mecanismos fisiológicos das plantas (i.e., velocidade de transporte de seiva, temperatura do tronco e temperatura da copa das árvores) podem influenciar no total de CO₂ emitido para a atmosfera por meio da superfície do tronco? e **b.** Existe consistência no padrão diurno da variável E_A em diferentes árvores?

Para responder a essas questões foram tomadas medições mensais, ao longo de um ano, das seguintes variáveis: velocidade de transporte de seiva (cm h⁻¹), temperatura da superfície do tronco (°C), temperatura da copa (°C) e E_A (μmol de CO₂ m⁻² s⁻¹) de três árvores de dossel (*Pouteria anomala* (Pires) T.D.Penn, *Pouteria erythrochrysa* T.D.Penn. e *Eschweilera bracteosa* (Poepp. ex O. Berg Miers) em medições contínuas de 12 e 24 horas em floresta de terra firme na Amazônia central.

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1. Processo de respiração das árvores e a relação com o conceito do efluxo de CO₂ na superfície do tronco

Ao contrário do processo fotossintético, que ocorre somente nas células que possuem pigmentos fotossintetizantes e utilizam da radiação solar, o processo de respiração ocorre em todas as células vivas dos organismos vegetais e 24 horas por dia (TAIZ; ZEIGER, 2006). O processo de respiração ocorre nas mitocôndrias e funciona como uma usina de produção de energia dentro de cada célula viva dos seres autotróficos (TAIZ; ZEIGER, 2006). Além de prover a energia da biossíntese de novas células e tecidos celulares, a manutenção e o transporte ativo nas membranas celulares ocorrem devido à energia produzida pelo processo de respiração (AMTHOR, 2000). Dessa forma, o processo combina a produção de adenosina trifosfato (ATP), redutores equivalentes (NADH) e esqueletos de carbono com a emissão de grandes quantidades de CO₂ para a atmosfera (ATKIN, 2003).

As plantas são organismos complexos que recorrem a mecanismos sofisticados para o gerenciamento e uso dos recursos dos quais dispõem e necessitam acessar (TRUMBORE, 2006), a exemplo disso, existem os mecanismos que controlam a alocação dos produtos da fotossíntese. Ao descrever os componentes do fluxo de respiração nas plantas alguns estudos teóricos propõem que para além das funções supracitadas (manutenção, crescimento e transporte ativo) há também um componente que recebe o nome de ciclo fútil ou respiração de perda. No “ciclo fútil” o carbono emitido na forma de CO₂ não é destinado à formação de novos tecidos, podendo dessa forma ser emitido para a atmosfera, por meio da difusão (AMTHOR, 2000).

Esta outra categoria do fluxo de respiração, que embora possa receber a denominação pejorativa de ciclo fútil, também possui uma finalidade relevante entre as complexas e bem elaboradas estratégias que o metabolismo da planta desenvolve ao longo da vida. Por exemplo, em estudo que promoveu abordagem sobre o fluxo respiratório no tecido lenhoso de espécies Amazônicas em condições de exploração florestal foram encontradas respostas acerca das possíveis estratégias fisiológicas da

planta em condições de equilíbrio e perturbação (TEIXEIRA, 2010). No estudo de TEIXEIRA (2010), os pontos de amostragem alocados em área de floresta preservada apresentaram efluxo de CO₂ pela superfície do tronco (E_A) significativamente superior quando comparadas as áreas sob efeito de exploração madeireira. Tal observação reflete das estratégias metabólicas da planta quando em condição de perturbação. Nessa condição, o carbono que seria destinado à respiração de perda, passa então a ser destinado a outras finalidades, como o crescimento e a manutenção dos tecidos da planta na condições em que a estrutura da floresta havia sido influenciada pela exploração madeireira (TEIXEIRA, 2010).

Além disso, abordagens que se propuseram a caracterizar o processo de respiração em nível de árvore e povoamento florestal também foram realizadas utilizando da variável E_A como um importante parâmetro para avaliar eventuais diferenças que podem ocorrer em função do tamanho e idade das árvores. A exemplo disso, tem-se as evidências encontradas por RYAN et al. (2009) em experimentos conduzidos em plantações de *Eucalyptus* de que o E_A é negativamente correlacionado com a idade e o ganho de biomassa nas árvores que compuseram o estudo. As justificativas para o decaimento da variável E_A ao longo do crescimento das árvores seriam: a redução da difusão em função do acúmulo de casca no tronco das árvores, o maior fluxo de seiva em função da maior área de xilema conforme o crescimento da árvore e a diminuição da contribuição do CO₂ liberado no processo de respiração nas raízes das plantas com o aumento do tamanho das árvores (RYAN et al., 2009). Além disso, o aumento da fotossíntese na casca das árvores seria uma outra possível justificativa, mas um tanto quanto controversa num contexto de fechamento de dossel e diminuição da radiação solar incidente nos troncos (WITTMANN et al., 2006).

2.2. A respiração do tronco no balanço global do carbono

A alocação de carbono desempenha um papel crítico para o balanço de carbono nos ecossistemas florestais (LITTON; RAICH; RYAN, 2007). Na Amazônia central, a eficiência das árvores em assimilar e fixar carbono (EUC) na forma de biomassa é de 30% do total de carbono que entra diariamente na via fotossintética, ademais os 70% restantes retornam à atmosfera como produto do processo de respiração (CHAMBERS et al., 2004). Corroborando com isto, medições contínuas do diâmetro das árvores a 1,30 m do solo (DAP), que é a principal variável preditora de

crescimento das árvores, realizadas na Amazônia central permitem concluir que o crescimento das árvores especialmente nessa região é lento, com 1,1 mm de incremento diamétrico anual em média (CHAMBERS et al., 2004). Com isso, a EUC nesse ambiente é consideravelmente inferior se comparada à EUC de qualquer outro ecossistema terrestre no planeta Terra (MALHI, 2012).

Embora a floresta Amazônica cresça lentamente a demanda energética do metabolismo das plantas que é suprida pelo processo de respiração é contrastante com o ritmo de crescimento, por apresentar as maiores taxas de respiração se comparada a outros ecossistemas terrestres espalhados pelo globo (CHAMBERS et al., 2004). Estima-se que o processo de respiração dos organismos autotróficos na Bacia Amazônica contribua com 9% do total da respiração dos ecossistemas terrestres no planeta (IPCC, 2007; MALHI; GRACE, 2000). Nesse sentido, é importante destacar que as plantas não demandam energia, que é um dos principais substratos do processo respiratório, somente para a formação de novas células e tecidos que formam a biomassa durante o crescimento, mas também na manutenção dos tecidos celulares da biomassa viva (AMTHOR, 2000; LAMBERS; CHAPIN; PONS, 2008). Considerando que em média a longevidade das árvores na Amazônia central é de 175 anos, podendo chegar a extremos de 1500 anos ou mais para alguns indivíduos arbóreos, têm-se uma boa justificativa para as elevadas taxas de respiração, que por sua vez, são demandadas para a manutenção das árvores centenárias tão características desse tipo de ambiente (CHAMBERS et al., 2001).

Nas estimativas médias globais baseadas em modelos estatísticos, especialmente na região de floresta Amazônica os valores estimados do efluxo de CO₂ da superfície do tronco para a atmosfera (E_A) são de três a cinco vezes maiores se comparados às estimativas para as florestas de ambientes temperados e boreais (YANG et al., 2016). Os processos biológicos e físicos que são chave para o controle do E_A são relacionados aos substratos do processo de respiração nas mitocôndrias, os mecanismos de estoque na forma de carbono, estoque na forma de CO₂ dissolvido na seiva das plantas e o transporte interno do CO₂ produzido no processo de respiração (BOWMAN et al., 2005; TESKEY et al., 2007). Embora estes processos chave sejam abordados em estudos prévios a este, faltam informações para esclarecer como exatamente se dão as interações entre os componentes biológicos e físicos que regulam o processo de respiração (TRUMBORE, 2006). Com essas lacunas, as estimativas em torno da variável E_A ainda são repletas de incertezas e

falta de padronização entre as publicações sobre o assunto (CHAMBERS et al., 2004; TRUMBORE, 2006).

2.3. Mudanças no processo de respiração mediadas pela temperatura

O processo celular de respiração corresponde a um conjunto de reações químicas que foram primeiramente descritas no século XIX por Svante Arrhenius e Jacob Henricus. Essas reações são reguladas exponencialmente pela temperatura, que controla as reações enzimáticas envolvidas no processo (SALOMÓN et al., 2017). Nas plantas, as variações de temperatura, como também a presença e a ausência de luz são os principais fatores reguladores do processo (LAMBERS; CHAPIN; PONS, 2008). A maior fluidez adquirida pelo citoplasma em maiores temperaturas favorece a movimentação e as trocas entre as membranas por meio da osmose, o que também favorece o metabolismo da planta no que diz respeito ao processo de respiração celular (FOYER; NOCTOR, 2003). Outros fatores como a disponibilidade de água, de oxigênio e de açúcares são decisivos para a regulação metabólica da planta no que diz respeito ao processo de respiração (KRUSE; RENNENBERG; ADAMS, 2011). Ainda assim, as mudanças de temperatura no ambiente também regulam estes e outros fatores (KRUSE; RENNENBERG; ADAMS, 2011). Por essa razão, o fator temperatura assume papel primordial no funcionamento do processo por regular os demais importantes fatores.

Dessa forma, o entendimento do efeito que as variações na temperatura causam no processo de respiração, aliando a isto informações sobre as perdas de CO₂ no metabolismo das plantas, são pré-requisitos para que as predições do crescimento das florestas, na condição da mudança climática em curso, possam ser realizadas com menor incerteza (ATKIN; HOLLY; BALL, 2000). As iniciativas que se propuseram à incorporar as respostas do processo de respiração celular das plantas nos modelos globais, que projetam o aumento da temperatura global, se resumiram a utilizar simples relações exponenciais para descrever as emissões de CO₂ e o consumo de O₂ (KRUSE; RENNENBERG; ADAMS, 2011). Entre outras razões, as lacunas de conhecimento sobre a dinâmica do carbono relacionada a respiração nas plantas justificam em parte porque até o momento não há consenso entre os modelos globais do clima futuro quanto às mudanças no ciclo do carbono, especialmente no que diz respeito aos trópicos (COX et al., 2000; FRIEDLINGSTEIN et al., 2006).

Com o propósito de caracterizar de forma quantitativa o quão sensível o processo de respiração pode ser à temperatura, pode-se utilizar da taxa de aumento da respiração Q_{10} . O índice Q_{10} é utilizado com a finalidade de explicar o comportamento de processos biológicos, atribuindo o valor do aumento esperado para o processo biológico estudado, neste caso a respiração celular, resultante do aumento de 10°C em temperatura (TJOELKER; OLEKSYN; REICH, 2001). A regulação enzimática no processo de respiração celular se dá pelas mudanças na temperatura, o que justifica o uso do índice Q_{10} , mas também pela limitação dos substratos da respiração (ATKIN, 2003). Este tipo de informação é de notada relevância para aplicações na construção de modelos das respostas fisiológicas das plantas na escala de paisagem. O que torna possível que caracterizações de importantes processos como a respiração do tronco possam ser modelados para a escala global a exemplo do estudo realizado por YANG et al. (2016).

2.4. Relação entre o transporte de carbono pelas vias da transpiração e o metabolismo das plantas

Embora a variável de efluxo de CO_2 na superfície do tronco para a atmosfera (E_A) seja importante para esclarecer os mecanismos de processos fisiológicos como a transpiração e a própria respiração, vale ressaltar que, usualmente não é recomendado que essa variável seja aplicada diretamente como um *proxy* da taxa de respiração. Em geral, é consenso que ao quantificar o E_A em uma determinada região do tronco de uma árvore deve-se considerar que o fluxo de CO_2 mensurado não se atribui única e exclusivamente ao produto da atividade metabólica da respiração das células do próprio tronco, ou mesmo da região específica onde as medições foram tomadas (TRUMBORE et al., 2013). Com isso, introduz-se o conceito de particionamento da respiração do tronco (TESKEY; MCGUIRE, 2007). Dessa forma, no que diz respeito ao E_A é sugerido que a este fluxo não pode se atribuir o conceito de “taxa de respiração do tronco”, pois dessa maneira a respiração seria subestimada tendo em vista que o montante de CO_2 transportado internamente no xilema para outras regiões do tronco não seria considerado (ANGERT et al., 2012). Essa constatação também se aplica às medições do fluxo de CO_2 tomadas na superfície do solo, que dessa forma, não representam a “taxa de respiração do solo”, que conceitualmente faz referência a taxa de respiração dos organismos heterotróficos e parte da respiração referente às raízes das plantas (AUBREY; TESKEY, 2009).

Com isso, alguns importantes mecanismos que interferem nos fluxos internos e conseqüentemente na emissão do CO₂ pelo tronco precisam ser esclarecidos para tornar inteligível a forte relação que existe entre o fluxo de transpiração e a variável EA. Estudos prévios sugerem que parte do CO₂ emitido no processo de respiração é dissolvido na seiva e transportado pelo xilema nas formas de ácido carbônico, bicarbonato e trióxido de carbono (ANGERT et al., 2012; BLOEMEN et al., 2013a; FALKOWSKI, 2000; KALDENHOFF, 2012; MCGUIRE; TESKEY, 2004). Além disso, há também fortes evidências de que ao contrário do que se acreditava, nem todo o fluxo da respiração das raízes tem como destino a emissão no sentido solo-atmosfera, uma vez que foi possível demonstrar que até metade do CO₂ emitido no processo de respiração apresenta como destino a seiva do xilema e dessa forma é transportado internamente no sentido raiz-tronco-copa (AUBREY; TESKEY, 2009).

O mecanismo de transporte interno do CO₂ dissolvido é regulado por fatores como o pH e a temperatura da seiva bruta, favorecendo a solubilização do CO₂ seguindo os princípios da Lei de Henry (MCGUIRE; TESKEY, 2002). Em estudos recentes que utilizaram de técnicas de marcação de carbono foram encontradas evidências de que de fato existe transporte interno de CO₂ dissolvido na seiva e inclusive parte do CO₂ dissolvido é oriundo das raízes, sendo transportado internamente até o tronco das árvores (BLOEMEN et al., 2013a). O CO₂ transportado internamente nas árvores pode eventualmente ser utilizado como substrato para a assimilação de carbono em vias alternativas de assimilação, que são referidas na literatura recente como “via de reciclagem do carbono nas plantas” (BLOEMEN et al., 2013b; POWERS; MARSHALL, 2011). Parte do CO₂ transportado no xilema chega até a altura das folhas e dessa forma pode ser emitido a atmosfera por difusão (AUBREY; TESKEY, 2009; TESKEY; MCGUIRE, 2007). Por essa razão, os padrões do transporte, armazenamento e uso do CO₂ nas plantas ainda correspondem a uma área de estudo em desenvolvimento e por essa razão, estudos complementares se fazem necessários (STEPPE; LEMEUR, 2004).

3. OBJETIVOS

3.1. Objetivo geral

Descrever o comportamento e analisar se existem padrões diurnos da variável de efluxo de CO₂ pela superfície do tronco (E_A) das árvores e se esses padrões respondem a variações dos fatores que regulam o processo de respiração (temperatura e luz) de forma integrada.

3.2. Objetivos específicos

- Caracterizar se a emissão de CO₂ pelo tronco das árvores estudadas segue padrões;
- Determinar se existe relação entre as variações de temperatura da copa e do tronco no E_A das árvores estudadas, também considerando a possível influência do transporte de água no xilema das árvores.

4. MATERIAL E MÉTODOS

4.1. Área de estudo

A pesquisa foi conduzida na Estação Experimental de Silvicultura Tropical do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (EEST/INPA), ZF-2, localizada a 23 km na estrada vicinal do km 50 na Rodovia BR-174 ao noroeste de Manaus, AM (**Figura 1**) entre as coordenadas geográficas 02°37' a 02°38' de latitude Sul e 60°09' a 60°11' de longitude Oeste (RADAMBRASIL, 1978).

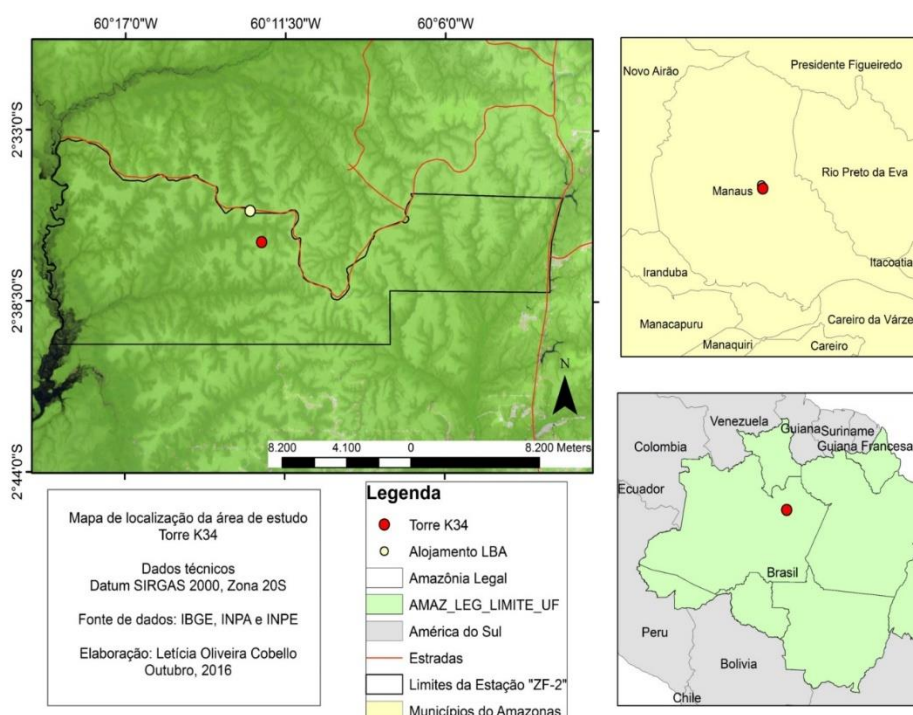


Figura 1. Mapa de localização do sítio de coleta deste estudo: Manaus (ZF-2, INPA). Fonte: Leticia O. Cobello, 2017

O relevo local é constituído de platôs com suave inclinação, vertentes declivosas e baixios, com uma diferença máxima de altura de cerca de 60 m. O solo é classificado como Latossolo para os platôs, Argissolo nas vertentes e Espodossolo nos baixios (ARAÚJO et al., 2002; LUIZÃO et al., 2004). O clima é caracterizado como Am tropical chuvoso, segundo classificação atualizada de Köppen (KOTTEK et al., 2006), com precipitação anual variando entre 1315 mm e 2839 mm (MARQUES FILHO; DALLAROSA; PACHÊCO, 2005; SOMBROEK, 2001). Em média, entre os meses de outubro e junho, os índices pluviométricos chegam a registrar mais de 150 mm mensais, e de julho a setembro os índices são inferiores, sendo agosto o mês

com menor valor (99 mm) (MARQUES FILHO; DALLAROSA; PACHÊCO, 2005; SOMBROEK, 2001). As temperaturas máximas para a região variam entre 31,3 °C e 33,2 °C e as mínimas atingem de 21,5 °C a 23,0 °C. As médias mensais oscilam entre 25,2 °C e 26,7 °C (MARQUES FILHO; DALLAROSA; PACHÊCO, 2005; SOMBROEK, 2001).

A vegetação da área é classificada como floresta tropical úmida de terra firme, com fitofisionomias diversas e alta diversidade de espécies, sendo encontrado um total de 737 espécies, 238 gêneros e 59 famílias, de um total de 4.367 indivíduos arbóreos amostrados (CARNEIRO, 2004). Os gêneros mais abundantes no local são *Pouteria* (37 espécies), *Licania* (31 espécies), *Protium* (30 espécies), *Eschweilera* (20 espécies) e *Inga* (19 espécies) (CARNEIRO, 2004).

4.2. Coleta de dados

O estudo foi realizado em três árvores de dossel localizadas nas proximidades da torre de fluxo K-34 localizada no platô. Dessa forma, as espécies que compuseram o estudo foram um indivíduo arbóreo de *Pouteria anomala* (Pires) T. D. Penn (com 35,3 cm de DAP – diâmetro a 1,3 m do solo e 31 m de altura), uma árvore de *Eschweilera bracteosa* (Poepp. ex O. Berg Miers) (com 29,7 cm de DAP e 26,7 m de altura) e uma árvore da espécie *Pouteria erythrochrysa* T. D. Penn (com 36,5 cm de DAP e 29,3 m de altura). O critério de seleção das árvores foi baseado na proximidade da copa com a estrutura da torre de fluxo K-34 na qual foi possível instalar equipamentos fundamentais para a coleta de dados que exigiram proximidade com a copa e o tronco das árvores, bem como o acesso a uma rede de energia elétrica. O acesso à energia elétrica de forma contínua ocorreu por meio de gerados a diesel da estrutura do projeto *Large Scale Biosphere-Atmosphere Program* (LBA).

A coleta de dados teve início com experimentos pilotos de 12 horas em novembro de 2016 nas árvores de *P. anomala* e *E. bracteosa*. A partir de março de 2017 as coletas mensais ocorreram em experimentos com duração de 12 horas em nas árvores supracitadas. Dadas as circunstâncias da dificuldade de operacionalização manual dos experimentos com duração de 12 horas, a partir de junho de 2017 até novembro de 2017, após ajustes para a adaptação de um sistema automático para a coleta de dados, o experimento passou a ser replicado para três árvores, incluindo também o indivíduo de *P. erythrochrysa*, além dos outros dois indivíduos que já faziam parte do experimento piloto (*P. anomala* e *E. bracteosa*) e as

coletas com 24 horas de duração foram viabilizadas. Dessa forma, o delineamento experimental utilizado consistiu de três amostras (as três árvores das espécies supracitadas), com três repetições em cada indivíduo. Sendo assim, três experimentos de 24 horas de duração em cada uma das três árvores que compuseram o estudo foram realizados.

Temperatura da copa e do tronco

Os dados de temperatura da copa das árvores que compuseram este estudo foram coletados por meio de sensores radiométricos infravermelhos (SI-131, Apogee) (**Figura 2a**), que foram instalados na estrutura da torre de fluxo K-34 e direcionados para a copa de cada uma das três copas das árvores que compuseram o estudo. Os sensores foram programados de forma que valores médios da temperatura da copa das árvores foram registrados em intervalos de cinco minutos e salvos automaticamente no *data logger* (CR-3000 Campbell Scientific®). Os sensores foram posicionados da seguinte maneira: 28,8 m de altura e a distância de 4,25 m da copa da árvore *P. anomala*; 28,6 m altura e 4,4 m de distância da copa da árvore de *E. bracteosa* e 25,3 m de altura e 6,55 m para o indivíduo de *P. erythrochrysa*. Para validar os dados de temperatura coletados com os sensores radiômetro foram utilizados sensores termo par com isolamento de teflon (modelo T, Omega Engineering) na face abaxial de oito folhas localizadas no terço médio de duas das árvores estudadas (*P. anomala* e *E. bracteosa*). Os sensores termo par foram conectados ao *data logger* (OM-CP_OCTTEMP-A Nomad®, Omega Engineering) no qual foram registrados dados da temperatura média em intervalos de 15 segundos para cada um dos 8 sensores distribuídos na copa da mesma árvore. Posteriormente os dados com alta precisão coletados pelos sensores termo par foram graficamente comparados aos dados dos sensores radiômetro, validando a confiabilidade dos sensores radiômetro para a aferição da temperatura da copa das árvores com a distância e a posição com que foram instalados na torre K-34.

A temperatura da superfície do tronco foi aferida por meio de imagens termais obtidas com o sensor manual Flir (FLIR-E5 câmera de infravermelho, Inframetrics FLIR Systems) (**Figura 2b**). A coleta de dados foi realizada manualmente a intervalos de 20 min ao longo de 12 horas acompanhando as horas de luz nos dias em que o experimento de respiração do tronco foi realizado. O sensor foi posicionado a 1 m de distância da superfície de cada tronco das árvores que compuseram o estudo para

que a aferição da temperatura pudesse ser realizada sempre no mesmo local a 1,3 m de distância do solo.

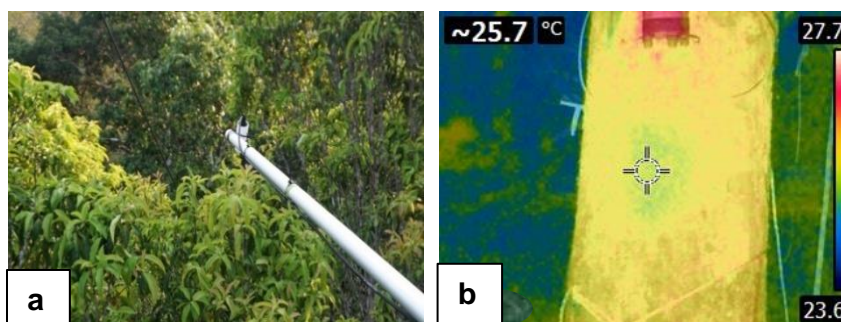


Figura 2. Métodos de coleta da temperatura da copa e do tronco. **a.** Sensor radiométrico de infravermelho fixado por uma barra de alumínio na estrutura da torre K34. O sensor permaneceu ligado a um *datalogger* e registros de valores médios da temperatura da copa da árvore foram registrados a cada 5 minutos. **b.** Câmera termal com imagem e escala de temperatura para a superfície do tronco da árvore. O sistema de coleta utilizado foi manual com a coleta de um dado de temperatura a cada 20 minutos durante os experimentos diurnos com duração de 12 horas.

Velocidade do fluxo de seiva

As medições de velocidade do fluxo de seiva foram obtidas com um sensor *heat ratio sap flow* (SFM1, ICT international) (**Figura 3a**) instalado a 2,12 m de distância da base da árvore de *P. anomala*, 1,66 m da base da árvore de *E. bracteosa* e 2,04 m da base da árvore de *P. erythrochrysa*. O sensor SFM1 é constituído de três agulhas que foram inseridas paralelamente ao tronco da árvore e o método consistiu em emitir 20 Joules de energia termal a cada 15 minutos, por meio da agulha central, de forma que as agulhas laterais determinam a velocidade de transporte de seiva (cm h^{-1}) em duas diferentes profundidades no xilema (0,75 cm e 2,0 cm). Os dados foram armazenados no *data logger* específico dos sensores utilizados. O método de coleta foi baseado em pulsos de 3 Hz emitidos a intervalos de 5 minutos e 32 segundos. Durante a noite, alguns valores negativos na coleta de dados foram registrados, não foi possível esclarecer se isso se atribuiu a falhas de funcionamento do equipamento ou se estes valores representavam realmente o fluxo reverso de seiva.

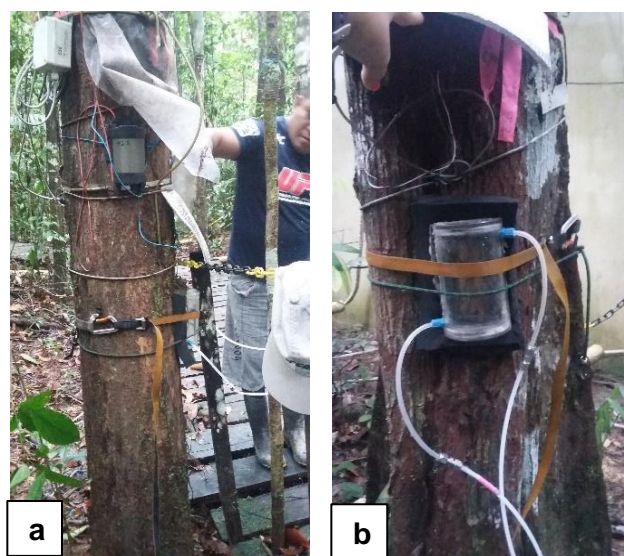


Figura 3. Métodos de coleta da velocidade do transporte de seiva e fluxo de emissão de CO₂ na superfície do tronco. **a.** Sensor de velocidade de transporte de seiva (peça retangular cinza) acoplada ao tronco de uma das árvores estudadas. **b.** Câmara de acrílico transparente para medições de fluxo de CO₂ na superfície do tronco e tubos que conectam a câmara ao sistema de IRGAs.

Efluxo de CO₂ da superfície do tronco para a atmosfera (E_A)

Os métodos convencionalmente utilizados nos estudos sobre respiração são classificados em fechado e aberto (JANSSENS et al., 2000; PARKINSON, 1981). Para realizar as medições do efluxo de CO₂ da superfície do tronco para a atmosfera (E_A, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) foram utilizados os dois sistemas, ambos configurados em sistemas que utilizaram o analisador infravermelho de gases – IRGA (Licor Li-7000, Li-Cor Inc). Os dois sistemas foram montados com uma câmara semicilíndrica de acrílico transparente (16,5 cm de comprimento e 10 cm de largura, com volume de 234 ml) fixada à superfície do tronco (1,30 m acima do solo) com o auxílio de duas cintas de nylon e uma estrutura retangular em PVC (5 cm de espessura), para garantir maior ajuste ao formato cilíndrico do tronco das três árvores que compuseram o estudo (**Figura 3b**).

O primeiro sistema de coleta de dados utilizado foi configurado no modo fechado (**Figura 4a**), de forma que o volume de ar bombeado para dentro do sistema (coletado a 0,25 cm acima do solo) ocorreu por meio do uso de uma pequena bomba de ar (Laboport® membrane pump, KNF Neuberger Inc.). Na configuração deste primeiro sistema, o ar ambiente bombeado passa por dois pequenos cilindros de vidro preenchidos por pó dessecante de cloreto de cobalto (Drierite®) e *pellets* de hidróxido de cálcio com hidróxido de potássio (Sodalime®) para remover água e CO₂

respectivamente. Em seguida o volume de ar bombeado entrava em uma das portas IRGA (A *inlet*) do Li-7000 onde a concentração de CO₂ [CO₂] foi então determinada. Este mesmo volume de ar foi bombeado por um controlador de fluxo (EW-32907-67, Cole Parmer) (100 ml min⁻¹) para dentro de câmara acrílica na superfície do tronco (A *outlet* – entrada da câmara), que foi conectada ao sistema por meio de dois tubos de teflon (¼” de diâmetro e 10 m de comprimento). O mecanismo interno de bombeamento de ar do Li-7000 foi configurado para fazer com que o ar direcionado para dentro da câmara retornasse ao sistema e entrasse na outra porta IRGA (saída da câmara – *pump in – pump out – B inlet*), onde novamente a [CO₂] foi determinada. Com isso, um ciclo da configuração do sistema foi fechado. O mesmo volume de ar permaneceu circulando entre a câmara de acrílico e o Li-7000 durante 20 minutos, sendo que, a cada segundo, foram gravados automaticamente, em um computador conectado ao sistema dados referentes à data, hora, [CO₂] do ar que entrava e saía da câmara de acrílico, bem como a diferença entre essas medições, chamada de ΔCO_2 . O sistema com essa mesma configuração foi utilizado em experimentos diurnos com duração de 12 horas (entre 6h e as 18h) entre os meses de novembro de 2016 e abril de 2017. A cada 20 minutos, o que corresponde ao tempo de saturação da [CO₂] dentro do sistema, a coleta de dados era encerrada. Ao fim desse tempo, esperava-se a estabilização do sistema para que uma nova coleta fosse iniciada na mesma árvore.

Para o segundo sistema configurou-se o modo aberto, de forma que a diferença da concentração de CO₂ (ΔCO_2) entre o ar ambiente (que entra na câmara de acrílico) e a [CO₂] do ar que sai da câmara foi a variável que possibilitou calcular o E_a (**Figura 4b**). No sistema aberto a câmara de acrílico também foi conectada ao sistema de duas entradas de IRGA por meio de dois tubos de teflon. O mecanismo de bombeamento do ar ambiente (coletado a 0,25 cm acima do solo) para dentro do sistema ocorreu por meio do uso de uma pequena bomba de ar (Laboport® membrane pump, KNF Neuberger Inc.). Considerando as dificuldades das condições do tempo em um ambiente de floresta tropical, alguns procedimentos visando evitar e diminuir a condensação de água dentro do sistema foram necessários. Para impedir que água condensada fosse bombeada para dentro do sistema a solução encontrada foi posicionar a bomba do ar ambiente dentro de uma caixa (0,5 m³) semitapada, com uma pequena abertura somente para a saída do tubo de PVC conectada a um

controlador de fluxo (EW-32907-67, Cole Parmer) do ar ambiente (100 ml min^{-1}) para dentro de um dos IRGAs do sistema, no qual a $[\text{CO}_2]$ pôde ser determinada.

Nessa mesma configuração do sistema de coleta diferencial, o mesmo volume do ar ambiente bombeado para dentro de um dos IRGAs era direcionado ao ambiente interno da câmara acrílica com um fluxo controlado (400 ml min^{-1}) por um segundo controlador de fluxo (EW-32907-67, Cole Parmer). Por fim, o mecanismo interno de bombeamento do Li-7000 foi utilizado para bombear (100 ml min^{-1}) para dentro do sistema o ar da parte interna da câmara, que corresponde a amostra para a determinação da $[\text{CO}_2]$ na superfície do tronco. Nesse tipo de sistema, houve um fluxo excedente (300 ml min^{-1}) para dentro da câmara cilíndrica, para evitar que a $[\text{CO}_2]$ do ambiente interno da câmara sofresse influência da $[\text{CO}_2]$ do ar atmosférico, o que resultaria em valores subestimados do ΔCO_2 e conseqüentemente do EA. Os valores do ΔCO_2 foram gravadas no computador que permaneceu conectado ao equipamento Li-7000 com a mesma frequência de registro das leituras de $[\text{CO}_2]$, que ocorreram a cada segundo do experimento. Nessa configuração, o volume de ar bombeado circulou somente uma vez dentro do sistema, pois uma vez que a leitura da $[\text{CO}_2]$ tenha sido feita, esse mesmo volume do ar foi removido e renovado para a próxima medição. Dessa forma, o sistema permaneceu ligado em experimentos com duração de 24 horas coletando dados de uma única árvore por vez.

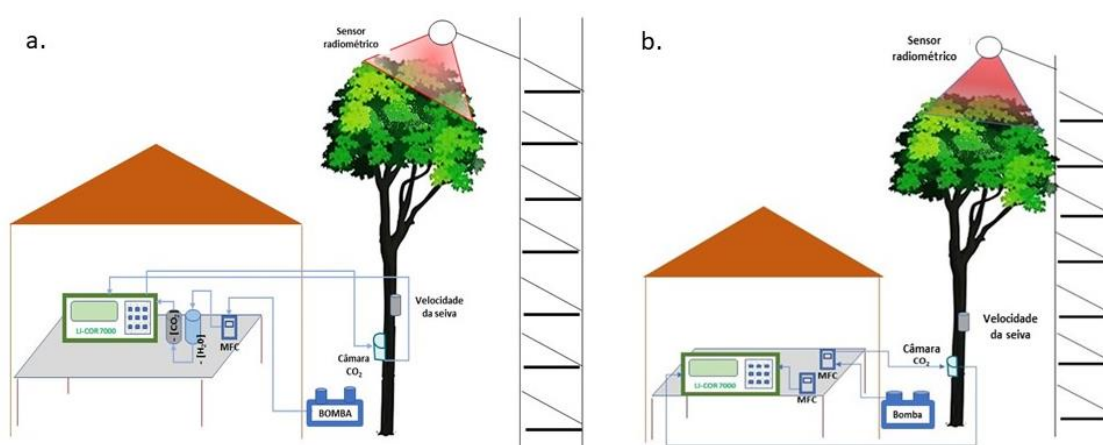


Figura 4. Layout dos sistemas de coleta de dados das variáveis EA, velocidade de transporte de seiva e temperatura da copa. **a.** Sistema estático e **b.** Sistema dinâmico.

Houve calibração diária para a realização dos experimentos. A calibração era iniciada com medição de 0 ppm para a $[\text{CO}_2]$, por meio de um gerador de ar puro (Zero air generator 737-10, Aadc Instruments) ligado a um pequeno cilindro preenchido por

sodalime (removedor de CO₂). O volume de ar puro foi bombeado para dentro do sistema IRGA na entrada de referência (*A inlet*) e manualmente as leituras foram configuradas para representar valor zero para a [CO₂]. Em seguida, o procedimento consistiu em conectar a saída da porta de referência de um dos IRGAs do sistema à porta de entrada do IRGA que faz as leituras de [CO₂] das amostras (*A outlet – B inlet*). Uma vez que as leituras de [CO₂] ficassem estáveis, manualmente fazia-se o *match* dos IRGAs do sistema (A e B). Para validar a calibração do equipamento, também foi necessário utilizar amostras de gás com valores conhecidos de [CO₂]. Para tanto, foi utilizado gás padrão com 400 ppm de [CO₂] (Praxair Inc.), armazenados em bolsas de amostras gasosas (0,6 L Gas sampling bag, Tedlar®) para evitar o manuseio de cilindros em campo. O mesmo procedimento adotado para a calibração da [CO₂] zero no que diz respeito as entradas (A e B) dos IRGAs foi repetido com as amostras de gás padrão.

O cálculo da variável E_A ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) foi realizado com base em adaptação das equações encontradas na literatura (ANGERT et al., 2012):

$$E_A = \frac{\Delta\text{CO}_2 \cdot f_c}{V \cdot t \cdot S} \quad \text{Equação 1}$$

Em que ΔCO_2 ($\mu\text{mol mol}^{-1}$): diferença entre a [CO₂] do ar que flui do ambiente para a câmara e da câmara para o IRGA; f_c : fluxo de ar que entra no sistema (L s^{-1}); V : volume ocupado por 1 mol de CO₂ segundo a lei dos gases ideais que equivale a $24,4 \text{ L mol}^{-1}$; t : fator de conversão do tempo de minutos para segundos e S é a área da superfície do tronco envolvida pela câmara de acrílico (m^2).

4.3. Análise de dados

Para caracterizar o padrão diurno de efluxo de CO₂ pela superfície do tronco (E_A) foi utilizada a representação gráfica da distribuição dos dados coletados nos experimentos com duração de 24 horas, o procedimento adotado para todas as árvores que compuseram o estudo (três árvores, três repetições do experimento para cada indivíduo). Os dados foram obtidos nos respectivos *data loggers* e organizados em planilha eletrônica. Posteriormente, os gráficos foram gerados no software Igor Pro 6.3.

Quanto à finalidade de determinar a influência da temperatura da copa e do tronco no comportamento observado da variável E_A , foi realizado teste de correlação

linear (Pearson) entre as variáveis temperatura da copa e velocidade de transporte de seiva. Dessa forma, foi possível quantificar a relação de dependência estatística entre essas duas variáveis. Além disso, foram também realizados testes de regressão entre a variável E_A separadamente com a temperatura da copa e a velocidade de transporte de seiva, para que a relação de dependência entre a variável de interesse E_A e as demais pudesse ser quantificada. Nesta etapa da análise de dados também houve a organização dos dados em planilha eletrônica, com geração de gráficos e realização de análises estatísticas no software Igor Pro 6.3.

No que diz respeito ao índice Q_{10} , que expressa a sensibilidade do processo de respiração à temperatura, existem diferentes formas para realizar o cálculo. Em situações que se dispõe de dados de respiração coletados onde há amplitude de variação de temperatura maior ou igual a 5°C , o Q_{10} pode ser obtido pelo cálculo da inclinação da reta resultante do gráfico onde foram plotados o \log_{10} transformado da respiração versus a temperatura do ar (ATKIN; HOLLY; BALL, 2000). Entretanto, nesse estudo, o cálculo do Q_{10} foi realizado considerando-se no lugar da taxa de respiração valores transformados em \log_{10} da variável E_A plotados com valores de temperatura da copa da árvore. O cálculo da inclinação da reta bem como a confecção dos gráficos do Q_{10} foi realizado no software estatístico Past.

Para reportar os resultados das análises estatísticas foram acatadas as recomendações do Painel Intergovernamental de Mudanças Climáticas (IPCC) para tratar dos resultados de testes estatísticos com mais propriedade considerando a quantificação das incertezas o que pode ser consultado em qualquer relatório do IPCC na seção *Guidance Note on Consistent Treatment of Uncertainties*.

5. RESULTADOS E DISCUSSÃO

5.1. Estimativa do efluxo com relação à temperatura da copa e a velocidade de transporte de seiva

No sistema de coleta de dados em modo dinâmico foram feitas coletas contínuas em experimentos de 24 horas de duração. Com isso, foi possível demonstrar graficamente as diferenças no comportamento das variáveis estudadas entre as horas do dia e da noite. Maiores valores de efluxo de CO₂ da superfície do tronco para a atmosfera (E_A) foram registrados durante a noite e menores durante o dia. Em geral, durante a noite a variável E_A assumiu valores que correspondem ao dobro do que pôde ser observado ao longo do dia (**Figura 5**).

Relativamente às horas do dia, no período noturno a temperatura da copa bem como a velocidade de transporte de seiva atingiu os valores mínimos. Corroborando com o estudo de TESKEY; MCGUIRE (2007), que encontraram o mesmo tipo de resultado em experimentos diurnos. Por exemplo, no caso da árvore de *P. erythrochrysa* que compôs o presente estudo, pôde ser observado que no dia 10 de outubro por volta das 17:00 a temperatura da copa foi ligeiramente reduzida, em razão de um evento de precipitação e imediatamente foi observado aumento na variável E_A que mesmo com variações se manteve elevada durante a noite. Vale ressaltar que as observações de campo em dias que as horas de experimento se estenderam foram essenciais para auxiliar no entendimento do comportamento das variáveis (**Figura 5**).

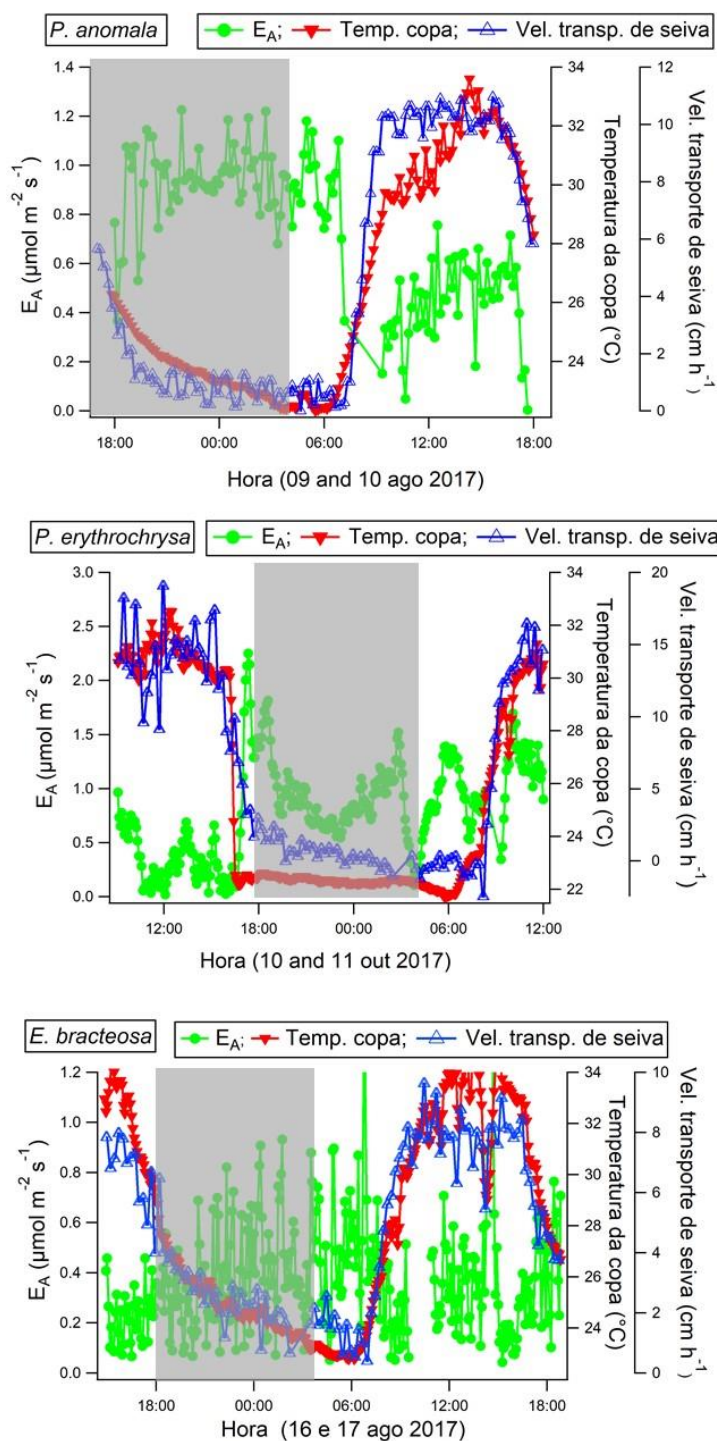


Figura 5. Padrão da variável E_A assumindo maiores valores durante a noite e menores durante o dia para as três árvores estudadas (das espécies: *P. anomala*, *P. erythrochrysa* e *E. bracteosa* respectivamente). As regiões destacadas na cor cinza correspondem ao período noturno em que o experimento foi realizado.

Para a árvore de *P. anomala* o experimento ocorreu entre os dias 09 e 10 de agosto, dias 09 e 10 de junho e 19 e 20 de julho do ano de 2017. Quanto ao indivíduo

de *P. erythrochrysa* o experimento ocorreu entre os dias 10 e 11 de outubro, dias 15 a 16 de novembro e 25 a 26 de novembro do ano de 2017. Já para a árvore de *E. bracteosa* o experimento foi realizado entre os dias 16 e 17 de agosto, dias 21 e 22 de junho e também entre os dias 18 e 20 de agosto do ano de 2017. Diferenças na amplitude de variação dos parâmetros avaliados são observadas na representação gráfica dos resultados, inclusive quando se trata das repetições do experimento em uma mesma árvore, o que se deve às variações das condições do tempo (chuva e sol) em cada situação nas quais as repetições do experimento foram realizadas. Ainda assim, o padrão de maiores valores de E_A durante a noite, em contraste com os menores valores observados ao longo do dia de um modo geral pôde claramente ser representado para as árvores que compuseram o estudo. Vale ressaltar que na repetição do experimento realizada entre os dias 24 e 25 de novembro para o indivíduo de *P. erythrochrysa* não foi possível demonstrar a diferença esperada entre as horas do dia e noite para a variável E_A , devido ao fato que ao longo desse dia houve ocorrência de chuva ao longo das 12 horas pelas quais o experimento se estendeu, o que possivelmente influenciou no padrão demonstrado para E_A (**Figura 6**).

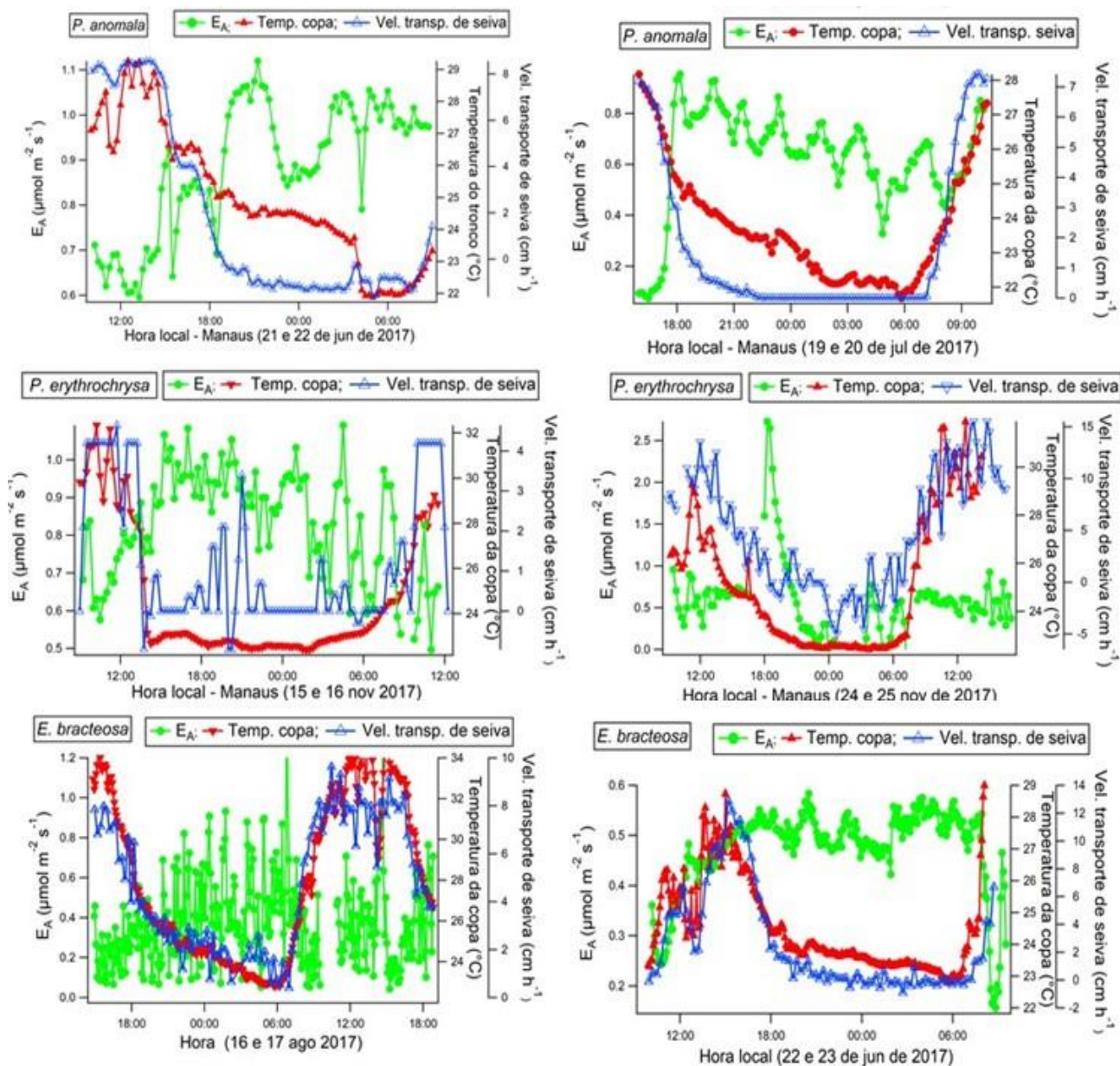


Figura 6. Repetições do experimento diurno para as três árvores estudadas (das espécies: *P. anomala*, *P. erythrochrysa* e *E. bracteosa* respectivamente) representando o padrão de variação do E_A , temperatura da copa e velocidade de transporte de seiva entre dia e noite

Adicionalmente à tendência demonstrada nas análises feitas ao longo de cada hora (**Figura 5** e **Figura 6**), relações inversas entre a temperatura da copa e a variável E_A ocorreram também quando curtos períodos de tempo (5 minutos de resolução) foram analisados. Por exemplo, no período de temperaturas mais elevadas ao longo do dia, mais especificamente nos intervalos de 10:30-10:35, 11:30-11:35 e 13:15-13:20 foram demonstradas rápidas variações na temperatura da copa seguidas de variações também na velocidade de transporte de seiva para as três árvores estudadas (**Figura 7**).

As rápidas variações em escala temporal de alta resolução sugeridas para as horas mais quentes do dia (10:30 – 14:30) foram demonstradas para as três árvores que compuseram este estudo. Em geral, a velocidade do transporte de seiva acompanha a variação da temperatura da copa, de forma que aumentos mesmo que discretos na temperatura causam aumento imediato da velocidade de transporte de seiva. Já no que se refere à variável E_A , o efeito observado é inverso ao padrão seguido pelas demais variáveis, de forma que aumentos na temperatura resultaram em diminuição dos valores da variável E_A (**Figura 7**).

Para a árvore de *P. anomala* no experimento realizado entre os dias 09 e 10 de agosto de 2017, representativo dos resultados observados nos demais dias de replicação do experimento, a temperatura da copa teve amplitude de variação de sete graus (27-34°C), o E_A apresentou valores de 0,54 a 0,75 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e a velocidade de transporte de seiva variou entre 7 e 8,6 cm h^{-1} . Na mesma árvore (*P. anomala*) entre as 10:30 e as 11:15 foi observado aumento na temperatura da copa e associado a este aumento ocorreu a supressão do E_A . Em contraste, entre as 11:15 e as 12:15 devido à passagem de uma grande nuvem acima da copa da árvore estudada houve queda imediata da temperatura da copa e aumento no E_A . Também foi observado que a movimentação de nuvens possibilitou o aumento da radiação solar acima da copa da árvore estudada, acarretando novamente no aumento na temperatura da copa (12:45-14:00) e consequente diminuição dos E_A (**Figura 7**).

Para a árvore de *P. erythrochrysa* representada com os dados referentes ao experimento que ocorreu entre os dias 10 e 11 de outubro de 2017, novamente foram demonstradas as relações descritas para as variações de temperatura da copa acompanhadas pelas mudanças na velocidade de transporte de seiva, gerando respostas na variável E_A . Por exemplo, o valor máximo do E_A ocorreu exatamente as 12:30, quando o ponto mínimo de temperatura da copa foi registrado para este período das horas mais quentes do dia (**Figura 7**).

Quanto a árvore *E. bracteosa*, representada com os dados referentes ao experimento realizado entre os dias 16 e 17 de agosto, a mesma dinâmica e relação entre as variáveis descrita para as outras duas árvores estudadas foi observada. Novamente, vê-se que a velocidade de transporte de seiva acompanhou as variações da temperatura da copa. Combinado a isso, também foi demonstrada a relação inversa dessas duas variáveis transporte de seiva e temperatura da copa com relação a variação do E_A . Por exemplo, entre 12:30-13:30 quando nuvens sombrearam a copa

da árvore estudada, a diminuição dos valores de temperatura da copa foi registrada, o que também foi observado na velocidade de transporte de seiva, o que resultou no aumento instantâneo nos valores do E_A (Figura 7).

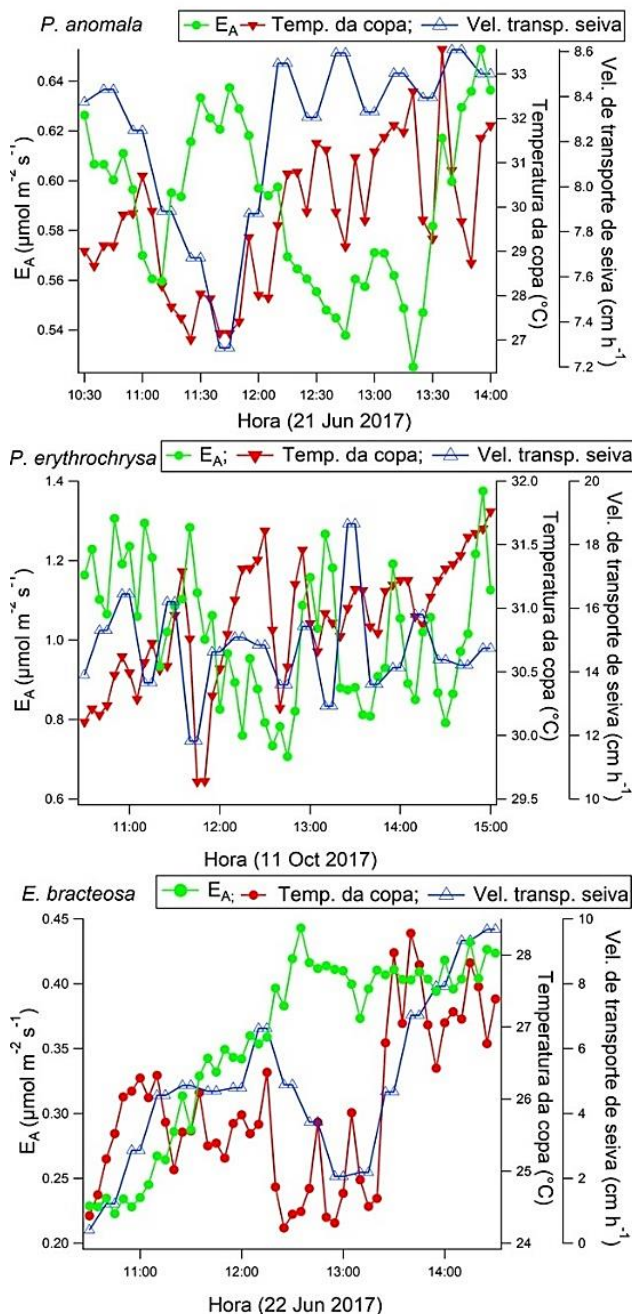


Figura 7. Relação gráfica entre a variável E_A , a temperatura da copa e a velocidade de transporte de seiva para as três árvores nas horas mais quentes dos dias 21 de junho, 11 de outubro e 22 de junho das espécies *P. anomala*, *P. erythrochrysa* e *E. bracteosa* respectivamente

Quando utilizados os dados de temperatura do tronco ao invés da temperatura da copa, o mesmo tipo de relação gráfica entre as variáveis durante as horas mais quentes do dia não resultou na demonstração da relação tão evidente entre a variável

temperatura e os demais parâmetros, conforme demonstrado na figura anterior. Embora haja variação, a amplitude com que a temperatura do tronco sofre mudanças é baixa (27°C a 29°C para o indivíduo de *P. anomala*, 25°C a 30°C para a *P. erythrochrysa* e 28°C a 32°C para a árvore de *E. bracteosa*), o que justifica as atenções dadas às variações de temperatura na copa e os possíveis efeitos que aqui estão sendo sugeridos (**Figura 8**).

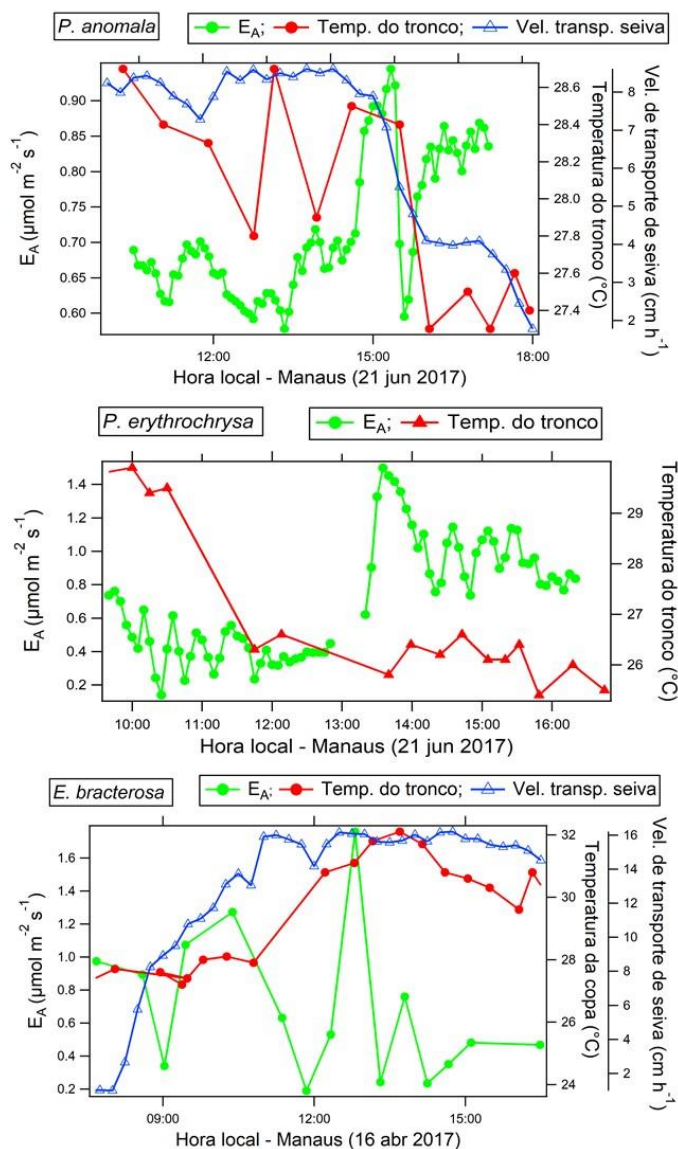


Figura 8. Relação gráfica entre a variável E_A , a temperatura do tronco e a velocidade de transporte de seiva para as três árvores nas horas mais quentes dos dias 21 de junho, 21 de junho e 16 de abril das espécies *P. anomala*, *P. erythrochrysa* e *E. bracteosa* respectivamente. Obs.: No experimento realizado em 11 de outubro houve falha no equipamento de aferição da velocidade de transporte de seiva e por essa razão os dados não constam no gráfico apresentado.

As relações sugeridas entre a variável E_A e o transporte de seiva conforme demonstrado nos resultados até agora apresentados diferem do que foi encontrado

nos estudos de KUNERT; EDINGER (2015) e LEVY et al., (1999). Nestes estudos foi encontrado que mesmo em condições de elevados valores de velocidade de transporte de seiva, a variável E_A permaneceu apresentando valores elevados, o que pode ser utilizado como uma evidência de que essas duas variáveis não estão relacionadas. No entanto, este resultado difere do que foi apresentado no estudo de TESKEY et al., (2007) onde nos períodos de maiores valores de velocidade de transporte de seiva a $[CO_2]$ no xilema assumiu valores consideravelmente inferiores e o inverso dessa relação pôde ser demonstrado a cada vez que os valores de transporte de seiva diminuía. No entanto, dada a relação negativa claramente demonstrada entre a $[CO_2]$ nos vasos da transpiração e a variável E_A caracterizada por estudos prévios a este como em TESKEY et al., (2007) e MCGUIRE; TESKEY (2004) era esperado que os resultados seguissem o padrão apresentado. Sobretudo, foi possível também reforçar a relação negativa entre a $[CO_2]$ nos vasos da transpiração e a variável E_A uma vez que nas horas de maiores valores de transporte de seiva, que ocorre ao longo das horas do dia, os valores de E_A assumiram os valores mínimos observados.

5.2. Experimentos diurnos

Em contraste com os resultados previamente apresentados, quando os experimentos tiveram 12 horas ao invés de 24 horas de duração, não foi possível alcançar o nível de detalhamento esperado para explicar o comportamento e as relações entre as variáveis estudadas (**Figura 9**). Os resultados apresentados respectivamente para o indivíduo de *P. anomala* e *E. bracteosa* foram realizados nos dias 11 e 16 de abril de 2017. Neste período o sistema de coleta operava no modo estático e os valores registrados para a variável E_A resultam de valores médios para cada intervalo de 20 minutos sucessivamente repetidos até completar as 12 horas de experimento, que se estenderam somente durante as horas do dia.

Como pode ser observado não existe dispersão gráfica claramente evidenciada para que relações entre as variáveis pudessem ser sugeridas. Com isso, a importância da apresentação desses resultados consiste em demonstrar a razão pela qual o monitoramento com alta resolução temporal e experimentos contínuos de 24 horas são de extrema importância para caracterizar os processos biológicos que o presente estudo se propôs entender.

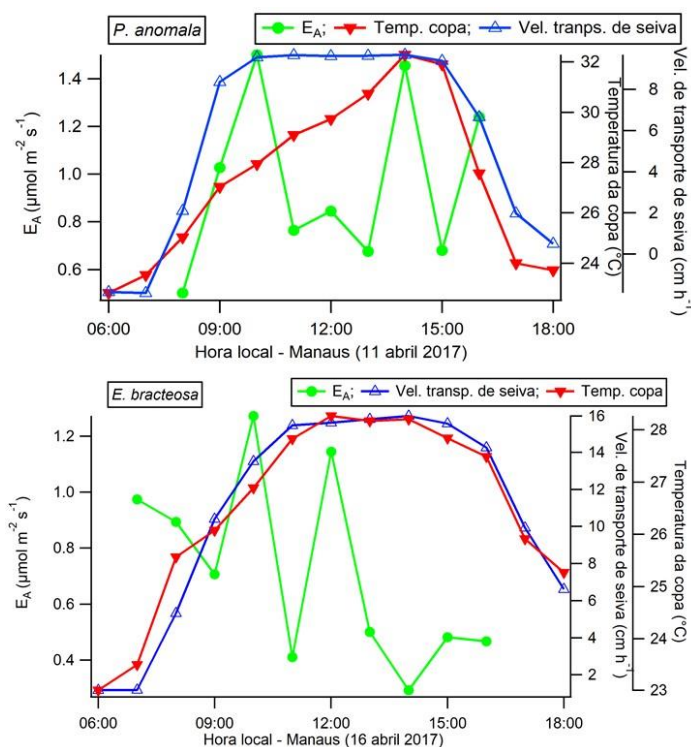


Figura 9. Padrão diurno das variáveis E_A , velocidade de transporte de seiva e temperatura da copa para os indivíduos de *P. anomala* e *E. bracteosa* no sistema de coleta em modo estático com experimento de 12 horas de duração.

5.3. Temperatura e velocidade de transporte de seiva

O monitoramento da temperatura do tronco resultou em registros com a mesma amplitude de variação observada nos registros de temperatura da copa. Porém, quando considerada a resolução temporal de hora, os dados de temperatura do tronco foram mais estáveis, variando menos do que os dados de temperatura da copa. Esse tipo de dispersão das variáveis de temperatura pôde ser representado claramente quando os dados de temperatura gerados ao longo de um ano (novembro de 2016 a novembro de 2017) na mesma árvore foram analisados graficamente. Por exemplo, nos resultados que representam as medições de temperatura realizadas no indivíduo de *P. anomala* foi observado que, embora a amplitude de variação seja a mesma para a temperatura do tronco e da copa (22 a 34 $^{\circ}\text{C}$), a dispersão dos dados da temperatura do tronco (medidas tomadas a 1,3 m do solo) na resolução temporal de hora foram mais estáveis se comparada à dispersão dos dados da temperatura da copa, na mesma árvore (**Figura 1010**).

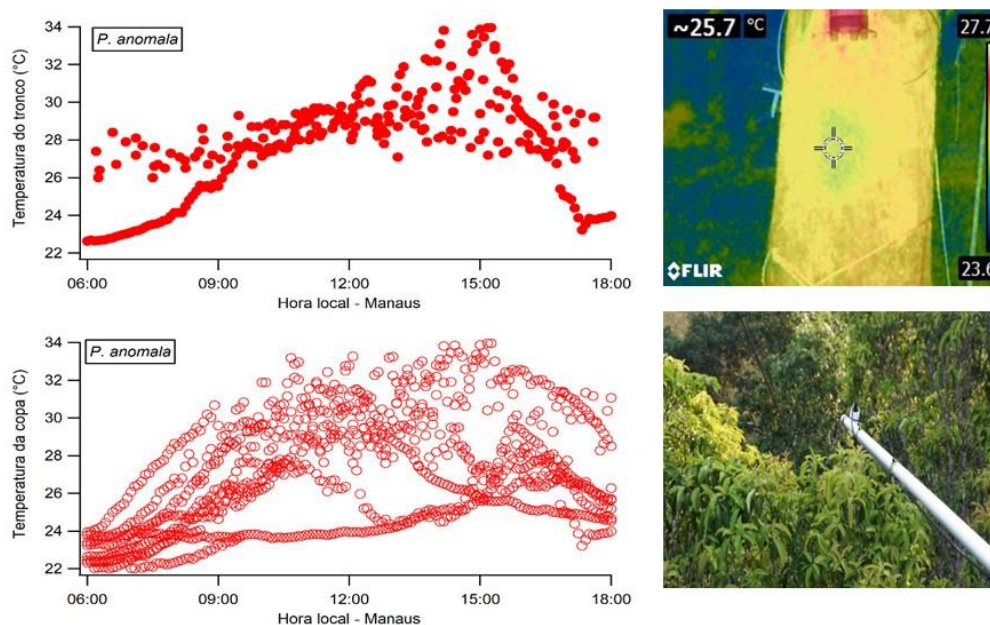


Figura 10. Gráficos de dados reunidos referente às temperaturas do tronco e da copa entre novembro de 2016 e novembro de 2017 para a árvore *P. anomala*, ilustrando as diferenças que puderam ser observadas nos dados de temperatura quando coletados em diferentes regiões da planta (tronco e copa respectivamente)

Nesse sentido vale ressaltar que é consenso na literatura que a relação entre a temperatura e o processo de respiração em nível celular segue um padrão exponencial, o que certamente se aplica também à respiração no tronco das árvores (LEVY; JARVIS, 1998). Em estudos prévios a este foram feitas abordagens acerca da variação da temperatura do xilema e com isso foi identificado que há um padrão de correlação positiva entre a temperatura e a concentração de CO_2 nas vias da transpiração (ANGERT et al., 2012; EDWARDS; HANSON, 1996; ETZOLD et al., 2013). Além disso, a variável E_A tende a apresentar correlação positiva com relação a concentração de CO_2 no xilema (SAVEYN; STEPPE; LEMEURE, 2007).

Dessa forma, a proposta de abordagem deste estudo não renega o que já foi esclarecido acerca do processo de respiração e sua regulação em nível de célula. Contudo, com o presente estudo foi possível gerar resultados que contribuem para o esclarecimento de como se dão as relações entre os componentes biológicos e físicos na regulação dos mecanismos do processo de respiração nas plantas em nível de árvore. O que corrobora com os resultados do estudo de ETZOLD et al., (2013) e as proposições feitas por TRUMBORE (2006) onde os fatores bióticos e abióticos são avaliados na regulação do mecanismo de E_A e é ressaltada a necessidade de maiores

esclarecimentos acerca da regulação deste mecanismo de movimentação do CO₂ no tronco das árvores.

Ainda que no presente estudo não tenha sido monitorado o padrão de variação da temperatura do xilema da planta, os dados oriundos do monitoramento contínuo da temperatura da copa e com menor frequência da temperatura do tronco, possibilitaram a caracterização das relações apresentadas com relação a variável EA em experimentos diurnos. Com os resultados da pesquisa aqui apresentada foi possível apresentar evidências que de fato a temperatura interfere na dinâmica do carbono na forma de CO₂ na área do tronco das árvores estudadas. O que corrobora com os resultados apresentados em estudos onde abordagens bioquímicas acerca do CO₂ dissolvido nas formas de bicarbonato de sódio, ácido carbônico e ácido tricarbônico na água do xilema no nível de árvore (LEVY et al., 1999; MCGUIRE; TESKEY, 2002).

Dessa forma, no presente estudo a temperatura da copa das árvores, que foi monitorada com alta resolução temporal e continuamente no presente estudo foi utilizada para a análise dos resultados dos experimentos realizados. Com isso, para a finalidade de quantificar e gerar evidências da importância da variável temperatura com relação as demais variáveis estudadas foram utilizados os dados coletados durante as horas mais quentes do dia (10h30 as 15h00), quando a variável temperatura da copa estaria exercendo seu papel de regulação com maior força devido aos maiores valores atingidos durante tal período. Com isso, foi possível demonstrar que é muito provável ($p < 0,001$ a 95% de confiança) que haja forte correlação entre a velocidade de transporte de seiva e a temperatura da copa para as árvores que compuseram este estudo ($r = 0,75; 0,86$ e $0,94$ respectivamente para a árvore representante de cada uma das três espécies: *P. anomala*; *P. erythrochrysa* e *E. bracteosa*) (**Figura 11**).

Ao longo do dia, a relação encontrada entre as variáveis velocidade de transporte de seiva e a temperatura da copa assumiu dispersão linear. Adicionalmente às análises das horas mais quentes do dia, quando os dados coletados durante a noite foram analisados, também foi possível demonstrar que é muito provável ($p < 0,001$ a 95% de confiança) que haja relação entre as variáveis supracitadas ($R^2 = 0,606; 0,537$ e $0,792$ para as árvores das respectivas espécies *P. anomala*; *P. erythrochrysa* e *E. bracteosa*). Em contraste com o tipo de dispersão dos dados observados ao longo do

dia, que foi linear, durante a noite, a relação entre as variáveis pôde ser melhor representada por uma equação não linear de terceiro grau (Figura 11).

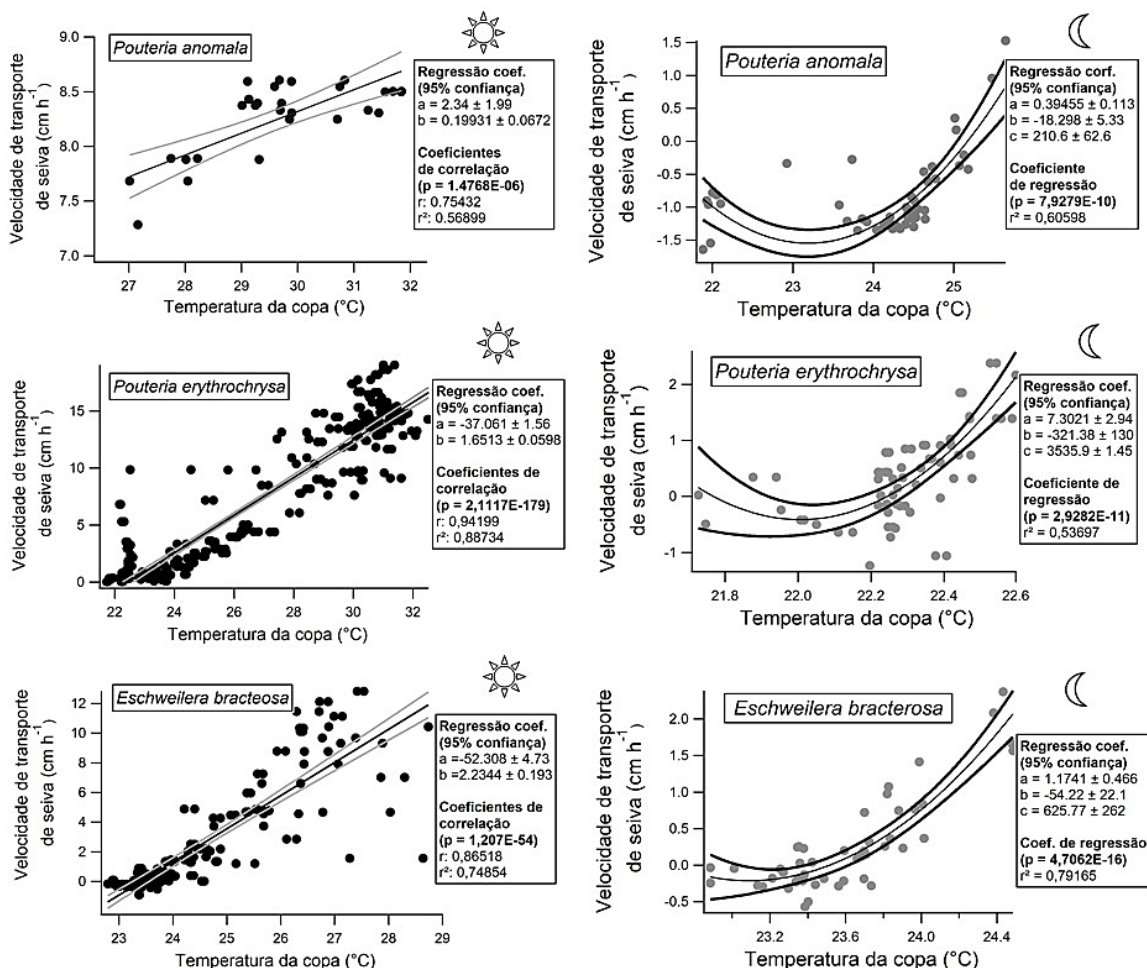


Figura 11. Testes de correlação entre as variáveis de velocidade de transporte de seiva (cm h^{-1}) e a temperatura da copa ($^{\circ}\text{C}$) para as árvores das espécies *P. anomala*, *P. erythrochrysa* e *E. bracteosa*. Ao lado esquerdo é possível ver os padrões de correlação linear observados durante as horas do dia para as três árvores estudadas, já durante a noite, conforme pode ser observado ao lado direito, a dispersão das variáveis assume dispersão melhor representada por uma equação não linear de terceiro grau igualmente para as três árvores estudadas

As diferenças observadas entre dia e noite no que diz respeito a relação entre as variáveis velocidade de transporte de seiva e a temperatura da copa ficaram evidentes quando a análise gráfica dos resultados foi realizada. Se durante as horas do dia a relação entre as variáveis supracitadas foi linear, onde aumentos em temperatura geraram imediatamente aumentos proporcionais na velocidade de transporte de seiva, no período noturno, o processo ocorre mais lentamente. Durante a noite, a relação entre as variáveis temperatura da copa e a velocidade de transporte

de seiva seguiram um padrão de correlação positiva, porém mais discreto, de forma que os aumentos em temperatura não geraram aumento imediato e proporcional caracterizando um padrão de correlação linear. Notadamente, o fluxo de água nos vasos do xilema da planta foi menos dinâmico durante a noite se comparado com as horas do dia, o que pôde ser verificado nos valores do eixo y dos gráficos das três árvores estudadas. Ainda sobre as diferenças entre o dia e a noite é interessante observar que somente ao longo das horas da noite é que se pôde registrar valores negativos para a velocidade do transporte de seiva das plantas. Embora a real causa desses valores negativos e o que eles realmente significam seguem incertos, devido à escassez de estudos existentes, esses podem ser resultantes do movimento descendente da água do xilema das plantas ou um *offset*, que seria uma falha do equipamento, pois, de fato, valores tão pequenos só puderam ser observados durante as horas da noite (**Figura 12**).

Um possível paralelo entre o padrão de menor dinamicidade dos fluxos internos na planta durante as horas da noite, pode ser feito com relação ao que ocorre em estudos de fluxos em nível de ecossistema. Também pôde ser demonstrado que ao longo da noite existem condições de menor turbulência no que se refere a atmosfera abaixo e acima do dossel da floresta, no mesmo local de estudo, sem grandes variações na temperatura do ar e nas concentrações de CO₂ (ARAÚJO et al., 2002). Seguindo esse raciocínio, as plantas estariam dessa forma, ligadas a um relógio interno de regulação do processo de transpiração, dentro do conceito do funcionamento dos ciclos circadianos em consonância com o ambiente externo, onde as características atmosféricas também seguem um padrão de menor dinamicidade.

No que se refere a variável E_A , considerando as 24 horas de experimento, foram realizadas análises acerca da relação entre os valores de E_A com a temperatura da copa. Em geral, foi demonstrado que é muito provável ($p < 0,001$ a 95% de confiança) que haja relação entre as variáveis E_A e temperatura da copa para as três árvores estudadas ($R^2 = 0,646; 0,657$ e $0,150$) durante todo o período em que o experimento foi realizado. No gráfico referente ao indivíduo da espécie *P. erythrochrysa* pôde ser observado que no momento em que a temperatura da copa ultrapassou os 30°C, o comportamento da variável E_A apresentou ampla variação, sem atender a nenhum padrão de dispersão. Neste caso, têm-se um típico exemplo do que pode ocorrer com a variável E_A quando a temperatura atinge elevados valores e as condições do tempo

variam entre muito sol, céu encoberto por nuvens e ocorrência de eventos de precipitação curtos e passageiros (**Figura 12**).

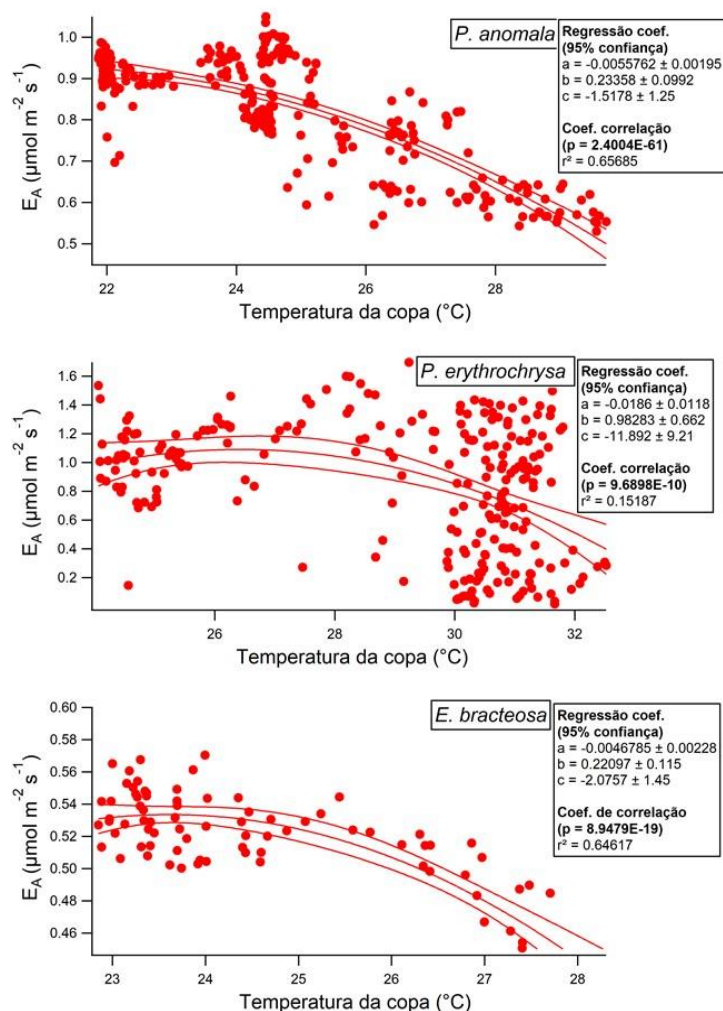


Figura 12. Resultados do teste de regressão entre o E_A e a temperatura da copa para as três árvores estudadas (*P. anomala*, *P. erythrochrysa* e *E. bracteosa*), com $R^2 = 0,657$; $0,152$ e $0,646$ respectivamente

Da mesma forma, quando os valores de E_A foram analisados com relação à velocidade de transporte de seiva, em geral foi demonstrado que é muito provável ($p < 0,001$ a 95% de confiança) que haja relação entre essas variáveis ($R^2 = 0,476$; $0,128$ e $0,234$). Em se tratando da mesma condição descrita no gráfico anterior, mais uma vez, no que se refere aos dados do experimento realizado com o indivíduo de *P. erythrochrysa*, não foi possível um ajuste que representasse sua dispersão graficamente de maneira clara, devido à grande variação do E_A acompanhando as condições atmosféricas (**Figura 13**).

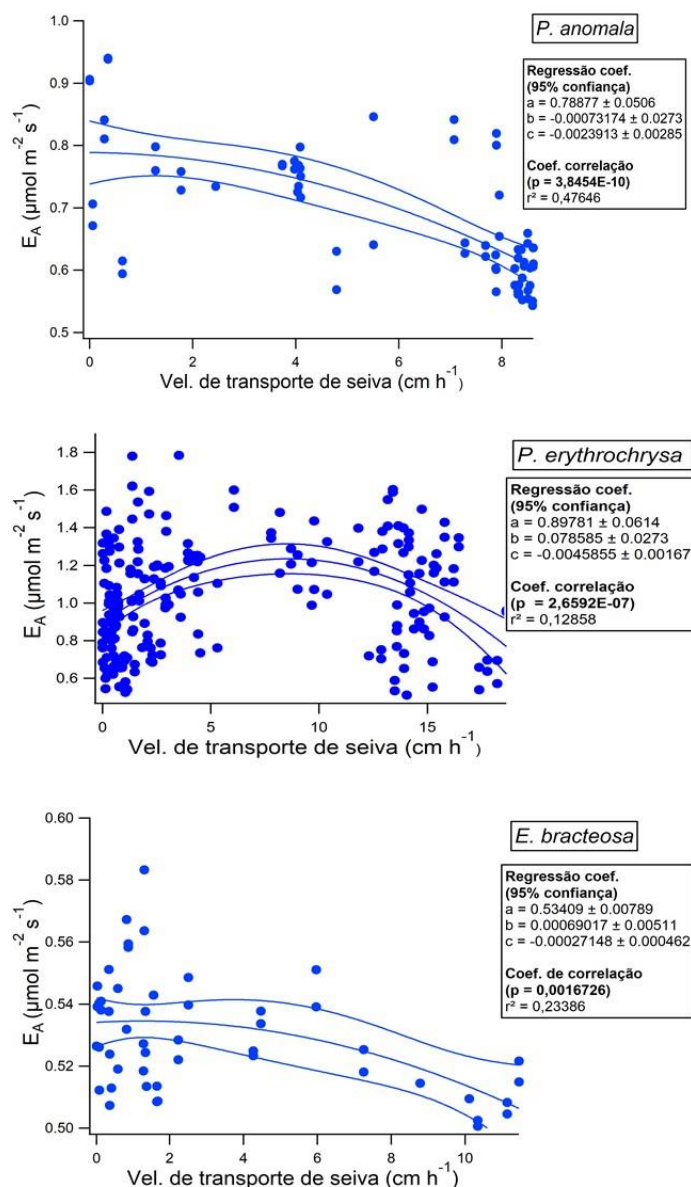


Figura 13. Resultado do teste de regressão entre o E_A e a velocidade de transporte de seiva para as três árvores estudadas (*P. anomala*, *P. erythrochrysa* e *E. bracteosa*), com $R^2 = 0,476$; $0,128$ e $0,234$ respectivamente

A força reguladora que a velocidade de transporte de seiva exerce sobre as variações em E_A foram contestadas em um estudo sobre o assunto, onde o argumento apresentado consistiu em atribuir as variações observadas em E_A à pressão de turgor, ou osmose, a qual as células do tronco das árvores são submetidas (SALOMÓN et al., 2017). Com isso, a maior ou a menor quantidade de água em contato com as paredes celulares nas plantas seria o mecanismo que promove o aumento e a redução consequente dos valores de E_A mensurados. Entretanto, corroborando com os resultados do presente estudos diversas outras pesquisas sobre o assunto encontraram evidências de que as variações em E_A se atribuem ao CO_2 que se

movimenta dissolvido na água pelos vasos da transpiração (xilema) (ANGERT et al., 2012; BOWMAN et al., 2005; MAIER; CLINTON, 2006; MCGUIRE; TESKEY, 2004). E por sua vez, o transporte de água no xilema também é controlado por gradientes de pressão entre o solo e a folhas das plantas (TAIZ; ZEIGER, 2006). O que não necessariamente quer dizer que a pressão de turgor não exerça influência nesse mecanismo de controlar as variações em E_A , ou mesmo que em seu lugar, seja o gradiente de pressão no contínuo solo-planta-atmosfera que controle o processo, gerando a movimentação da água nos vasos da transpiração. Mas possivelmente, estes componentes agindo em conjunto, funcionam como o mecanismo de controle das oscilações da variável E_A .

Na literatura correlata ao assunto respiração celular dos organismos autotróficos, para demonstrar a relação de dependência que o processo de respiração apresenta com relação à temperatura, em geral, o valor do índice Q_{10} corresponde a 2,0, o que significa que para o aumento de 10°C em temperatura a taxa de respiração tende a dobrar de valor (ATKIN, 2003; TJOELKER; OLEKSYN; REICH, 2001). O uso do Q_{10} utiliza da temperatura do ar e a correlação é sempre feita com a taxa de respiração, porém, no presente estudo a proposta consistiu em utilizar do raciocínio do conceito associado ao coeficiente de temperatura Q_{10} para normalizar a forma de calcular a taxa de variação do E_A nas diferentes condições de temperatura da copa das árvores. Considerando que com os resultados obtidos no presente estudo, a temperatura da copa da árvore se mostrou importante na descrição de processos fisiológicos e mecanismos biológicos de regulação do metabolismo das árvores.

Dessa forma, a força de regulação que a temperatura da copa exerce sobre a variável E_A pôde ser quantificada para as três árvores que compuseram o estudo e -0,04; -0,12 e -0,02 foram os valores para o Q_{10} calculado para as árvores das espécies *P. anomala*, *P. erythrochrysa* e *E. bracteosa* respectivamente. Os valores resultantes do cálculo do coeficiente Q_{10} no presente estudo diferem consideravelmente em grandeza quando comparados aos valores encontrados na literatura, o que certamente se atribui as diferenças de aplicação sugeridas neste estudo, onde a variável resposta consiste no E_A no lugar da taxa de respiração. Além disso, os valores diferem consideravelmente entre as árvores estudadas. Mas com exceção do que pôde ser observado com relação aos resultados do indivíduo de *P. erythrochrysa*, no qual não foi possível obter bom ajuste na correlação que o

coeficiente Q_{10} propõe, para as demais árvores estudadas a dispersão dos dados observada no gráfico de ajuste do coeficiente Q_{10} resultou em bom ajuste (**Figura 14**).

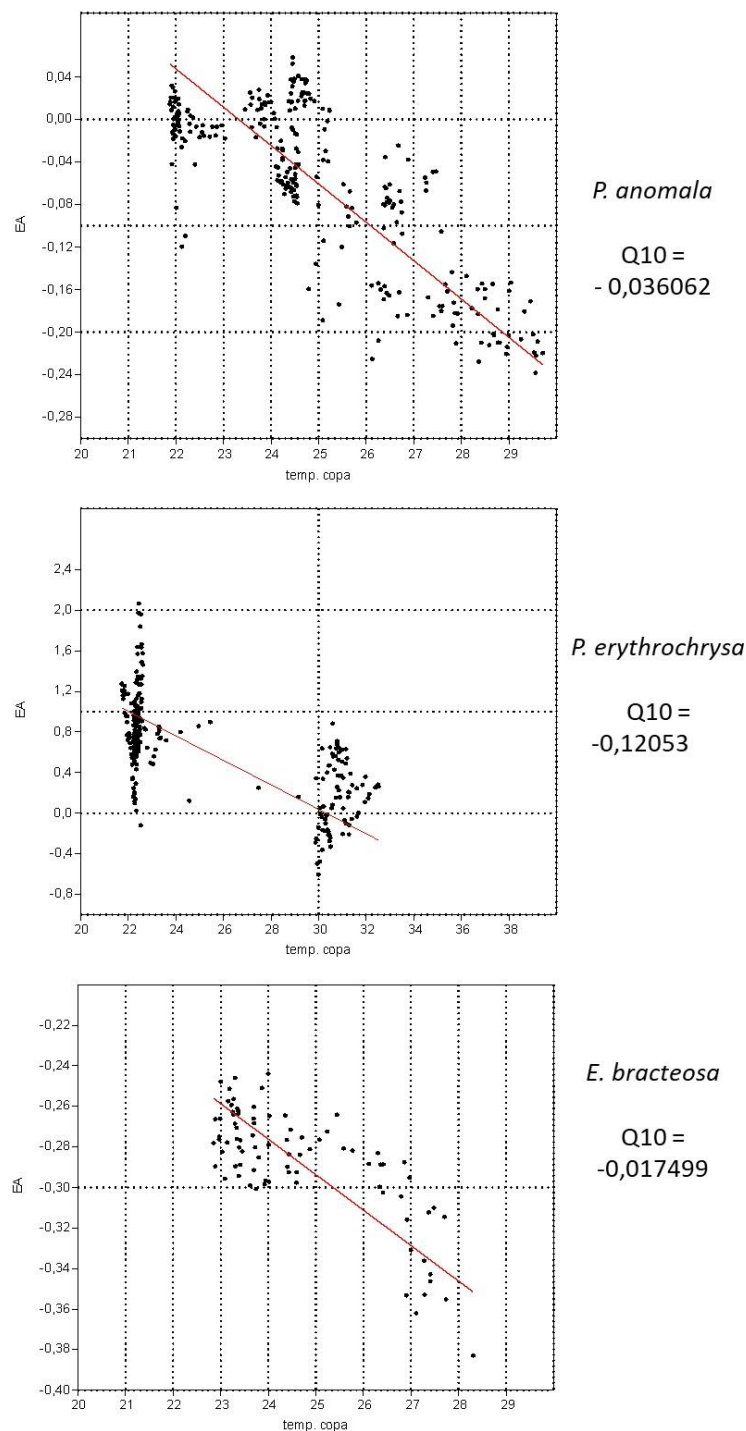


Figura 14. Ajuste e projeção dos dados referentes a variável de E_A respondendo ao aumento de temperatura da copa das árvores: coeficiente Q_{10} dos indivíduos de *P. anomala*, *P. erythrochrysa* e *E. bracteosa*

Outro aspecto dos resultados obtidos com o cálculo do coeficiente Q_{10} que merece ressalvas consiste no sinal negativo dos valores resultantes. Tal resultado não

corroborar com estudos que propuseram a modelagem da variável E_A em escala global, uma vez que foi assumido que a projeção do comportamento da variável de interesse segue invariavelmente o comportamento esperado dos aumentos exponenciais da taxa de respiração seguindo os aumentos em temperatura (YANG et al., 2016). Este resultado é especialmente relevante por alertar que as iniciativas de modelagem da dinâmica do carbono nas florestas em escala global devem atentar para o componente denominado respiração do tronco que utiliza da variável E_A para fazer projeções do montante de CO_2 que retorna a atmosfera como produto do processo de respiração e que conforme os resultados do presente estudo evidenciam, não tendem a sofrer aumentos respondendo aos aumentos de temperatura.

6. CONCLUSÃO

O desenvolvimento do presente estudo possibilitou esclarecer que de fato a variável de efluxo de CO₂ da superfície do tronco para a atmosfera (E_A) não deve ser utilizada como um *proxy* da taxa de respiração das plantas. No entanto, também foi possível concluir que a validade das informações coletadas foi atributo da combinação entre os parâmetros analisados (E_A, temperatura e velocidade de transporte de seiva) justificando a proposta de promover uma abordagem holística sobre os destinos do carbono na fisiologia da planta, passando pelo processo de respiração. Além disso, com este estudo foram encontradas evidências que possibilitaram concluir que o uso da variável temperatura aferida diretamente na planta deve, sempre que possível, ser considerado adicionalmente a temperatura do ar, quando o propósito for caracterizar processos biológicos da planta. Outro aspecto que pôde ser esclarecido consiste na importância de utilizar de dados de experimentos contínuos em período diurno para o estudo de variáveis fisiológicas, tendo em vista que essas são influenciadas pelas mudanças de temperatura e luminosidade que ocorrem entre o dia e a noite. Sobretudo, os artefatos de alta resolução temporal utilizados na pesquisa contribuíram fundamentalmente para a qualidade da informação gerada. Nesse sentido as coletas de dados em alta resolução temporal são recomendadas para outros estudos dessa natureza. Portanto, acredita-se que, a maior contribuição desta pesquisa para a ciência em desenvolvimento consiste em demonstrar como integrar em mais amplas abordagens os processos biológicos para explicar o funcionamento do metabolismo das plantas.

7. PERSPECTIVAS

Muitos estudos se propuseram a investigar as relações que existem entre as taxas de fotossíntese na copa das árvores e a respiração dos organismos autotróficos abaixo do solo. No entanto, limitado número de estudos se dedicou a esclarecer as relações que podem existir entre o processo de respiração e a assimilação do carbono que se encontra dissolvido na água do xilema que é transportado internamente na planta. Nesse contexto, estudos potenciais para avanços nesse sentido devem ser embasados no uso de técnicas de carbono marcado e nas vias da Phosphoenolpyruvato carboxylase (PEP carboxylase) e da Ribulose-1,5-biphosphate carboxylase/oxygenase (Rubisco) que possivelmente ocorrem também nas células do tronco das árvores.

As exuberantes árvores que apresentam em média 28 metros de altura na Amazônia central representam uma potencialidade considerável para investigar eventuais diferenças que possam ocorrer com a dinâmica do carbono transportado internamente no xilema das plantas. Com isso, experimentos que investiguem eventuais diferenças em perfis de altura ao longo do tronco, onde maiores e menores área de xilema ativo poderão ser encontrados são uma grande oportunidade para dar continuidade a linha de pesquisa proposta no presente estudo. Sobretudo, aproveitando das facilidades de estruturas já existentes como as torres de fluxo do programa LBA que possibilitam o acesso de toda a extensão do tronco de algumas árvores.

Contudo, um grande desafio não somente nessa área de conhecimento, consiste nos ajustes necessários no aparato tecnológico para resistir às condições de campo nas florestas úmidas da Amazônia e possibilitar maiores intensidades de amostragem. As replicações por espécies e a amostragem do gradiente topográfico onde diferentes fitofisionomias são encontradas devem ser buscadas para gerar maiores informações nesta área de conhecimento. Por fim, outro aspecto pouco explorado até o momento consiste na sazonalidade que pode haver para o tipo de parâmetros que foram abordados no presente estudo.

REFERÊNCIAS

- AMTHOR, J. The McCree–de Wit–Penning de Vries–Thornley Respiration Paradigms: 30 Years Later. **Annals of Botany**, v. 86, n. 1, p. 1–20, jul. 2000.
- ANGERT, A. et al. Internal respiration of Amazon tree stems greatly exceeds external CO₂ efflux. **Biogeosciences**, v. 9, n. 12, p. 4979–4991, 6 dez. 2012.
- ARAÚJO, A. C. et al. Comparative measurements of carbon dioxide fluxes from two nearby towers in a central Amazonian rainforest: The Manaus LBA site. **Journal of Geophysical Research**, v. 107, n. D20, p. 8090, 2002.
- ATKIN, O. Thermal acclimation and the dynamic response of plant respiration to temperature. **Trends in Plant Science**, v. 8, n. 7, p. 343–351, jul. 2003.
- ATKIN, O. K.; HOLLY, C.; BALL, M. C. Acclimation of snow gum (*Eucalyptus pauciflora*) leaf respiration to seasonal and diurnal variations in temperature: the importance of changes in the capacity and temperature sensitivity of respiration. **Plant, Cell and Environment**, v. 23, n. 1, p. 15–26, jan. 2000.
- ATKIN, O. K.; MACHEREL, D. The crucial role of plant mitochondria in orchestrating drought tolerance. **Annals of Botany**, v. 103, n. 4, p. 581–597, fev. 2009.
- AUBREY, D. P.; TESKEY, R. O. Root-derived CO₂ efflux via xylem stream rivals soil CO₂ efflux. **New Phytologist**, v. 184, n. 1, p. 35–40, out. 2009a.
- AUBREY, D. P.; TESKEY, R. O. Root-derived CO₂ efflux via xylem stream rivals soil CO₂ efflux. **New Phytologist**, v. 184, n. 1, p. 35–40, out. 2009b.
- BLOEMEN, J. et al. Transport of root-respired CO₂ via the transpiration stream affects aboveground carbon assimilation and CO₂ efflux in trees. **New Phytologist**, v. 197, n. 2, p. 555–565, 2013a.
- BLOEMEN, J. et al. Internal recycling of respired CO₂ may be important for plant functioning under changing climate regimes. **Plant Signaling & Behavior**, v. 8, n. 12, p. e27530, 28 dez. 2013b.
- BOWMAN, W. P. et al. Sap flow rates and sapwood density are critical factors in within- and between-tree variation in CO₂ efflux from stems of mature *Dacrydium cupressinum* trees. **New Phytologist**, v. 167, n. 3, p. 815–828, 2005.
- BRIENEN, R. J. W. et al. Long-term decline of the Amazon carbon sink. **Nature**, v. 519, n. 7543, p. 344–348, 18 mar. 2015.
- CARNEIRO, V. M. C. **Composição Florística e Análise Estrutural da Floresta**

Primária de Terra Firme na Bacia do Rio Cuieiras, Manaus - AM. [s.l: s.n.].

CHAMBERS, J. Q. et al. Carbon sink for a century. **Nature**, v. 410, n. 6827, p. 429–429, 22 mar. 2001.

CHAMBERS, J. Q. et al. Respiration from a tropical forest ecosystem: partitioning of sources and low carbon use efficiency. **Ecological Applications**, v. 14, n. sp4, p. 72–88, ago. 2004.

COX, P. M. et al. Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model. **Nature**, v. 408, n. 6809, p. 184–187, 9 nov. 2000.

EDWARDS, N. T.; HANSON, P. J. Stem respiration in a closed-canopy upland oak forest. **Tree Physiology**, v. 16, n. 4, p. 433–439, 1996.

ETZOLD, S. et al. Long-term stem CO₂ concentration measurements in Norway spruce in relation to biotic and abiotic factors. **New Phytologist**, v. 197, n. 4, p. 1173–1184, mar. 2013.

FALKOWSKI, P. The Global Carbon Cycle: A Test of Our Knowledge of Earth as a System. **Science**, v. 290, n. 5490, p. 291–296, 13 out. 2000.

FEARNSIDE, P. M. **Carbon emission and sequestration in forestes: case studies from seven developing countries.** [s.l: s.n.]. v. 2

FOYER, C. H.; NOCTOR, G. Redox sensing and signalling associated with reactive oxygen in chloroplasts, peroxisomes and mitochondria. **Physiologia Plantarum**, v. 119, n. 3, p. 355–364, 2003.

FRIEDLINGSTEIN, P. et al. Climate–Carbon Cycle Feedback Analysis: Results from the C₄ MIP Model Intercomparison. **Journal of Climate**, v. 19, n. 14, p. 3337–3353, jul. 2006.

IPCC. Summary for Policymakers. In: Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. **New York Cambridge University Press**, p. 996, 2007.

JANSSENS, I. A. et al. Assessing forest soil CO₂ efflux: an in situ comparison of four techniques. **Tree Physiology**, v. 20, n. 1, p. 23–32, 1 jan. 2000.

KALDENHOFF, R. Mechanisms underlying CO₂ diffusion in leaves. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 15, n. 3, p. 276–281, 2012.

KOTTEK, M. et al. World map of the Köppen-Geiger climate classification updated. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 15, n. 3, p. 259–263, 2006.

KRUSE, J.; RENNENBERG, H.; ADAMS, M. A. Steps towards a mechanistic

- understanding of respiratory temperature responses. **New Phytologist**, v. 189, n. 3, p. 659–677, 2011.
- KUNERT, N.; EDINGER, J. Xylem Sap Flux Affects Conventional Stem CO₂ Efflux Measurements in Tropical Trees. **Biotropica**, v. 47, n. 6, p. 650–653, 2015.
- LAMBERS, H.; CHAPIN, F. S.; PONS, T. L. **Plant Physiological Ecology**. 2. ed. New York, NY: Springer New York, 2008.
- LEVY, P. E. et al. The effect of aqueous transport of CO₂ in xylem sap on gas exchange in woody plants. **Tree Physiology**, v. 19, n. 1, p. 53–58, 1999.
- LEVY, P. E.; JARVIS, P. G. Stem CO₂ fluxes in two Sahelian shrub species (*Guiera senegalensis* and *Combretum micranthum*). **Functional Ecology**, v. 12, n. 1, p. 107–116, 1998.
- LITTON, C. M. C. M.; RAICH, J. W. J. W.; RYAN, M. G. M. G. Carbon allocation in forest ecosystems. **Global Change Biology**, v. 13, n. 10, p. 2089–2109, 2007.
- LUIZÃO, R. C. C. et al. Variation of carbon and nitrogen cycling processes along a topographic gradient in a central Amazonian forest. **Global Change Biology**, v. 10, n. 5, p. 592–600, 2004.
- MACKENZIE, S.; MCINTOSH, L. Higher Plant Mitochondria. **The Plant Cell**, v. 11, n. 4, p. 571–586, 1 abr. 1999.
- MAIER, C. A.; CLINTON, B. D. Relationship between stem CO₂ efflux, stem sap velocity and xylem CO₂ concentration in young loblolly pine trees. **Plant, Cell and Environment**, 2006.
- MALHI, Y. The productivity, metabolism and carbon cycle of tropical forest vegetation. **Journal of Ecology**, v. 100, n. 1, p. 65–75, 2012.
- MALHI, Y.; GRACE, J. Tropical forests and atmospheric carbon dioxide. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 15, n. 8, p. 332–337, 2000.
- MARQUES FILHO, A. DE O.; DALLAROSA, R. G.; PACHÊCO, V. B. Radiação solar e distribuição vertical de área foliar em floresta - Reserva Biológica do Cuieiras ZF2, Manaus. **Acta Amazonica**, v. 35, n. 4, p. 427–436, dez. 2005.
- MCGUIRE, M. A.; TESKEY, R. O. Microelectrode technique for in situ measurement of carbon dioxide concentrations in xylem sap of trees. **Tree Physiology**, v. 22, n. 11, p. 807–11, 2002.
- MCGUIRE, M. A.; TESKEY, R. O. Estimating stem respiration in trees by a mass balance approach that accounts for internal and external fluxes of CO₂. **Tree physiology**, v. 24, n. 5, p. 571–578, 2004.

- NOBRE, C. A.; MARENGO, J. A.; ARTAXO, P. Understanding the Climate of Amazonia : Progress From LBA. p. 145–147, 2009.
- PARKINSON, K. J. An improved method for measuring soil respiration in the field. **The Journal of Applied Ecology**, v. 18, n. 1, p. 221, abr. 1981.
- PHILLIPS, O. L. et al. Drought Sensitivity of the Amazon Rainforest. **Science**, v. 323, n. 5919, p. 1344–1347, 6 mar. 2009.
- POWERS, E. M.; MARSHALL, J. D. Pulse labeling of dissolved ¹³C-carbonate into tree xylem: Developing a new method to determine the fate of recently fixed photosynthate. **Rapid Communications in Mass Spectrometry**, v. 25, n. 1, p. 33–40, 2011.
- RADAMBRASIL, P. **Levantamento de recursos naturais**, 1978.
- RYAN, M. G. The effects of climate change on plant respiration. **Ecological Applications**, v. 1, n. 2, p. 157–167, 1991.
- RYAN, M. G. et al. Wood CO₂ efflux and foliar respiration for Eucalyptus in Hawaii and Brazil. **Tree Physiology**, v. 29, n. 10, p. 1213–1222, 2009.
- RYAN, M. G.; LAVIGNE, M. B.; GOWER, S. T. Annual carbon cost of autotrophic respiration in boreal forest ecosystems in relation to species and climate. **Journal of Geophysical Research**, v. 102, n. D24, p. 28871–28883, 1997.
- SALOMÓN, R. L. et al. Daytime depression in temperature-normalised stem CO₂ efflux in young poplar trees is dominated by low turgor pressure rather than by internal transport of respired CO₂. **New Phytologist**, 6 out. 2017.
- SAVEYN, A.; STEPPE, K.; LEMEURE, R. Daytime Depression in Tree Stem CO₂ Efflux Rates: Is it Caused by Low Stem Turgor Pressure? **Annals of Botany**, v. 99, n. 3, p. 477–485, 1 mar. 2007.
- SOMBROEK, W. Spatial and Temporal Patterns of Amazon Rainfall. **AMBIO: A Journal of the Human Environment**, v. 30, n. 7, p. 388–396, nov. 2001.
- STEPPE, K.; LEMEURE, R. An experimental system for analysis of the dynamic sap-flow characteristics in young trees: Results of a beech tree. **Functional Plant Biology**, 2004.
- TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia Vegetal**. 3. ed. [s.l.: s.n.].
- TEIXEIRA, L. M. Variáveis ecofisiológicas do tronco como indicadores de sustentabilidade da floresta tropical manejada seletivamente Variáveis ecofisiológicas do tronco como indicadores de sustentabilidade da floresta tropical manejada seletivamente. 2010.

- TESKEY, R. O. et al. Origin, fate and significance of CO₂ in tree stems. **New Phytologist**, v. 177, n. 1, p. 17–32, 20 nov. 2007.
- TESKEY, R. O.; MCGUIRE, M. A. Measurement of stem respiration of sycamore (*Platanus occidentalis* L.) trees involves internal and external fluxes of CO₂ and possible transport of CO₂ from roots. **Plant, Cell and Environment**, v. 30, n. 5, p. 570–579, 2007.
- TJOELKER, M. G.; OLEKSYN, J.; REICH, P. B. Modelling respiration of vegetation: Evidence for a general temperature-dependent Q₁₀. **Global Change Biology**, v. 7, n. 2, p. 223–230, 2001.
- TRUMBORE, S. Carbon respired by terrestrial ecosystems—recent progress and challenges. **Global Change Biology**, v. 2, p. 141–153, 2006.
- TRUMBORE, S. E. et al. What's the flux? Unraveling how CO₂ fluxes from trees reflect underlying physiological processes. **New Phytologist**, v. 197, n. 2, p. 353–355, 2013.
- VALENTINI, R. et al. Respiration as the main determinant of carbon balance in European forests. **Nature**, v. 404, n. 6780, p. 861–865, 20 abr. 2000.
- WITTMANN, C. et al. Stem CO₂ release under illumination: Corticular photosynthesis, photorespiration or inhibition of mitochondrial respiration? **Plant, Cell and Environment**, v. 29, n. 6, p. 1149–1158, 2006.
- YANG, J. et al. Global patterns and predictors of stem CO₂ efflux in forest ecosystems. **Global Change Biology**, v. 22, n. 4, p. 1433–1444, 2016.

GLOSSÁRIO

ATP – Adenosina trifosfato

DAP – Diâmetro a altura do peito

E_A – Efluxo de CO_2 pela superfície do tronco

EUC – Eficiência de uso do carbono

NADH – Nicotinamida adenina dinucleotídeo

IRGA – *Infra red gas analyzer*

PPL – Produtividade primária líquida